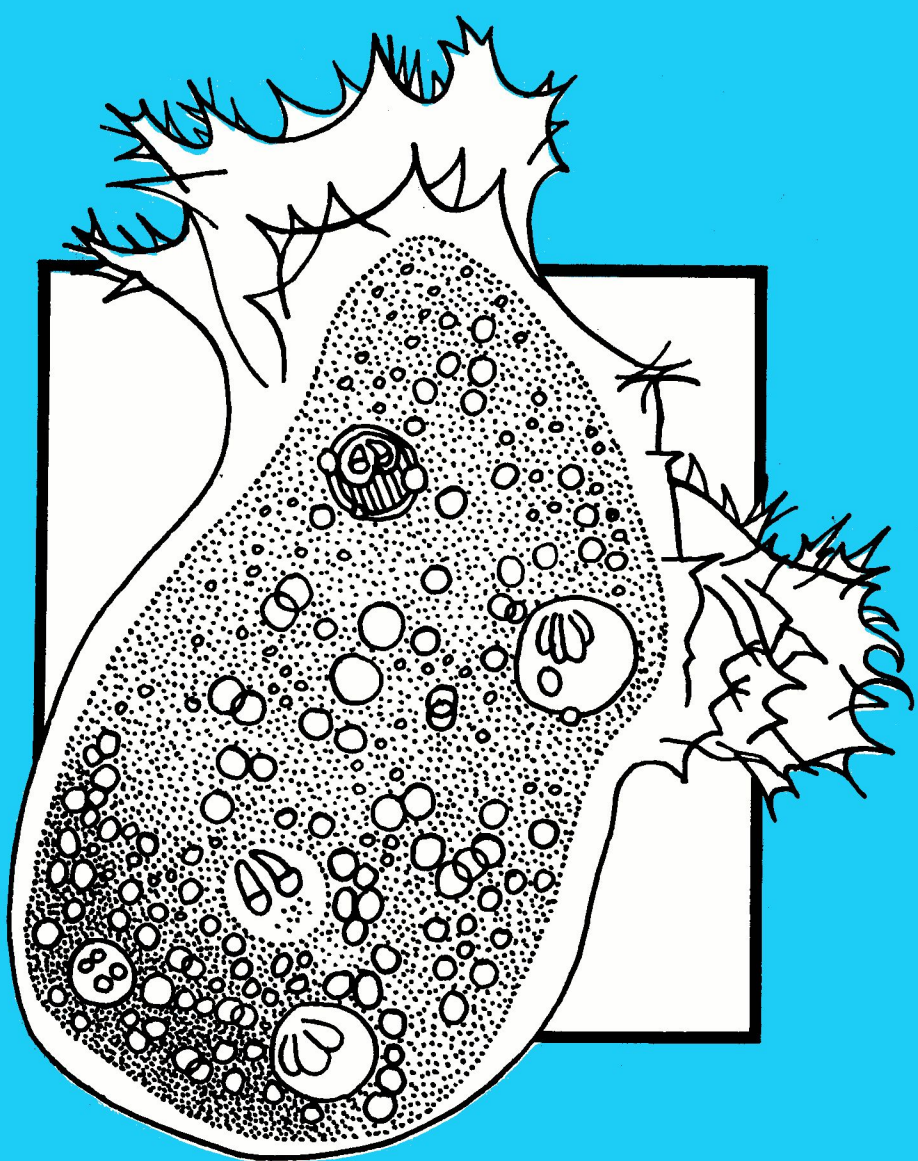
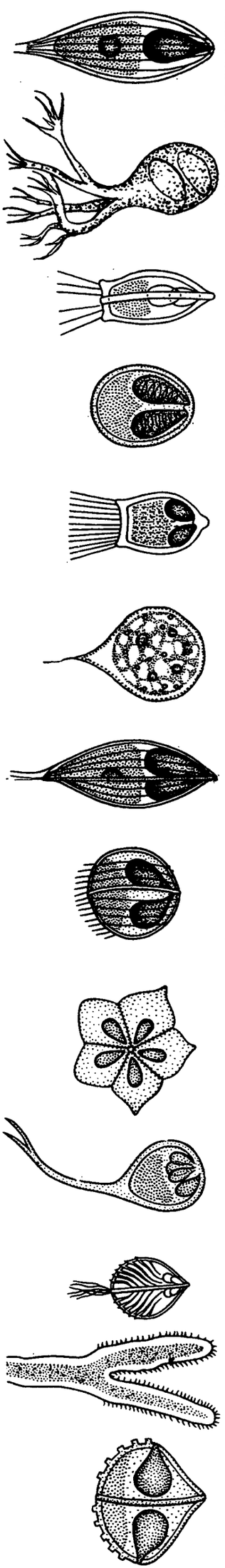
С. С. ШУЛЬМАН, З. С. ДОНЕЦ, А. А. КОВАЛЕВА

КЛАСС МИКСОСПОРИДИЙ МИРОВОЙ ФАУНЫ





МЕЗОЗОЙ
ПОЗДНИЙ МЕЛ
СЕНОМАН
ТУРОН
САТСКИЙ · СЕНОН
К А Й Н О З О Й
ТРЕТИЧНЫЙ
ПАЛЕОГЕН
ПАЛЕОЦЕН
ЭОЦЕН
ОЛИГОЦЕН
НЕОГЕН
МИОЦЕН
ПЛИОЦЕН
ЧЕТВЕРТИЧНЫЙ
ПЛЕЙСТОЦЕН
ГОЛОЦЕН
SPHAEROMYXINA
BIPOLARINA
PLATYSPORINA
EURYSPORINA
MYXOSPORIDIA INCERTAE SEDIS
MEGLITSCHIA
SPHAEROMYXA
AUERBACHIA
PALIATUS
BIPTERIA
NEOBIPTERIA
MYXOPROTEUS
NOBLEA
SCHULMANIA
NEOORTHOLINEA
ORTHOLINEA
DAVISIA
SINUOLINEA
COCCOMYXA
MYXIDIUM
ZSCHOKKELLA
NEOMYXOBOLUS
HOFERELLUS
SPIROSUTURIA
MYXOBOLUS
DICAUDA
UNICAUDA
TETRAURONEMA
TRIGONOSPOROUS
THELOHANELLUS
NEOHENNEGUYA
HENNEGUYA
PHLOGOSPORA
MYXOSOMA
AGARELLA
MYXOBILATUS
PODOSPORA
GLOBOSPORA
SPHAEROSPORA
WARDIA
CHLOROMYXUM
CAUDOMYXUM
PSEUDALATOSPORA
ALATOSPORA
CERATOMYXA
LEPTOTHECA
FABESPORA
PARVICAPSULA
NEOPARVICAPSULA
TRILOSPORA
UNICAPSULA
KUDOA
PENTACAPSULA
HEXACAPSULA

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

С. С. ШУЛЬМАН
З. С. ДОНЕЦ
А. А. КОВАЛЕВА

КЛАСС МИКСОСПОРИДИЙ (MYXOSPOREA) МИРОВОЙ ФАУНЫ

Т. I. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
„НАУКА"
1997

ББК 28.6
Ш 95

УДК 593.194 + 591.9 (26 + 28)

Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. Класс миксоспоридий (Myxosporea) мировой фауны. Т. 1. Общая часть. СПб.: Наука, 1997. – 567 с.

В первом томе приводятся данные о морфологии, физиологии, экологии и жизненных циклах миксоспоридий, подробно разбираются вопросы их адаптации к хозяевам и паразито-хозяинные отношения, что дает возможность понять причины возникновения эпизоотий. На основании функционально-морфологического и экологического анализов миксоспоридий и их сочетания с данными по физиологии, экологии и палеонтологии рыб предпринимается попытка установить время возникновения миксоспоридий, пути их становления и эволюции. Дается подробный зоогеографический анализ, проливающий свет на генезис всей гидрофауны. Библиогр. 2823 назв. Ил. 250. Табл. 4.

In the first volume the data on morphology, physiology, ecology and life cycles of Myxosporidia are given; problems of their adaptation to host organism and host-parasite relations are analyzed in details. It enables to understand the reason of epizooties arising. On the basis of functional – morphological and ecological analysis of Myxosporidia and their correlation with data on physiology, ecology and paleontology of fish an attempt to determine the time of arising of Myxosporidia is being made as well as the trends of their evolution and fauna formation. A detailed zoogeographical analysis is given which throw light to the hydrofauna formation. The keys for different taxa determination is given in the second volume as well as the descriptions of all known species of the World fauna of Myxosporidia.

Ответственный редактор *Я. И. СТАРОБОГАТОВ*

Рецензенты *И. В. Исси, Ю. И. Полянский*

Редактор издательства *Е. И. Васьковская*

Книга выходит при финансовой поддержке Комитета по охране природы г. Самары

Ш $\frac{1907000000\text{-}536}{042(02)\text{-}97}$ 154-96, I полугодие

ISBN 5-02-025825-3

© С. С. Шульман, З. С. Донец, А. А. Ковалева, 1997
© Российская академия наук, 1997
© Оформление – Л. А. Яценко, 1997

ВВЕДЕНИЕ

Миксоспоридии (Myxosporea), или слизистые споровики, – чрезвычайно своеобразная группа паразитических простейших. Насчитывается свыше 1000 видов миксоспоридий, паразитирующих в основном в костистых рыбах, морских и пресноводных, заметно меньшее число видов – в других рыбах и водных позвоночных. Многие из них – возбудители серьезных заболеваний, вызывающих массовую гибель рыбы в естественных водоемах, особенно при искусственном разведении. Неслучайно в Чехии и Словакии миксоспоридий называют „рыбоморки". Их отрицательная роль, как показала практика последних лет, сказывается и на океанических рыбах: они не только вызывают серьезные заболевания, но и существеннейшим образом ухудшают рыбную продукцию, делая ее непригодной к использованию в пищу.

Миксоспоридии представляют большой интерес и в теоретическом отношении. С одной стороны, они близки к низкоорганизованным простейшим – амёбам, с другой, – достигнув высокой специализации, они независимо от Metazoa перешли к многоклеточному состоянию. Исследование этой побочной эволюции животных в сторону многоклеточности, глубокое изучение организма, стоящего на грани одноклеточного и многоклеточного состояния и при этом во многом сохранившего свойства одноклеточных животных, несомненно прольет свет на общие закономерности процесса происхождения многоклеточности.

Поскольку все миксоспоридии – паразитические организмы, исследование их может многое добавить к пониманию такого интересного явления в биологии, как паразитизм. Этим и объясняется внимание, которое проявляли к миксоспоридиям многие крупные протозоологи: О. Бючли, П. Телоан, Р. Герлей, Ф. Дофлейн, М. Ауэрбах, Р. Кудо, В. А. Догель и др.

Первые сведения о миксоспоридиях относятся к началу XIX в., однако очень малые размеры спор, сложность жизненного цикла, приуроченность исключительно к водным животным и другие специфические трудности исследования настолько задержали их изучение, что более или менее правильное представление об этой группе простейших сложилось лишь на рубеже прошлого и нынешнего веков.

Изучение миксоспоридий в России тесно связано с именем лауреата Ленинской премии чл.-кор. АН. СССР Валентина Александровича Догеля. Под его руководством широко развернулось изучение паразитов рыб. Уже в начале 30-х гг. В. А. Догелем и его учениками (Б. Е. Быховским, Г. К. Петрушевским, А. П. Маркевичем и др.) было обнаружено более 30 видов миксоспоридий. В 1932 г. им был опубликован первый определитель слизистых споровиков на русском языке. Догелю и его ученикам, а также многочисленным их последователям удалось исследовать почти все бассейны крупных рек: от Немана и Дуная до водоемов Чукотки и Амура, от водоемов Кольского п-ова и севера Сибири до рек Закавказья и Средней Азии. Обследованию подверглись и морские водоемы России и сопредельных стран: Баренцево, Балтийское, Белое, Черное, Азовское, Каспийское, Японское и

Чукотское море. В результате этих работ было найдено только в пресноводных водоемах более 100 видов миксоспоридий, в морских – более 50 видов (Шульман, 1958б). Это более чем втрое превысило цифру, приведенную Догелем в первом определителе.

Поскольку период „первоначального накопления" данных заканчивался, назревала необходимость критического пересмотра всей системы миксоспоридий с целью приближения ее к естественной. Эту задачу по предложению В. А. Догеля взял на себя его ученик С. С. Шульман, опубликовавший в 1966 г. монографию „Миксоспоридии фауны СССР". В этой книге автор, изучив весь материал, собранный в многочисленных экспедициях им самим и другими исследователями, подвел итог еще одному этапу исследования миксоспоридий (как морских, так и пресноводных), в результате чего для водоемов России и сопредельных стран было установлено 249 видов миксоспоридий. Появление монографии заметно усилило интерес к миксоспоридиям и стимулировало дальнейшее углубление исследований этой группы.

Прежде всего необходимо было усовершенствовать и в то же время упростить методику сбора миксоспоридий, сделать ее доступной любому специалисту. Для изучения и детального исследования видов миксоспоридий и их определения нужна была унифицированная методика. Между тем одни ученые проводили исследования на живом материале, другие – на фиксированном (используя при этом разные фиксаторы), третьи дополнительно красили фиксированный материал. Естественно, что при разных методах обработки у одних и тех же видов не совпадали форма и особенно размеры спор и их частей, т. е. основные признаки, используемые при определении миксоспоридий. Поэтому результаты исследований часто оказывались несравнимыми.

В связи с этим была предложена методика приготовления глицерин-желатиновых препаратов, при использовании которой практически не меняются форма и размеры спор. Единственный недостаток этого очень простого метода – сильное просветление спор – легко устраняется применением фазовоконтрастной микроскопии (Донец, Шульман, 1973). Эта методика позволила унифицировать исследование миксоспоридий в пределах бывшего СССР и осуществить полный пересмотр их видового состава. На основании этого З. С. Донец и С. С. Шульманом был создан новый определитель миксоспоридий (вошел в „Определитель паразитов пресноводных рыб СССР", 1984, т. 1), где впервые в широких масштабах был применен политомический, или многовходовый, метод определения видов и других таксонов. Число миксоспоридий, обнаруженных в пресноводных рыбах России и сопредельных стран, достигло 303 видов.

В изучении миксоспоридий стала широко использоваться электронная микроскопия. Успенская провела серию цитологических и цитохимических исследований, существенно уточнивших и обогативших представление о функциональной морфологии, экологии и биологии вегетативных форм. Ею же было сделано основополагающее исследование по половому процессу миксоспоридий, существенно изменившее представление об их жизненном цикле. Итоги всех этих интересных работ подведены в монографии (Успенская, 1984).

Накопленный за эти годы материал позволил Донец осуществить первый зоогеографический анализ миксоспоридий пресноводных водоемов и южных морей России (Донец, 1979б, 1981). Она же на основе сочетания функционального, морфологического и экологического анализа миксоспоридий с данными по экологии и палеонтологии рыб сделала первую попытку связать эволюцию миксоспоридий с конкретными событиями истории Земли (Донец, 1979а).

Одновременно с углублением изучения миксоспоридий наметилось и значительное расширение фронта работ. Широко развернулись исследования миксоспоридий рыб океанических акваторий как отечественными, так и зарубежными учеными. В связи с расширением морского промысла уже недостаточно наличия определителей и руководств только по нашим внутренним пресноводным и морским водоемам: необходимы более полные сведения и о миксоспоридиях всех морских океанических просторов нашей планеты. Усиление антропогенного воздействия на природу, развертывание рыбоводческих мероприятий с целью увеличения рыбной продукции водоемов, акклиматизация рыб в новых для них акваториях, искусственное содержание в прудах, садках и бассейнах резко нарушают сложившееся веками экологическое равновесие в паразитарных системах, благодаря чему многие виды миксоспоридий, не наносившие заметного вреда рыбам, стали возбудителями опасных для них заболеваний.

Естественно, что за истекший с момента опубликования монографии С. С. Шульмана почти тридцатилетний период накопился огромный материал, существенно расширяющий наши представления о составе фауны миксоспоридий, их экологии, географическом распространении, эволюции и филогении, а также об их положении в системе животного царства. Все эти новые данные разбросаны в огромном количестве работ, опубликованных в разных изданиях и странах, что в значительной мере затрудняет их использование. В результате возникли большие разногласия в оценке и понимании вновь полученных данных по миксоспоридиям. В связи с этим появилась настоятельная необходимость в новом подведении итогов, на этот раз в мировом масштабе. Этой цели и призвана служить настоящая монография. В ней отражено содержание всех работ, посвященных морфологии (гл. 2), жизненным циклам (гл. 3), паразито-хозяинным отношениям (гл. 9) миксоспоридий. Особое внимание уделено функциональной морфологии (гл. 4) и экологии (гл. 5–8). Большое внимание уделено также вопросам эволюции (гл. 10, 12), истории фауны миксоспоридий и их зоогеографии (гл. 13). Систематике этой группы животных посвящен отдельный том, включающий определительные таблицы и подробные описания всех таксонов. В настоящем же томе приводятся история и обоснование оригинальной системы миксоспоридий (гл. 11). Новые обобщения и выработка единого подхода должны способствовать активизации изучения миксоспоридий, что весьма актуально в связи с наличием большого числа еще слабо изученных акваторий.

Авторы предлагаемой монографии, даже те, кто не имел счастья учиться и работать с блестящим зоологом-эволюционистом, главой советской экологической паразитологии – Валентином Александровичем Догелем, считая себя его учениками и последователями, всегда помнят, что все их работы есть осуществление и развитие его идей.

Наша монография посвящается светлой памяти Валентина Александровича Догеля, а также Рахиль Ефремовны Шульман, оказавшей всем нам неоценимую помощь в работе.

Авторы искренне благодарны всем, кто предоставил им материал для обработки и осмысления: Н. Б. Агаевой, Б. А. Алламуратову, М. Ашуровой, Т. А. Бочаровой, Т. Е. Буториной, Л. К. Вартанян, А. В. Гаевской, А. А. Газимагаметову, И. В. Гогебашвили, В. А. Гордееву, Р. М. Гуркиной, М. Р. Даниярову, У. Д. Джалилову, Е. В. Жукову, И. Л. Заостровцеву, А. В. Зубченко, Е. Б. Евдокимовой, И. А. Евланову, И. В. Екимовой, А. В. Ермоленко, Ш. Р. Ибрагимову, Е. П. Иешко, М. П. Искову, В. В. Кашковскому, Н. К. Кандилову, Г. Ф. Костареву, С. М. Коновалову, В. К. Красину, Р. А. Кротасу, О. П. Кулаковской, И. В. Кулеминой, Е. Н. Лукьянцевой, Т. Г. Лосевой, Р. П. Малаховой, А. Н. Мирошниченко, В. К. Митеневу, С. О. Османову, Н. М. Пронину, О. Н. Пугачеву, З. Ю. Рауцкису, Е. А. Румянцеву, В. П. Соломатовой, Н. О. Спиранти, П. А. Терехову, П. В. Хохлову, Т. Н. Черновой, Л. П. Чиркову, Н. Б. Чернышевой, Б. А. Умновой, Н. Д. Шаовой, Б. С. Шульману, Р. Е. Шульман,

О. Е. Юсупову, Т. А. Яковчук. Большую благодарность заслуживают и художники С. И. Карпов и А. В. Ляхова.

Особую благодарность авторы приносят М. А. Волковой и Р. Е. Шульман, трудами которых была составлена обширная библиография, охватывающая почти двухсотлетний период исследования миксоспоридий.

В монографии мы постарались использовать всю доступную нам литературу. Большую помощь в этом нам оказали ряд зарубежных ученых, приславших нам не только свои работы, но и редкие, труднодоступные издания других авторов. Всем им – Д. Р. Артуру (J. R. Arthur), Д. Гибсону (D. Gibson), Г. Л. Гофману (G. L. Hoffman), З. П. Кабате (Z. Kabata), И. Лому (J. Lom), Л. Г. Митчеллу (L. G. Mitchell), Р. М. Мозеру (R. M. Moser), Э. Ноблю (E. Noble), Р. М. Оверстриту (R. M. Overstreet) мы приносим свою сердечную благодарность.

Также очень признательны авторы И. В. Исси, С. А. Подлипаеву, О. Н. Пугачеву, Я. И. Старобогатову, О. Н. Юнчису за ценные советы и большую помощь при подготовке рукописи к печати. Авторы сердечно благодарят лидера российской протозоологии чл.-кор. РАН проф. Юрия Ивановича Полянского за постоянное внимание к их работе и поддержку.

Уже на последнем этапе публикации I тома нас постигло большое горе – ушла из жизни Адиля Александровна Ковалёва – одна из соавторов этой книги, прекрасный человек, самый крупный специалист по морским миксоспоридиям, трудолюбивейший, неугомонный ученый, сумевший собрать, обработать и глубоко осмыслить огромный материал. Ее научный подвиг живет и вечно будет жить в нашей памяти и в нашей двухтомной монографии. Поэтому мы не заключаем ее имя в траурную рамку.

ГЛАВА 1

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА MYXOSPOREA И КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

1.1. Характеристика класса

Миксоспоридии, или слизистые споровики, – представители целиком паразитического типа Cnidospora, характерной чертой которого является многоклеточное строение как вегетативных форм, так и спор. Вегетативные формы миксоспоридий, или трофозоиты, паразитируют в самых разнообразных органах костистых рыб, в заметно меньшей степени в других рыбах и водных позвоночных. Они представляют собой многоядерные плазмодии, внутри которых свободно передвигаются амебоидные генеративные клетки. Размеры плазмодиев колеблются от 15 мкм до нескольких сантиметров, число вегетативных ядер – от одного до нескольких сот тысяч и даже миллионов. В тех же пределах колеблется число генеративных клеток. Бесполое вегетативное размножение плазмодиев осуществляется путем плазмотомии или почкования (наружного или внутреннего).

Вегетативные ядра ведают трофическими функциями. Они лишены способности дифференцировать вокруг себя собственную цитоплазму. Характерным признаком генеративных ядер является их способность к целлюляризации: при возникновении они дифференцируют вокруг себя собственную цитоплазму, в результате чего внутри плазмодия возникает генеративная клетка. Генеративные клетки после нескольких этапов деления, способствующих бесполому размножению, превращаются в споробласты. Из споробластов путем чередования нескольких процессов деления, один из которых мейотический, возникают гаплоидные многоклеточные споры, состоящие из 2–6 створок, 1–6 полярных капсул и 1 двухъядерного (реже 2 одноядерных) амебоидного зародыша.

Полярные капсулы содержат способную к экструзии полярную, или стрекательную, нить. Образование зиготы проходит по типу цитогамной аутогамии (слияния 2 одноядерных амебоидных зародышей) или ацитогамной аутогамии (слияния 2 ядер в едином амебоидном зародыше). С помощью спор обеспечивается передача амебоидного зародыша миксоспоридий через внешнюю среду. При заглатывании споры рыбой он попадает в определенный для каждого вида участок кишечника, где после экструзии полярных нитей, обеспечивающих фиксацию споры в нужном месте, и раскрытия створок проникает к месту паразитирования. Здесь из амебоидного зародыша после роста и соответствующего деления ядер образуется вегетативная форма.

1.2. История изучения

Миксоспоридии были обнаружены лишь в начале XIX в. При этом долгое время ученые не имели о них правильного представления. Первое упоминание о миксоспоридиях имеется в работе Жюрина (Jurine, 1825), обнаружившего цисты в мускулатуре сига *Coregonus fera* из Женевского озера. Автор обратил внимание на то, что внутри цисты имеется жидкость, напоминающая по цвету и консистенции сливки,

и не согласился с предположением рыбаков, что эти цисты возникли в результате заболевания рыбы оспой.

Таким образом, Жюрин, не заметив спор миксоспоридий и не поняв, с чем он имеет дело, все же первый описал заболевание, вызываемое этими животными. В 1838 г. Майер (A. Mayer) сообщил о находке спор в сетчатке глаза карася. В 1840 г. он же обнаружил хвостатые споры на жабрах окуня. Эти работы остались вне внимания большинства исследователей. Однако сведения о них имеются в более поздней работе Майера (Mayer, 1864).

В 1841 г. появились 3 работы Мюллера (Müller, 1841a, 1841b, 1841c), а в 1843 г. еще одна. В этих работах дается более подробное описание спор миксоспоридий, которых он назвал „псороспермии".[1] Мюллер не нашел настоящих вегетативных форм миксоспоридий. Обнаружив только споры, он и принял их за вегетативные формы „псороспермиев". Внутри них, по его представлениям, и должны были развиваться споры. При этом полярные капсулы Мюллер считал зародышами, а панспоробласты принимал за развитые споры, в которых уже сформировались два новых организма. Оболочка же панспоробласта рассматривалась им как изменившаяся оболочка „зародыша". Исследования спор были продолжены Креплиным (Creplin, 1842), который наблюдал раскрытие створок и выход наружу содержимого споры. Он отметил, что споры возникают в цистах, которые, по его мнению имеют животное происхождение, что они образуются или из жидкости внутри цисты, или из расположенных в ней телец, или, наконец, из стенки цисты.[2] Подобно Мюллеру, Креплин принимал споры миксоспоридий за их вегетативные стадии.

Дюжарден (Dujardin, 1845) первый обратил серьезное внимание на плазмодии, признав их за основную вегетативную стадию жизни паразита, описал их и в результате тщательного исследования выяснил, что так называемые псороспермии являются спорами, образующимися внутри плазмодиев.[3] Эти взгляды получили дальнейшее развитие в работах ряда авторов (Leuckart, 1847, 1852, 1863, 1879; Leydig, 1851–1855, 1858; Lieberkühn, 1854a, 1854b, 1855). Лейкарт отмечал, что „псороспермии" (т. е. споры) образуются внутри вегетативных стадий эндогенным путем из специальных клеток, имеющих два круглых ядра. По-видимому, автор имел дело с уже сформировавшимися панспоробластами. Лейдиг сближал миксоспоридии с грегаринами. Он наблюдал образование спор внутри зернистой эндоплазмы плазмодиев из желчного пузыря акул.[4] Либеркюн, исследуя содержимое мочевого пузыря щуки, наблюдал выход амебоидного зародыша из спор, рост и развитие вегетативных стадий.[5] Он считал, что последние развиваются непосредственно из амебоидного зародыша. Ему также удалось обнаружить образование спор внутри плазмодия. Подобно Лейдигу, он тоже сближал миксоспоридий с грегаринами.

В противоположность этим авторам Бальбиани (Balbiani, 1863, 1864a, 1864b) 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. По его мнению, у шовной линии створок должны быть отростки, играющие роль копулятивных

[1] Первые споры (очевидно, *Myxobolus sandrae*) Мюллер обнаружил на судаке. Затем им были найдены споры видов, получивших в дальнейшем названия *Myxobolus unicapsulatus, M. inaequalis, M. oblongus, M. cycloides, Myxosoma dujardini, Henneguya schizura, H. linearis* и *H. strongylura.*

[2] Креплин исследовал вид, впоследствии названный *Henneguya creplini.*

[3] Дюжарден имел дело с видом, получившим впоследствии название *Myxosoma dujardini.*

[4] Лейдиг имел дело с миксоспоридией, получившей впоследствии название *Chloromyxum leydigi.*

[5] Этот паразит был впоследствии назван *Myxidium lieberkuehni.* Кроме него Либеркюн наблюдал *Chloromyxum mucronatum* и *Myxobolus oviformis.*

органов.[6] Полярные капсулы с их стрекательными нитями должны играть роль, аналогичную антерозоидам при криптогамии. Амебоидный зародыш, по мнению Бальбиани, после выхода из створок проникает в соответствующие органы и ткани и здесь дает начало новым генерациям „псороспермиев".

Иначе представлял себе развитие *Myxidium* из мочевого пузыря щуки Габриэль (Gabriel, 1878, 1879a, 1879b, 1880). По его мнению, споры (одна или несколько) образуются секреторным путем внутри пузырька, возникающего в вегетативных стадиях. При попадании зрелых спор в мочу происходит сначала растворение створок, затем следует или слияние их содержимого (амебоидного зародыша и полярных капсул), или распадение их на несколько частей, соответствующих полярным капсулам и зародышу. В конечном итоге образуются маленькие плазмодии, из которых затем вырастают взрослые вегетативные стадии. В данном случае Габриэль, по мнению Бючли (Bütschli, 1881a), имел дело с разными стадиями образования спор, которые, однако, он расположил как раз в обратном порядке. Этими двумя весьма запутанными работами Габриэля заканчивается первый период изучения миксоспоридий, который можно считать предысторией.

Первое правильное представление о миксоспоридиях дал Бючли (Bütschli, 1881a, 1881b, 1882). Им впервые было предложено название „миксоспоридии", дано правильное описание вегетативных стадий, сравнительно подробно изложено возникновение в них многоядерных панспоробластов и образование в последних спор. Наблюдая выстреливание полярных нитей из капсул под влиянием различных реагентов, он пришел к выводу, что полярные капсулы не имеют отношения к половому процессу, а скорее, могут служить для прикрепления плавающих в воде спор к телу рыбы или иметь какое-нибудь отношение к питанию последней. Хотя эти предположения и не подтвердились, однако очень существенно, что Бючли первый указал на то, что полярные капсулы играют определенную роль при попадании спор в нового хозяина.

К мнению Бючли о сущности миксоспоридий почти сразу же присоединился Бальбиани (1882, 1883, 1884). К наблюдениям Бючли он добавил также выход амебоидного зародыша из споры при раскрытии створок. К сожалению, взгляды на половой процесс у миксоспоридий у него не изменились.

Пфейфер (Pfeiffer, 1891, 1893, 1895), давший подробное описание болезни усачей, вызываемой миксоспоридиями,[7] считал, что амебоидные зародыши выходят из спор, еще не покинувших тело хозяина, и, внедряясь в ткани последнего, вызывают массовую аутоинфекцию. В более поздних работах других авторов наличие процесса аутоинфекции у миксоспоридий не нашло достоверного подтверждения.

Далее следует короткий, но очень продуктивный период, связанный с тщательными и глубокими работами Телоана (Thélohan, 1889, 1890a, 1890b, 1890c, 1890d, 1891a, 1891b, 1893, 1894, 1895). Он первый разработал систему отряда миксоспоридий, базирующуюся на характере строения спор. Большинство родов, основанных им, сохранились до настоящего времени. Телоан дал правильное представление о ходе жизненного цикла миксоспоридий, установив при этом, что заражение ими происходит путем заглатывания рыбой спор и что воздействие желудочного или кишечного соков хозяина вызывает выстреливание полярных нитей, раскрытие створок и выход из них амебоидного зародыша. Далее имеет место внедрение его через стенку кишечника в кровяное русло и дальнейшее продвижение к окончательному месту паразитирования, где происходит развитие вегетативных стадий.

[6] Ауэрбах (Auerbach, 1910c) предполагает, что Бальбиани, имея дело с „хвостатыми" спорами типа *Henneguya*, принял хвостовые отростки за копулятивные органы. Это тем более вероятно, что первоначально хвостовые отростки плохо видны, так как закручены вокруг спор, находящихся внутри панспоробласта. При созревании спор и выходе их из материнского организма отростки внезапно раскручиваются и выпрямляются.

[7] Возбудитель шишечной болезни усача – *Myxobolus pfeifferi.*

Телоан сравнительно подробно описал возникновение панспоробластов и спор, первый наблюдал образование полярной нити в полярных капсулах и отметил, что споры являются многоклеточным образованием. Однако четко проследить образование створок ему не удалось.

В 1893–1894 гг. Герлей (R. Gurley) сделал попытку усовершенствовать систему миксоспоридий (см. гл. 10).

Кон (Cohn, 1896) первый наблюдал бесполое размножение путем почкования у *Myxidium lieberkuehni* и высказал правильное предположение о том, что массовая аутоинфекция рыбы связана с бесполым размножением. Лаверан и Мениль (Laveran, Mesnil, 1902) наблюдали другой способ бесполого размножения миксоспоридий посредством плазмотомии.

Дофлейн (Doflein, 1898, 1899, 1901, 1902) еще более уточнил цикл развития и гистологическое строение миксоспоридий. По его представлению, у всех миксоспоридий имеются два типа размножения: бесполый (мультипликативный), путем различной плазмотомии, и половой (пропагативный), приводящий к образованию спор, с помощью которых происходит заражение нового хозяина. Им же была дана новая система миксоспоридий. Она опиралась в основном на количество панспоробластов и спор, образующихся в плазмодиях, т. е. в вегетативных стадиях миксоспоридий. Его предположение о том, что половой процесс, по-видимому, имеет место и у миксоспоридий, нашел впоследствии подтверждение в работах других авторов (Mercier, 1906; Schröder, 1906, 1907; Keysselitz, 1908; Аверинцев, 1907, 1908, 1909, и др.). Шрёдер, а также Леже и Хессе (Léger, Hesse, 1906) первые показали, что створки спор образуются не из оболочки споробласта, а из двух специальных клеток.

Большое внимание к заболеваниям рыб, вызываемых миксоспоридиями, проявил Хофер (Hofer, 1895, 1896a, 1896b, 1898, 1903, 1904). Хотя его предположение о том, что „оспа" карпов вызывается миксоспоридиями, не подтвердилось, сведения и наблюдения над другими миксоспоридиозными заболеваниями сыграли большую роль в выработке мер профилактики и борьбы с ними. Характерно, что в его руководстве по болезням рыб (Hofer, 1904) миксоспоридиям уделено 15 страниц.

Существенный вклад в дело изучения миксоспоридий внес Ауэрбах (Auerbach, 1906, 1907a, 1907b, 1909a, 1909b, 1910a, 1910b, 1910c, 1910d, 1911a, 1911b, 1912a, 1912b, 1912c, 1917). Он описал большое количество новых видов, блестяще провел ряд экспериментальных заражений, проследив жизненный цикл миксоспоридий от момента попадания спор в нового хозяина и выхода из споры амебоидного зародыша до процесса спорообразования в развившихся вегетативных стадиях, дал первое крупное монографическое описание (Auerbach, 1910c) книдоспоридий вообще и миксоспоридий в частности, подробно осветил биологию этих животных. Что касается систематики миксоспоридий, то он в основном базировался на системе Дофлейна, лишь незначительно видоизменив ее.

Далее следует период интенсивного изучения миксоспоридий самыми разнообразными исследователями, фамилии которых приведены в библиографическом списке настоящей монографии. Район исследований заметно расширился. Появились сведения о миксоспоридиях не только в водоемах Европы и Северной Америки, как это обычно имело место до сих пор, но и других континентов. Особо следует отметить большие заслуги Девиса (Davis, 1917) и Фудзиты (Fujita, 1923, 1924, 1925a, 1925b, 1927) в изучении морских миксоспоридий.

Отметим также, что за это время Паризи (Parisi, 1912) и Похе (Poche, 1913) в общем следуют системе Ауэрбаха, лишь несколько усовершенствуя ее, а Дэвис (Davis, 1917) резко критикует все предшествующие ему системы и предлагает новую, которая, однако, не была принята последующими авторами.

Заслуживают также упоминания и работы других исследователей (Erdmann, 1911, 1917a, 1917b; Giudice, 1912; Parisi, 1913, Georgévitch, 1914a, 1914b, 1916a, 1916b; Mavor, 1916b; Kudo, 1917; Southwell, Prashad, 1918), в которых рассматриваются жизненные циклы миксоспоридий.

Несколько позднее Кудо (Kudo, 1919) опубликовал всеобъемлющую монографию по всем обнаруженным до этого времени миксоспоридиям, предложив при этом свою систему, основанную на форме спор. Хотя в монографии почти не затрагивались вопросы биологии и жизненного цикла миксоспоридий, она сыграла огромную роль в изучении этих животных, так как сильно упростила их систематику и собрала воедино многочисленные разрозненные сведения обо всех известных в то время видах. Это обстоятельство, а также усовершенствование микроскопической техники и методики исследования простейших привело к еще более интенсивному изучению миксоспоридий.

Исследования развернулись почти во всех странах мира. Число работ, посвященных миксоспоридиям, в зарубежной литературе уже к 1933 г. превысило 300. Мы не считаем возможным останавливаться здесь на всех работах. В первую очередь заслуживают упоминания работы Кудо, посвященные более углубленной морфологии спор и вегетативным стадиям (Kudo, 1921a, 1921b), механике выстреливания полярной нити (Kudo, 1918a, 1920, 1921b), жизненным циклам (Kudo, 1922, 1926, 1944). Вопросами жизненного цикла занимались также и многие другие авторы (Stempell, 1919; Schuurmans-Stekhoven, 1919, 1920a; Bremer, 1922; Nemeczek, 1922; Davis, 1923; Georgévitch, 1923, 1935, 1937; Debaisieux, 1925a, 1925b; Kalenscher, 1926; Dunkerly, 1925; Naville, 1927, 1928a, 1928b, 1930, 1931; Noble, 1941, 1943, 1944, и др.).

Заслуживают особого упоминания и работы Плен (Plehn, 1904a, 1904b, 1904c, 1906a, 1906b, 1910, 1924, 1925, 1932), посвященные миксоспоридиозам и их возбудителям. В ее солидной монографической сводке „Praktikum der Fischkrankheiten" (Plehn, 1924) миксоспоридиям уделено большое внимание.

Большую ценность имеет статья Кудо (Kudo, 1933), где автор усовершенствует свою систему миксоспоридий и приводит список всех известных к этому времени видов этих животных. Трипати (Tripathi, 1948) дает иную систему миксоспоридий. Еще более усовершенствованная система миксоспоридий приводится в сводке Грассэ (Grassé (ed.), 1953) „Traité de Zoologie". Меглич (Meglitsch, 1960) предложил свою систему миксоспоридий. Важной вехой в изучении миксоспоридий является работа Грассэ (Grassé, 1960), впервые осуществившего электронно-микроскопическое исследование вегетативных стадий миксоспоридий и достоверно установившего наличие генеративных клеток.

Большой интерес представляет работа Хакраварти с соавт. (Chakravarty et al., 1962), исследовавших содержание ДНК и РНК в спорах миксоспоридий.

Лом и Ваврa (Lom, Vavra, 1962) предложили несколько иное положение миксоспоридий в системе Protozoa (см. гл. 10).

В последнее время увеличилось число работ, посвященных миксоспоридиям водоемов Индии, КНР, Новой Зеландии, Южной Африки, Южной Америки и других ранее слабо изученных стран и морских акваторий.

В России изучение миксоспоридий несколько задержалось. Первое сообщение о слизистых споровиках принадлежит Колесникову (1886), обнаружившему *Henneguya* в мышцах сига. Браун (Braun, 1893) отмечает зараженность рыб Чудского и Ладожского озер миксоспоридиями. В работе Дофлейна (Doflein, 1898) сообщается, что одна из миксоспоридий, присланных из России, определена им как *Myxobolus cyprini*. Этими тремя статьями исчерпывается весь список написанных в XIX в. работ по миксоспоридиям России.

Некоторое оживление наступило в XX в. В 1906 г. вышла в свет работа Реуса (Reuss, 1906), посвященная миксоспоридиям рыб реки Волга. К сожалению, автор

не учитывал индивидуальной изменчивости паразитов, считая, что почти в каждом виде рыбы существует соответствующий ему вид миксоспоридий, а также абсолютно игнорировал все предшествующие работы по миксоспоридиям. Несмотря на эти недостатки, данная работа сыграла определенную роль в изучении слизистых споровиков России и Западной Европы, так как некоторые виды оказались новыми. С 1907 по 1913 г. вышли из печати 6 работ Аверинцева, из которых 5 посвящены морским миксоспоридиям, а 1 пресноводным. Как уже отмечалось выше, в этих работах делались попытки изучить жизненный цикл некоторых морских миксоспоридий. Несколько позже появляются описания двух видов миксоспоридий – *Zschokkela nova* и *Myxobolus carassii* (Клокачева, 1914) и представителя рода *Henneguya* с лососевых Камчатки (Zschokke, Heitz, 1914). Всего за весь дореволюционный период было опубликовано 12 работ о миксоспоридиях водоемов России, а если еще учесть доклад Живаго (1911), в котором дается обзор всех работ по жизненным циклам миксоспоридий, – то 13.

В 20-х гг. появляется сравнительно небольшое число работ (Грюнер, 1920, 1928а, 1928б; Новограбленнов, 1923; Аверинцев, 1925).

В начале 30-х гг. В. А. Догелем была организована первая в России лаборатория по болезням рыб. Этой лабораторией, равно как и кафедрой зоологии беспозвоночных Ленинградского университета, где возникло новое научное направление – экологическая паразитология, были в широких масштабах начаты планомерные исследования паразитов рыб всего Советского Союза, в том числе и миксоспоридий.

Большой интерес представляет тщательно проведенное исследование миксоспоридий рыб Белого моря (Петрушевский, 1932б). Появились сведения о миксоспоридиях рыб водоемов Невской губы (Догель, Петрушевский, 1933б), озер Ленинградской области (Маркевич, 1934а), озер Карелии (Петрушевский, Быховская, 1935; Быховская-Павловская, 1936а, 1936б, 1940; Горбунова, 1936; Петрушевский, 1940), водоемов Украины (Маркевич, 1932; Османов, 1940), Ахтаринских лиманов Азовского моря (Быховский, Быховская, 1940), Аральского моря (Догель, Быховский, 1934), Каспийского моря (Догель, Быховский, 1934), Барабинских озер (Быховский, 1936), бассейна Северной Двины (Дубинин, 1936); приводятся также данные о зараженности лосося бассейна Белого моря (Догель, Петрушевский, 1933а, 1935). В 1932 г. Догелем (1932в) был написан первый определитель миксоспоридий на русском языке.

Еще до войны исследование миксоспоридий проводили ученики В. А. Догеля, работавшие в стенах Зоологического института АН СССР, а также представитель школы акад. К. И. Скрябина Э. И. Ляйман. После войны в исследование этих животных включился целый ряд новых паразитологических групп и отделов, возглавляемых в основном учениками Догеля, – на Украине (акад. АН УССР А. П. Маркевич), в Казахстане (акад. АН КССР Е. В. Гвоздев) и в других республиках и областях. Обследованию подвергались почти все крупные пресноводные водоемы бывшего Советского Союза. Не остались без внимания и морские водоемы.

Из фаунистических работ заслуживает упоминания большая статья Ахмерова (1960) по миксоспоридиям Амура, в которой дается описание 89 видов (в том числе 61 новых). К сожалению, автор недостаточно критически осмыслил собранный им материал, в связи с чем часть введенных им видовых названий пришлось свести в синонимы.

В 1951 г. появился определитель по паразитам рыб Украинской ССР, составленный Маркевичем, куда вошли и миксоспоридии.

Первый подробный список всех паразитов пресноводных рыб СССР (в том числе и миксоспоридий) был приведен Шульманом (1958б). Им же (1959а, 1959б)

была сделана попытка изменить систему миксоспоридий. В 1961 г. Е. М. Хейсин, С. С. Шульман и Л. Н. Винниченко провели первое электронно-микроскопическое исследование спор миксоспоридий. Наконец, в 1962 г. Шульманом в „Определителе пресноводных рыб СССР" был опубликован определитель всех пресноводных миксоспоридий. Наряду с морфологическими, систематическими и эколого-фаунистическими работами в Советском Союзе вышло несколько работ, посвященных заболеваниям рыб, в том числе и вызываемых миксоспоридиями, и методам профилактики и борьбы с этими заболеваниями (Петрушевский, Бауер, 1948а, 1948в; Бауер, 1953а, 1953б, 1957а, 1957б, 1958а, 1958б, 1958в; Ивасик, 1954а, 1954б, 1955, 1956а, 1956б, 1963а; Догель, Бауер, 1955; Успенская, 1955а, 1955б, 1957а, 1957б, 1959; Шульман, 1957в; Петрушевский, Шульман, 1958; Грапмане, 1962). Успенской (1957–1988) проведены большие и интересные работы по физиологии миксоспоридий.

В 1966 г. появилась монография Шульмана „Фауна миксоспоридий СССР", в которой был подведен итог очередному этапу изучения миксоспоридий. В ней наряду с описанием всех известных для Советского Союза видов миксоспоридий был дан подробный морфологический и функционально-морфологический анализ вегетативных форм и спор миксоспоридий, впервые проведен сравнительно подробный экологический анализ этих паразитических простейших, предложена новая система миксоспоридий, опирающаяся на архитектонику их спор, и, наконец, сделана попытка на новом уровне осмыслить вопросы происхождения и филогении миксоспоридий.

В 60-х гг. наметилось определенное оживление в исследованиях миксоспоридий как в Советском Союзе, так и за рубежом. Прежде всего резко усилились фаунистические исследования и в пресноводных, и в морских акваториях. Морфологические исследования ознаменовались широким применением электронной микроскопии (Хейсин и др., 1961; Lom, 1964, 1973, 1977; Lom, Vavra, 1964, 1965; Lom, Puytorac, 1965; Успенская, 1966–1988; Шульман, 1966; Lunger et al., 1975; Current, Janovy, 1976–1978; Desser, Paterson, 1978a, 1978b; Grassé, Lavette, 1978a, 1978b; Lom et al., 1982, и др.). Более подробный обзор литературы по этому вопросу дан в книге Успенской „Цитология миксоспоридий" (1984). Заслуживают упоминания работы о функциональной роли жира в спорах некоторых слизистых споровиков (Подлипаев, 1972), о природе йодофильной вакуоли (Подлипаев, 1974; Донец, Подлипаев, 1974, 1976; Подлипаев, Шульман, 1978), а также о функциональной роли йодофильной вакуоли (Донец и др., 1970, 1978). Большой интерес представляют также исследования, посвященные механизму экструзии полярной нити (Lom, 1964; Успенская, 1972а, 1972б, 1975а, 1976в, 1977, 1979а; Донец, Соломатова, 1979).

Большие успехи наметились и в области изучения жизненного цикла миксоспоридий. Шуберт (Schubert, 1968) первый подробно проследил спорообразование под электронным микроскопом. В ряде других работ приводятся данные о жизненном цикле (Lom, Puytorac, 1965; Current, Janovy, 1976–1978; Desser, Paterson, 1978b, и др.). Еще более подробно изучили с помощью электронного микроскопа жизненный цикл миксоспоридий Грассэ и Лавет (Grassé, Lavette, 1978a, 1978b). Значительную ясность в понимании полового процесса у миксоспоридий внесла Успенская (1975–1987), с помощью цитофотометрического анализа установившая момент мейотического деления и указавшая на гаплоидность всех клеток, составляющих спору. Это открытие дало возможность установить наличие гаплоидной и диплоидной фаз в жизненном цикле миксоспоридий и произвести сравнение их жизненного цикла с жизненным циклом актиномиксидий (Шульман, Подлипаев, 1980; Успенская, 1981а, 1918б, 1984). Это в свою очередь позволило более четко установить степень родства и различия этих 2 классов, ныне входящих в тип Cnidospora или Myxozoa (см. гл. 10).

Проведен ряд гистохимических и цитологических исследований, проливающих

свет на физиологию вегетативных форм миксоспоридий (Guyenot, Naville, 1929; Greven, 1956; Успенская, 1984).

Интересные экологические наблюдения над характером зараженности рыб миксоспоридиями в реках с быстрым течением приведены в работах Митенева (1982а, 1982б). Очень перспективны экспериментальные работы и наблюдения Юнчиса (1984а, 1984б), открывающие новую страницу в наших представлениях о жизненных циклах и экологии миксоспоридий.

За рубежом за этот период появилось большое количество работ, посвященных миксоспоридиозам, биологии возбудителя, мерам борьбы с этими заболеваниями и их профилактике (Hoffman, Putz, 1969, 1971; Ghittino, 1970a, 1970b, 1970c, 1976a, 1976b; Hoffman, 1970–1983; Molnar, 1971, 1979–1980, 1982; Landolt, 1973; Markiw, Wolf, 1974, 1977, 1978, 1980; Cordero del Campillo et al., 1975; Margolis, Evelin, 1975; Mc Craren et al., 1975; Маргаритов, Шакалия, 1976; Wolf, Markiw, 1976, 1979, 1982; Yamamoto, Sanders, 1979; Copland, 1983; Lom et al., 1983b, 1983c, 1983d, и др.).

Широко развернулись в последние годы исследования миксоспоридий морских акваторий. Здесь прежде всего заслуживают упоминания работы американских исследователей (Noble, 1966; Moser, Noble, 1975, 1976a, 1976b, 1977a, 1977b, 1977c, 1977d, и др.). Они первыми в широком масштабе начали изучение фауны миксоспоридий глубоководных рыб Мирового океана.

Определенное оживление наметилось в исследовании этих паразитов в рыбах Индийского океана (Narasimhamurti, Kalavati, 1975, 1979a, 1979b, 1979c, 1981; Sarkar, 1982a, 1982b; Kalavati, Narasimhamurti, 1983, и др.).

Существенно усилился интерес к фауне морских миксоспоридий среди паразитологов России и сопредельных стран. Если до последнего времени они располагали сведениями по фауне миксоспоридий только окраинных и внутренних морей (В. А. Догель, Г. К. Петрушевский, Б. Е. Быховский, Ю. И. Полянский, С. С. Шульман, Е. В. Жуков, А. В. Решетникова, Н. Н. Найденова, В. Е. Заика, З. С. Донец и др.), то в настоящее время благодаря работам сравнительно небольшого коллектива (А. А. Ковалева, А. В. Гаевская, С. С. Шульман, В. К. Красин, А. В. Зубченко, Н. Н. Найденова) в океанических просторах Атлантики и Пацифики обнаружена фактически новая фауна миксоспоридий.

Богатый материал, накопленный за последние 20 лет, позволил вплотную подойти к решению вопросов, касающихся эволюции и филогении миксоспоридий (Донец, 1979а, 1979б). Наконец, впервые опубликованы работы по зоогеографии миксоспоридий (Донец, 1967, 1976, 1979б, 1981).

Изменилось также представление о ранге миксоспоридий. Если в 1959 и 1966 гг. С. С. Шульман предлагал рассматривать миксоспоридий не как отряд, а как подкласс, то в настоящее время большинство протозоологов рассматривают миксоспоридий как класс, входящий в самостоятельный тип, которому одни исследователи (Grassé, Lavette, 1978a, 1978b; Levine et al., 1980) дают название Myxozoa, а другие (Крылов и др., 1980; Шульман, Подлипаев, 1980) – Cnidospora.

В этом кратком обзоре невозможно отразить все многообразие исследований по миксоспоридиям и работ, опубликованных в последние десятилетия. Этот недостаток мы попытаемся восполнить в последующих главах при рассмотрении конкретных вопросов. Отмечая большие достижения в изучении миксоспоридий, мы не должны забывать о том, что еще очень слабо изучены Индийский и Южный океаны, многие районы Тихого и Атлантического океанов, Средиземное, Красное и Центрально-Американское моря. Только в последние десятилетия в более широких масштабах развернулись исследования миксоспоридий в пресноводных водоемах Китая и Индии. Почти не исследованы пресноводные водоемы Африки, Австралии, Южной Америки, Малой Азии и Ближнего Востока.

ГЛАВА 2

МОРФОЛОГИЯ МИКСОСПОРИДИЙ

2.1. Вегетативные стадии

2.1.1. Форма и размеры

Вегетативные стадии миксоспоридий – трофозоиты представлены в виде самых разнообразных плазмодиев, форма которых в значительной степени зависит от места паразитирования. Размеры их при этом колеблются от 15 мкм до нескольких сантиметров. Особенно разнообразны плазмодии у полостных миксоспоридий, живущих в желчном пузыре и желчных протоках печени, в мочевом пузыре, мочеточниках и мочевых канальцах. Здесь они имеют форму амебоидов самого разнообразного облика. Из-за их подвижности они не обладают строго постоянной формой, что, однако, не исключает наличия тех или иных особенностей у каждого конкретного вида.

В наиболее простых случаях плазмодии – округлые, овальные или неправильно-овальные амебоиды с короткими широкими псевдоподиями типа лобоподий (большинство видов родов *Myxidium*, *Zschokkella* и др.) (рис. 1, *А*). Лобоподии обычно с гладкими краями, иногда с многочисленными небольшими заостренными выступами по их краю (*Chloromyxum dubium*, *Ch. legeri*, *Ch. leydigi* и др.) (рис. 1, *Б*, *В*).

У некоторых видов плазмодии сильно вытянутые, даже разветвленные (рис. 1, *Д*). Они снабжены самыми разнообразными псевдоподиями. Последние могут быть вытянутыми и заостренными. У плазмодия *Myxoproteus caudatus* единственная псевдоподия суживается в нить (рис. 1, *Г*). У многих представителей *Leptotheca*, *Ceratomyxa* и других родов сильно вытянутые псевдоподии булавовидных плазмодиев носят характер явно выраженных филлоподий (рис. 1, *Е*). В ряде случаев псевдоподии ветвятся, а у *Ceratomyxa ramosa* отдельные ветви псевдоподий даже анастомозируют между собой, приближаясь к ризоподиям (рис. 1, *Ж*).

В большинстве случаев псевдоподии могут формироваться в любом участке тела, реже они возникают в строго определенной зоне. Так, у многих представителей *Ceratomyxa*, *Leptotheca* и других родов псевдоподии образуются только на расширенном конце булавовидных плазмодиев (рис. 1, *В*, *З*). У *Ceratomyxa ramosa* многочисленные ветвящиеся ризоподии отходят от одного общего основания (рис. 1, *Ж*). У некоторых миксоспоридий (*Ceratomyxa appendiculata* и др.) плазмодии имеют 4–5 длинных неподвижных выростов (рис. 1, *И*). У крупных плазмодиев *Myxidium lieberkuehni* один конец прикрепляется к стенке мочевого пузыря, другой направлен внутрь его полости. Здесь имеет место дифференцировка отдельных частей (рис. 1, *К*).

Разнообразие форм характерно для небольших подвижных плазмодиев. По мере увеличения размеров их подвижность обычно уменьшается, а конфигурация соответственно упрощается. Сравнительно крупные шаровидные плазмодии *Myxidium macrocapsulare*, достигающие 100–200 мкм, сильно растягивают стенки

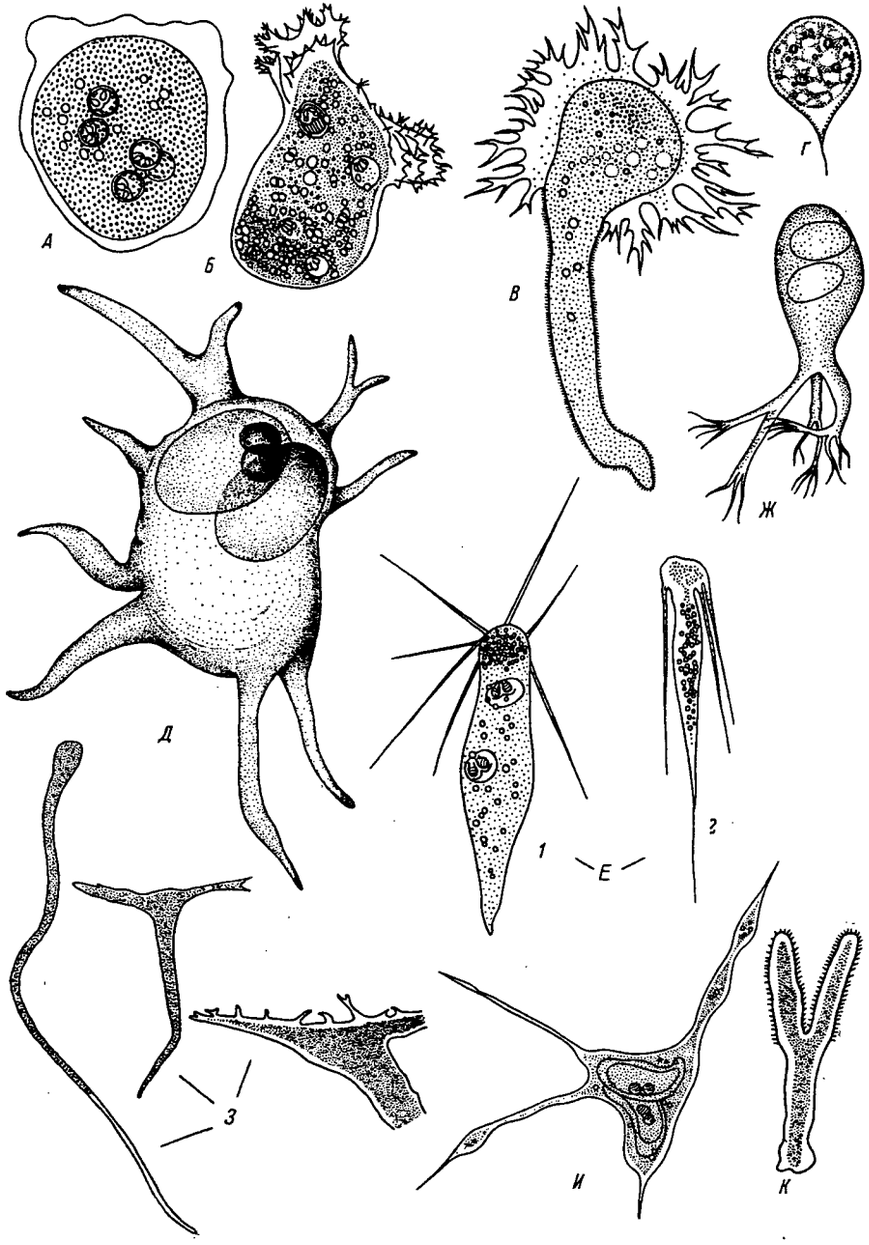


Рис. 1. Типы плазмодиев миксоспоридий.

А – *Ortholinea divergens* (из: Thélohan, 1895), *Б* – *Chloromyxum leydigi* (из: Thélohan, 1895), *В* – *Sinuolinea dimorpha* (из: Davis, 1916), *Г* – *Myxoproteus caudatus* (из: Шульман, 1953), *Д* – *Sphaerospora irregularis* (из: Kabata, 1962), *Е* – *Leptotheca agilis* (*1* – из: Thélohan, 1895; *2* – из: Doflein, 1898), *Ж* – *Ceratomyxa ramosa* (из: Полянский, 1955), *З* – *C. drepanopsettae* (из: Аверинцев, 1908), *И* – *C. appendiculata* (из: Thélohan, 1895), *К* – *Myxidium lieberkuehni* (из: Bütschli, 1881a).

желчного протока, в котором они паразитируют. В результате возникает образование, напоминающее цисту, окруженную эпителиальной стенкой (рис. 2). У некоторых паразитов желчного, реже мочевого пузырей – все виды родов *Sphaeromyxa* и *Auerbachia* и отдельные представители родов *Myxidium* (*M. gasterostei*, *M. perniciosum* и др.), *Ortholinea* (*O. polymorpha* и др.), *Zschokkella* (*Z. acheilognathi*) и *Chloromyxum* (*Ch. trijugum* и др.) – образуются крупные, вернее, гигантские плазмодии, размеры которых иногда заметно превышают 1 мм. Они обычно имеют форму шара, лепешки или широкой пластины, выстилающей стенку пузыря (рис. 3; 4).

Иногда сравнительно небольшие плазмодии, плотно прилегая друг к другу, образуют своеобразные конгломераты, свободно плавающие в полости пузыря. Так, неправильной формы плазмодии *Ceratomyxa merlangi* снабжены длинными заостренными псевдоподиями; плотно прилегая друг к другу участками, лишенными псевдоподий, они образуют некую звездчатую фигуру неправильной формы (рис. 5).

Еще более своеобразна агрегация плазмодиев у представителей рода *Palliatus*. У *P. grandis* – длинные булавовидные плазмодии, утолщенные на дистальном конце и суженные на проксимальном. Неплотно переплетаясь между собой суженными концами, они свободно плавают в полости желчного пузыря. У двух других представителей этого рода – *P. mirabilis* и *P. indecorus* – утонченная часть булавовидного плазмодия очень сильно вытянута, благодаря чему плазмодии принимают нитевидную форму с шарообразным утолщением на одном из полюсов. Плазмодии чрезвычайно многочисленны и густо переплетаются своими суженными нитевидными концами. Это войлокообразное сплетение нитевидных частей плазмодиев расположено в центре, в то время как расширенные шаровидные дистальные концы плазмодиев направлены к периферии и находятся на некотором расстоянии от сплошного сплетения. Благодаря этому возникает крупное (3–7 мм), видимое невооруженным глазом образование, напоминающее пушистый шарик, свободно плавающий в содержимом желчного пузыря (рис. 6).

Иной облик имеют плазмодии, паразитирующие в тканях. Лишь у небольшого числа видов, например у *Myxosoma cerebralis*, вегетативные формы – мелкие плазмодии, активно передвигающиеся в просветах разрушенной ими хрящевой ткани (рис. 7). Как правило, большинство тканевых миксоспоридий имеют более крупные размеры по сравнению с полостными. Многие из них достигают гигантских для Protozoa размеров и хорошо видимы невооруженным глазом. Благодаря этому они так же, как и крупные полостные плазмодии, заметно менее подвижны, особенно если окружены капсулой, выработанной хозяином. Форма их обычно округлая или овальная.

Все плазмодии тканевых паразитов, подобно полостным, имеют собственную оболочку – плазмалемму. У внутриклеточных паразитов или видов, паразитирующих в стекловидном теле (*Myxobolus magnus*, *Henneguya shizura*, *Thelohanellus oculileucisci*), нервной клетки (*Myxobolus neurobius*, *M. arcticus*, *Myxosoma encephalina*), также наблюдается только одна поверхностная мембрана (по крайней мере под световым микроскопом). В дальнейшем намечаются два основных типа усложнения взаимоотношений вегетативных форм паразита с клетками и тканями хозяина.

Первый путь характерен для внутриклеточных паразитов, включая и наиболее часто встречающихся паразитов мышечных волокон. В одних случаях вокруг округлого плазмодия *Myxobolus* sp., паразитирующего внутри мышечных волокон бычка-подкаменщика (*Cottus gabio*), возникает дополнительное образование – кольцевые фибриллы (Заварзин, 1946). Следующий этап можно наблюдать у *Unicapsula muscularis*, *Kudoa quadratum* и у ранних стадий многих Multivalvulida (рис. 8). Плазмодии или растут, или размножаются внутри гипертрофированного мышечного волокна морской рыбы, лизируя при этом фибриллы (Davis, 1924; Успенская, 1981в, 1984, 1985а, 1988). Сохранившаяся сарколемма играет роль дополнительной оболочки. У многих

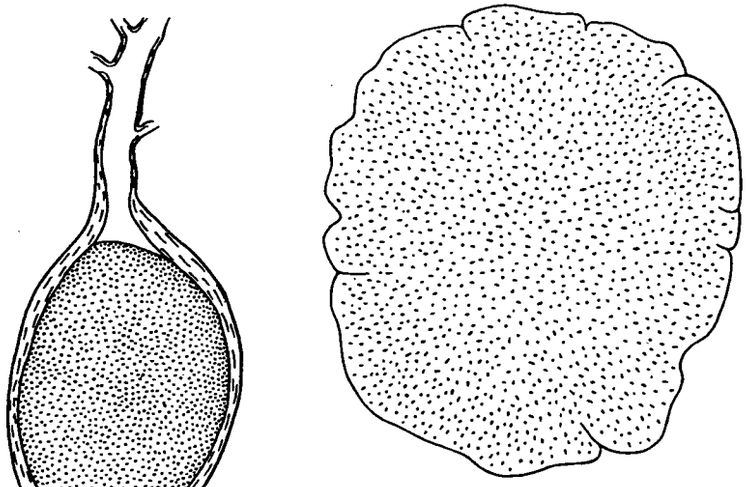
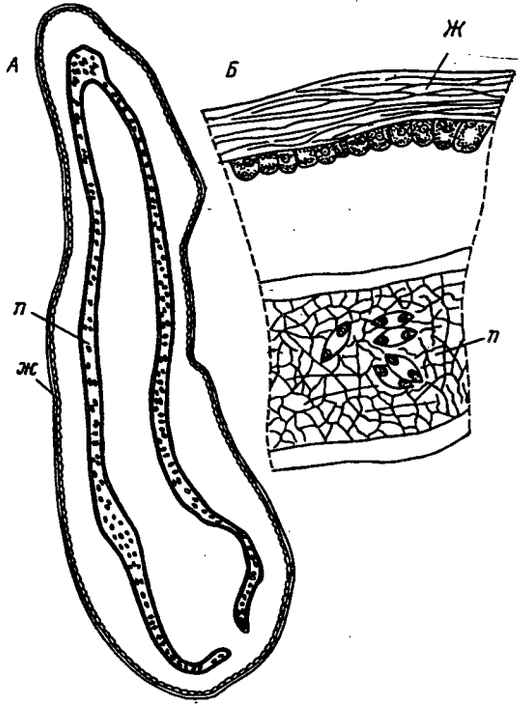


Рис. 3. Гигантский лепешковидный плазмодий *Sphaeromyxa sabrazesi* (из: Schröder, 1907).

←

Рис. 2. Плазмодий *Myxidium macrocapsulare* (из: Кашковский, 1967).



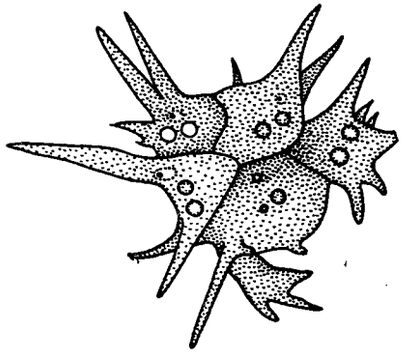


Рис. 5. Конгломерат плазмодиев *Ceratomyxa merlangi* (из: Заика, 1966).

←

Рис. 4. Срез через желчный пузырь с гигантским плазмодием *Myxidium perniciosum* (из: Догель, Боголепова, 1957).

А — срез через желчный пузырь (*ж* — стенка желчного пузыря, *п* — плазмодий), *Б* — то же при большем увеличении.

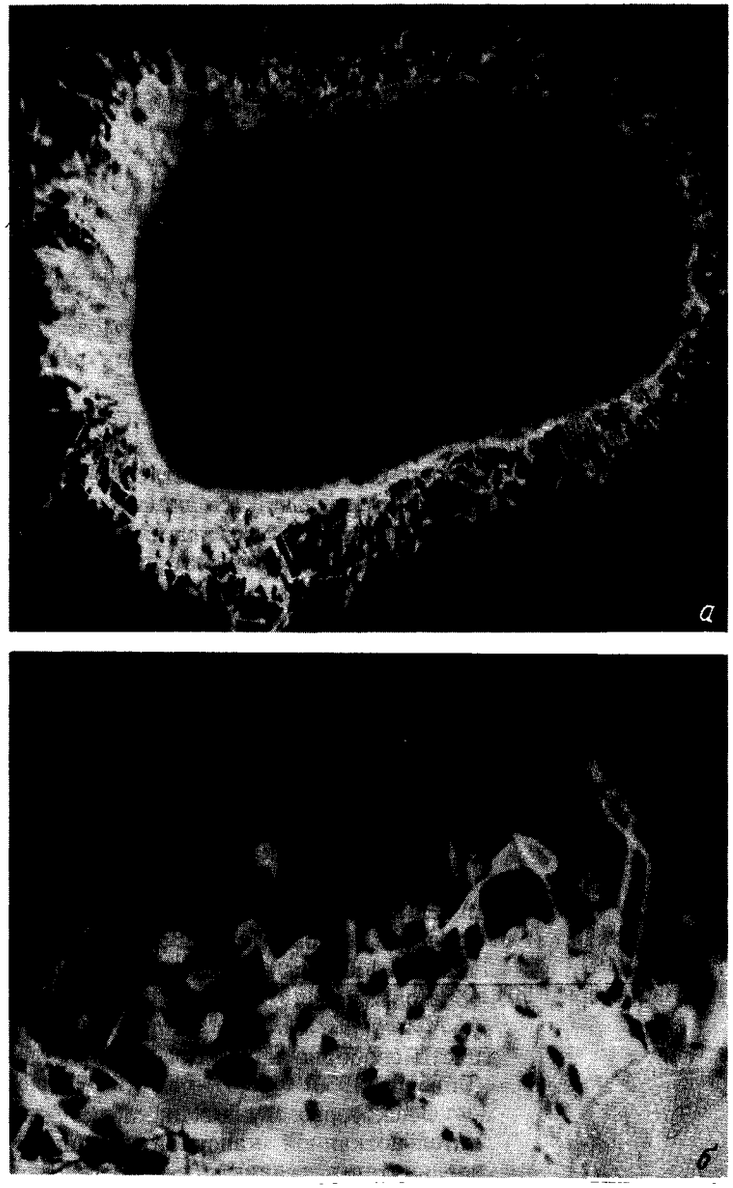


Рис. 6. Конгломерат плазмодиев *Palliatus mirabilis* (из: Шульман и др., 1979).

а — ув. 15 × 8, *б* — ув. 15 × 40.

представителей Multivalvulida гистолизу в конечном итоге подвергается и сарколемма. В этом случае у значительного числа видов вокруг освобождающихся из мышечных волокон многочисленных плазмодиев хозяин образует общую соединительнотканную капсулу, хорошо заметную при рассматривании невооруженным глазом (рис. 9). В дальнейшем у ряда видов наблюдается лизис мышечной ткани рыбы с внешней стороны этой соединительнотканной капсулы. Наконец, у некоторых видов Multivalvulida (*Kudoa thyrsitis, K. histolytica* и др.) полной деструкции подвер-



Рис. 7. Плазмодии *Myxosoma cerebralis*.

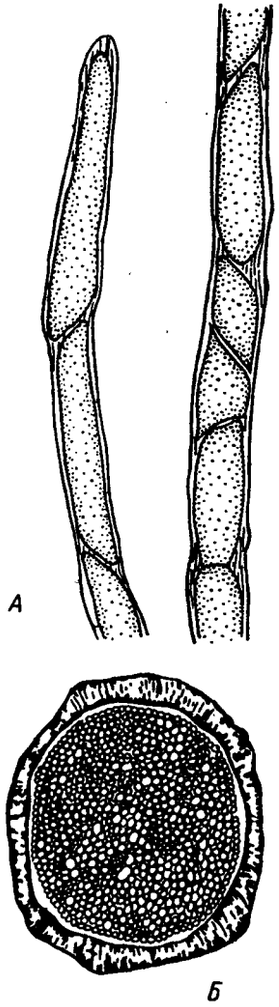


Рис. 8. *Unicapsula muscularis* в мышечных волокнах палтуса (из: Davis, 1924).

А — продольный разрез, *Б* — поперечный.

гается вся капсула и вся ткань хозяина, после чего освободившиеся плазмодии передвигаются внутри в той или иной степени разжиженной массы.[1]

Второй путь взаимоотношений плазмодиев и тканей хозяина наблюдается у представителей отряда Bivalvulida, паразитирующих преимущественно в тканях хозяина, точнее в межклеточном пространстве. Многие виды, например *Myxobolus hemibarbi*, *Myxosoma ovalis* и другие, не выходят за пределы кровяного русла и, строго говоря, еще не перешли к настоящему паразитизму в тканях. Паразит жаберных лепестков *Myxosoma ovalis* хотя и достигает довольно крупных размеров, но не покидает кровеносных сосудов. По мере роста плазмодия эндотелиальная стенка сосуда растягивается и разрастается. Окружая паразита со всех сторон, она создает впечатление цисты, окруженной эпителиальной стенкой (рис. 10; 11). Очень часто плазмодии настоящих тканевых миксоспоридий обрастают соединительной тканью хозяина. Последняя, сильно разрастаясь, может просто окружать паразита (*Myxobolus gigas*, – рис. 12) или образовывать настоящую соединительнотканную капсулу (рис. 13–20). В последнем случае вегетативная форма миксоспоридий становится наиболее похожей на цисту. Однако и здесь сходство с цистой чисто внешнее, связанное с неподвижностью, постоянством формы, а также с наличием капсулы, с одной стороны, и заметным отличием ее структуры от ткани хозяина – с другой. Благодаря этому плазмодии, окрашенные, как правило, в белый цвет, резко выделяются на фоне ткани хозяина. Поэтому термин „циста" нельзя считать удачным. Иногда наблюдается полное отчуждение образовавшейся капсулы от ткани хозяина: у *Myxobolus carassii*, например, отделившиеся цисты свободно находятся в полости тела рыбы (Сидоров, 1956).

В некоторых случаях циста, окруженная соединительнотканной капсулой хозяина, разделена соединительнотканными перегородками на отдельные ячейки (*Myxobolus cyprini*). Это связано с тем, что после бесполого размножения плазмодия иногда происходит обрастание соединительной тканью каждой дочерней особи.

Вокруг некоторых плазмодиев могут образовываться капсулы из пролиферирующего эпителия хозяина (*Henneguya creplini*, *H. gigantea*, *Myxobolus toyamai*) (рис. 21). Иногда от стенки соединительнотканной капсулы, окружающей плазмодий

[1] Этот процесс деструкции обычно наступает после гибели рыбы.

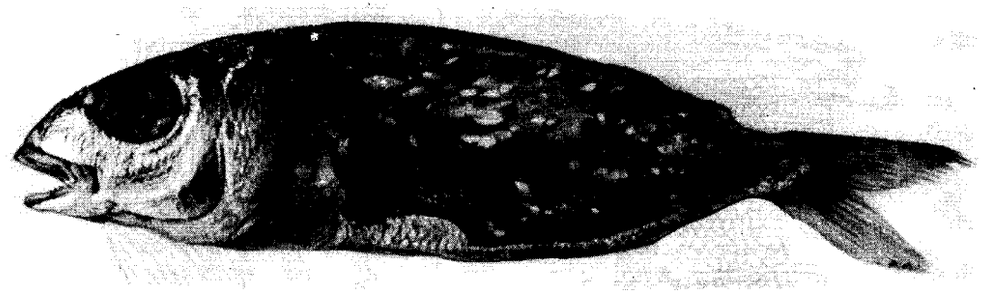


Рис. 9. Цисты *Kudoa nova* в мышцах *Pagellus acarmae* (из: Ковалева, Шульман, 1978).

Thelohanellus pyriformis, внутрь цисты врастают складки, выстланные изнутри эпителием. На этих складках в свою очередь образуются складочки, в результате чего возникает многокамерное образование, напоминающее папиллярную аденокистому (рис. 22) (Plehn, 1925).

Наконец, по данным Дебезье (Debaisieux, 1925a), вегетативные формы *Thelohanellus notatus* окружены слоем эпителиальных клеток, а поверх него соединительнотканной капсулой. Эпителий образует вдающиеся в полость цисты складочки, внутри которых находится соединительная ткань, пронизанная кровеносными сосудами и лакунами (рис. 23).

2.1.2. Поверхностная мембрана

Как уже указывалось, у всех плазмодиев имеется поверхностный слой – плазмалемма. Она является производным самого плазмодия и под световым микроскопом кажется одинарной как у полостных, так и у тканевых паразитов. Эти наблюдения подтвердили электронно-микроскопические исследования почти всех полостных паразитов.

Ряд авторов указывает для сравнительно большого числа видов наличие тонкой (от 6 до 10 нм) осмиофильной мембраны. Она отмечена для *Myxidium lieberkuehni* (Lom, Puytorac, 1965a; Успенская, 1966а, 1966б), *M. gasterostei* (Успенская, 1969), *Chloromyxum cristatum* (Lom, Puytorac, 1965a, 1965b), *Ch. truttae* (Успенская, 1984), *Sphaeromyxa sabrazei* (Grassé, Lavette, 1978a, 1978b), *S. cottidarum* (Успенская, 1972б), *S. elegini* (Успенская, 1981в, 1982а, 1982в, 1984), *S. hellandi* (Успенская, 1982а, 1984), *Sphaeromyxa* sp. (Lom, 1969a) и др. Только для *Zschokkella nova* отмечают двойную мембрану (Lom, Puytorac, 1965a).

Что касается тканевых паразитов, то, как видно из анализа, проведенного Успенской (1982а, 1984), данные об одинарной простой мембране не всегда находят подтверждение при электронно-микроскопических исследованиях. У некоторых видов, например *Henneguya psorospermica*, *H. pinnae*, *H. oviperda*, *Kudoa quadratum*, плазмодии имеют одну поверхностную мембрану. У других видов (*Myxosoma funduli*, *Henneguya adiposa*,

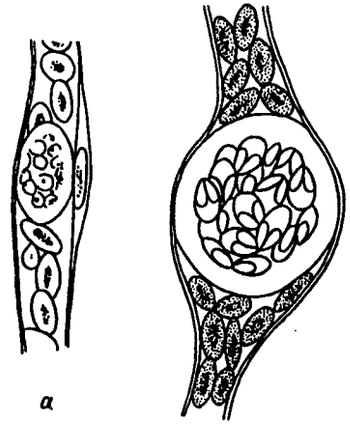


Рис. 10. Вегетативные формы *Myxosoma ovalis* в жаберных кровеносных сосудах (из Davis, 1923).

а — молодой плазмодий, *б* — плазмодий со зрелыми спорами.

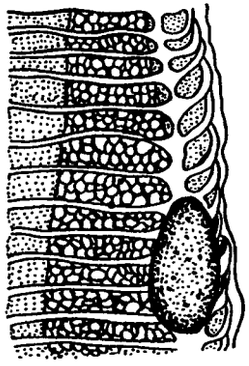


Рис. 11. Вегетативная форма *Myxobolus hemibarbi* в жаберном кровеносном сосуде (из: Шульман, 1966).

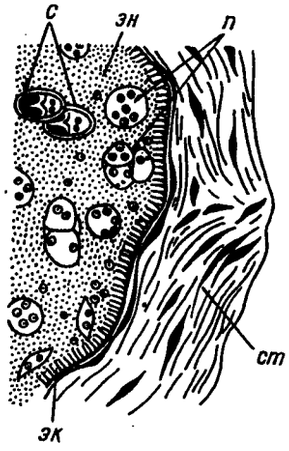


Рис. 12. Срез через цисту *Myxobolus gigas* (из: Auerbach, 1906).

эн — эндоплазма, *эк* — эктоплазма, *ст* — соединительная ткань, *п* — паноспоробласт, *с* — споры.

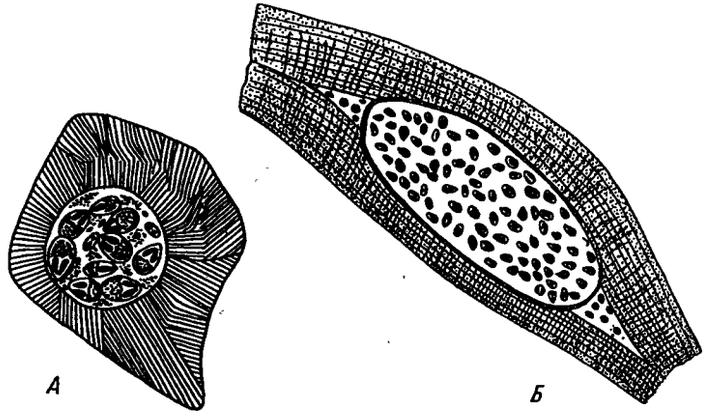


Рис. 13. Цисты *Myxobolus musculi* между мускульными волокнами (из: Шульман, 1966).

А — поперечный срез через мышцу, *Б* — продольный.

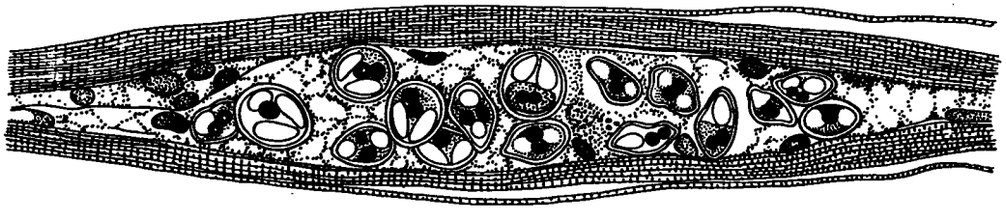


Рис. 14. Циста *Myxobolus orbiculatus* между мышечными волокнами.

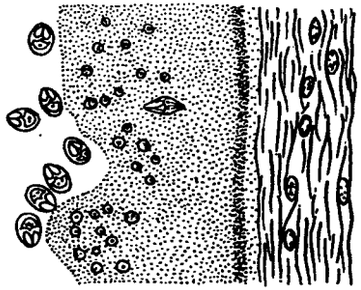


Рис. 15. Часть среза через цисту *Myxobolus pfeifferi* из стенки кишечника усача (из: Thélohan, 1895).

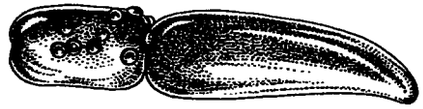


Рис. 16. Цисты *Myxobolus macrocapsularis* (= *M. physophylus*) на плавательном пузыре красноперки (из: Реусс, 1906).

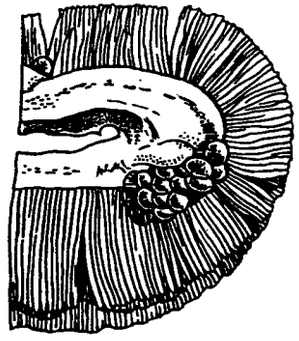


Рис. 17. Цисты *Mysxobolus sandrae* (= *M. volgensis*) на жабрах судака (из: Реусс, 1906).

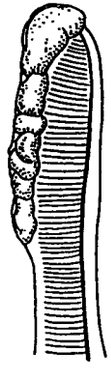


Рис. 18. Жаберный лепесток щуки, зараженный *Henneguya lobosa* (из: Plehn, 1924).

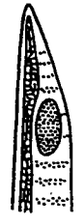
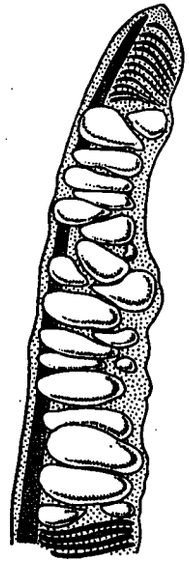
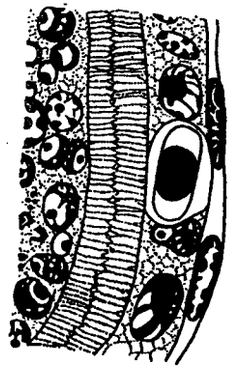


Рис. 19. Цисты *Myxobolus dispar* в жаберном лепестке (из: Шульман, 1966).



←

Рис. 20. Жаберный лепесток щуки, зараженный *Henneguya lobosa* (из: Догель, 1932а).



←

Рис. 21. Срез через периферическую часть цисты *Myxobolus toyamai* (из: Kudo, 1916).



Рис. 22. Образование типа папиллярной аденокистомы, вызванное *Thelohanellus pyriformis* (из: Plehn, 1925).

H. lobosa) плазматическая мембрана покрыта снаружи тонким гранулированным слоем. У некоторых видов этот слой может быть более усложненным. Так, у *Myxobolus disparoides* (рис. 24), паразитирующего в терминальной части первичного жаберного лепестка маринки, имеется особый надмембранный слой (толщиной 0.08 мкм) с низкой электронной плотностью (рис. 25). В этом надмембранном слое равномерно расположены образования конусообразной формы с большей электронной плотностью. Они состоят из трех уменьшающихся к периферии слоев электронно-плотного вещества, расположенных друг над другом, между которыми лежат слои с меньшей электронной плотностью. Дессер и Патерсон (Desser, Paterson, 1978b) указывают на наличие у вегетативных форм *Myxobolus* sp. двух мембран (или, как они их называют, мембраноподобных слоев), находящихся друг от друга на расстоянии 3 нм. Наружная мембрана при этом покрыта плотным ворсистым материалом. Строение поверхности может быть различным даже у вегетативных форм одного и того же вида. Так, у непатогенных форм *Henneguya excilis*, располагающихся между жаберными лепестками, наблюдается одна элементарная мембрана, покрытая гранулярным слоем, в то время как у патогенной формы этого же вида, паразитирующей внутри жаберных лепестков канального сомика (*Ictalurus punctatus*), добавляется еще наружная мембрана, покрытая плотным ворсистым материалом (Current, Janovy, 1978).

Заслуживает упоминания одна особенность поверхности крупных плазмодиев, живущих в жидкой или полужидкой среде. На поверхности гигантских плазмодиев всех представителей подотр. Sphaeromyxina, крупных веретеновидных плазмодиев (размером до 2 × 0.3 мм) *Kudoa quadratum*, занимающих почти весь объем зараженных ими мышечных волокон керчака, на поверхности плазмодиев *Henneguya oviperda*, живущих в икринках щуки, *Myxidium lieberkuehni*, паразитирующих в мочевом пузыре щуки, *Chloromyxum trijugum* из желчного пузыря рыб рода *Lepomis*, *Zschokkella nova* и некоторых других паразитов наблюдаются различной толщины и густоты особые сосочковидные выросты, напоминающие ворсинки. У некоторых видов они заметны даже под световым микроскопом (рис. 1, *К*; 26, 27). У других их можно обнаружить только при помощи электронного микроскопа. У *Henneguya oviperda* цитоплазматические выросты встречаются только у молодых

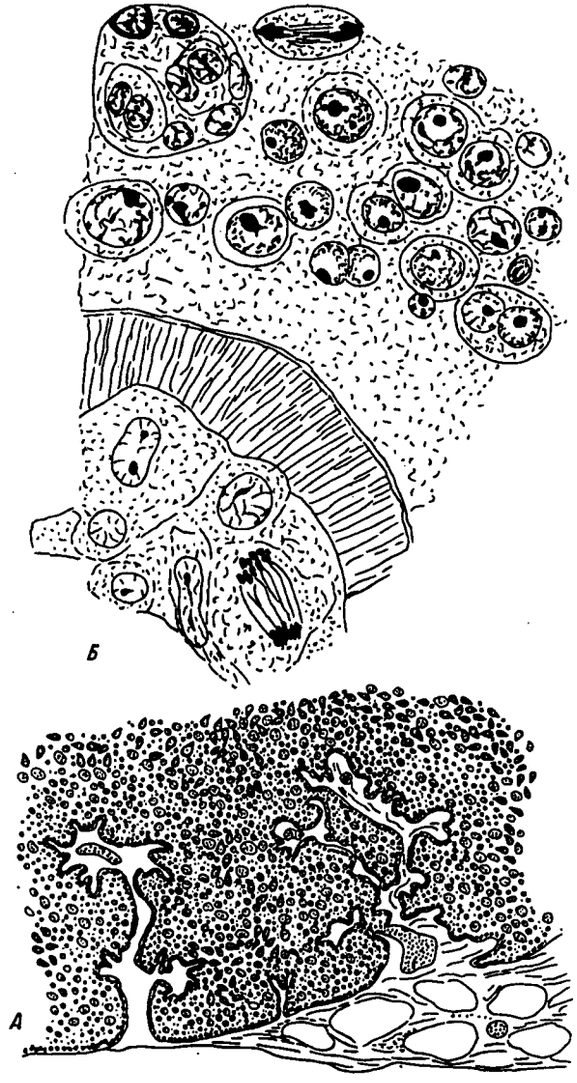


Рис. 23. Циста *Thelohanellus notatus* (из: Debaisieux, 1925a).

А – срез через стенку цисты, *Б* – разрез через цисту.

плазмодиев. У большинства видов количество и величина ворсинок, наоборот, увеличиваются по мере роста плазмодия.

У одних видов (*Kudoa quadratum*, *Henneguya oviperda*, *Myxidium kudoi* и др.) эти ворсинки тупые и короткие (рис. 28–30), в других случаях (род *Sphaeromyxa*, *Myxidium gasterostei* и др.) они довольно длинные (рис. 26; 31; 33). Большое разнообразие наблюдается и в густоте расположения микроворсинок. У *Chloromyxum cristatum* и *Myxidium lieberkuehni* они довольно редкие (рис. 32) (Lom, Puytorac, 1965a; Успенская, 1966а, 1966б, 1984). У крупных плазмодиев *Sphaeromyxa hellandi*, *Myxidium gasterostei* часто расположенные длинные микроворсинки образуют густую щеточную кайму (Успенская, 1969, 1981а, 1984). Наконец, у многих представителей рода *Sphaeromyxa* (*S. sabrazesi*, *S. magna*, *S. elegeni* и *S. cottidarum*) микроворсинки

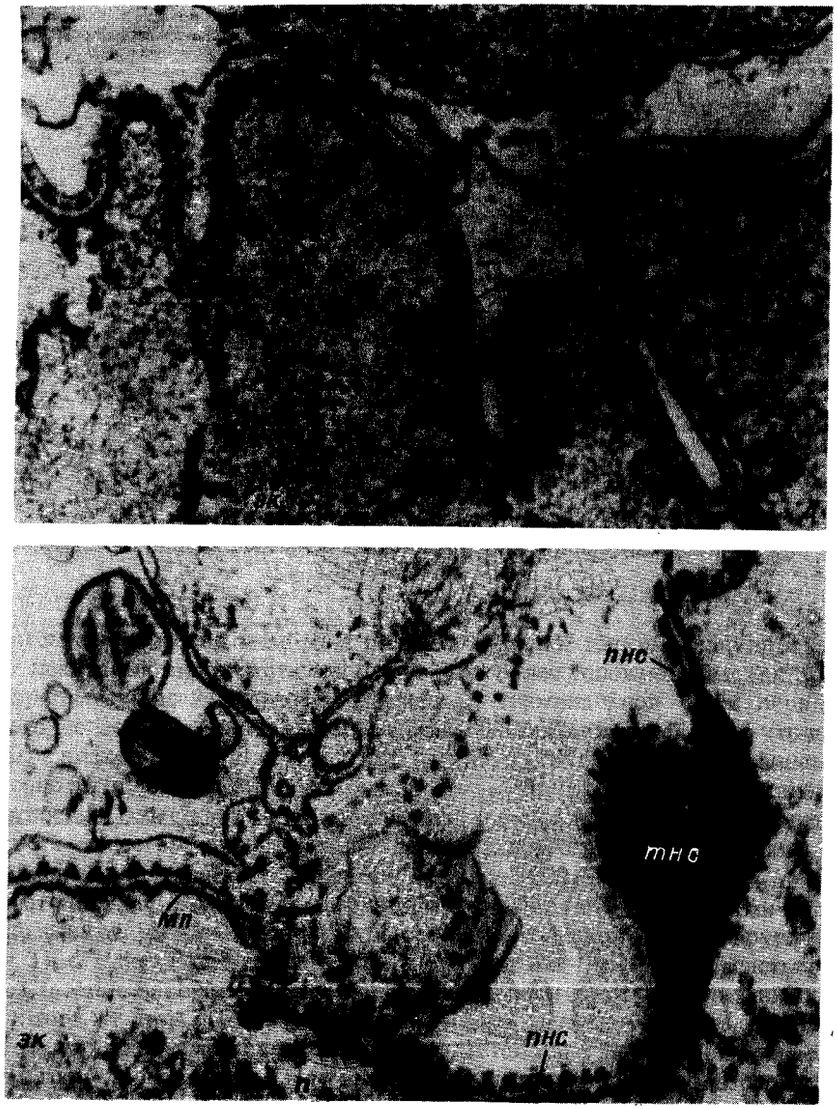


Рис. 24. Ультратонкое строение поверхности плазмодия *Myxobolus disparoides* (из: Успенская, 1984).

А — поперечный срез, *Б* — тангенциальный. *нс* — надмембранный слой, *мп* — мембрана плазмодия, *п* — плазмодий, *пл* — электронно-плотные пластинки в надмембранном слое, *пнс* — надмембранный слой (поперечный разрез), *пкл* — пиноцитозные каналы, *пп* — пиноцитозные пузырьки, *эк* — эктоплазма, *тнс* — тангенциальный разрез через надмембранный слой.

ветвятся и анастомозируют между собой, образуя сложную и густую войлокообразную сеть (рис. 33). При всем отмеченном выше разнообразии можно утверждать, что в общем сосочки в большей степени развиты у крупных плазмодиев, живущих в желчном или мочевом пузырях.

Мы уже упоминали, что часто дополнительными оболочками для плазмодиев служат те или иные элементы тканей хозяина. У паразитов мышечных волокон роль дополнительной оболочки может играть сарколемма мышечного волокна, у паразитов икринок (*Henneguya oviperda* и др.) – оболочки последних (zona

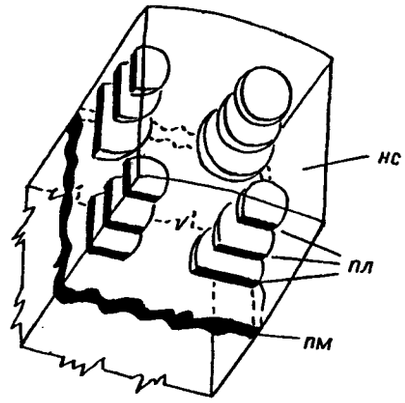


Рис. 25. Схема строения надмембранного слоя у *Myxobolus disparoides* (из: Успенская, 1984).

нс — надмембранный слой, *мп* — мембрана плазмодия, *пл* — электронно-плотные пластинки в надмембранном слое.

pellucida, фолликулярный эпителий, базальная мембрана, клетки тэки и другие оболочки, характерные для икринки щуки). Жаберный паразит маринки *Myxobolus disparoides* с дистальной стороны покрыт только тонким слоем жаберного эпителия, а с проксимальной – клетками жаберной ткани, фибриллами, клетками крови, столбчатыми клетками и базальной мембраной капилляров. В еще большей степени роль дополнительной оболочки должна быть отведена уже упомянутым выше соединительнотканным и эпителиальным обрастаниям и капсулам.

2.1.3. Цитоплазма, ядро и органоиды

Под световым микроскопом в цитоплазме легко различаются два основных слоя: эктоплазма и эндоплазма.

Более светлая гранулированная эктоплазма неодинаково выражена у разных видов. У одних она образует широкую наружную кайму, у других она хорошо выражена только в отдельных участках плазмодия, особенно в псевдоподиях; у некоторых видов она настолько тонка, что едва заметна.

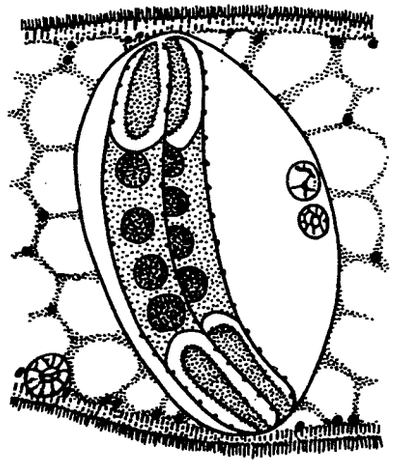


Рис. 26. Срез через плазмодий *Sphaeromyxa sabrazesi* (из: Schröder, 1907).

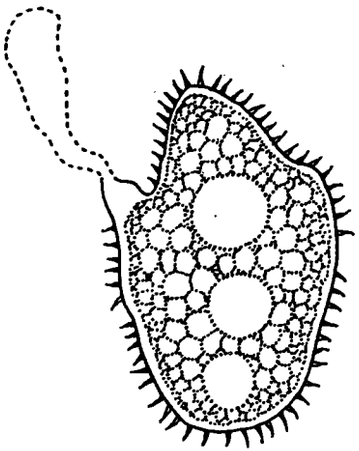


Рис. 27. Плазмодий *Chloromyxum trijugum* (из: Kudo, 1919).

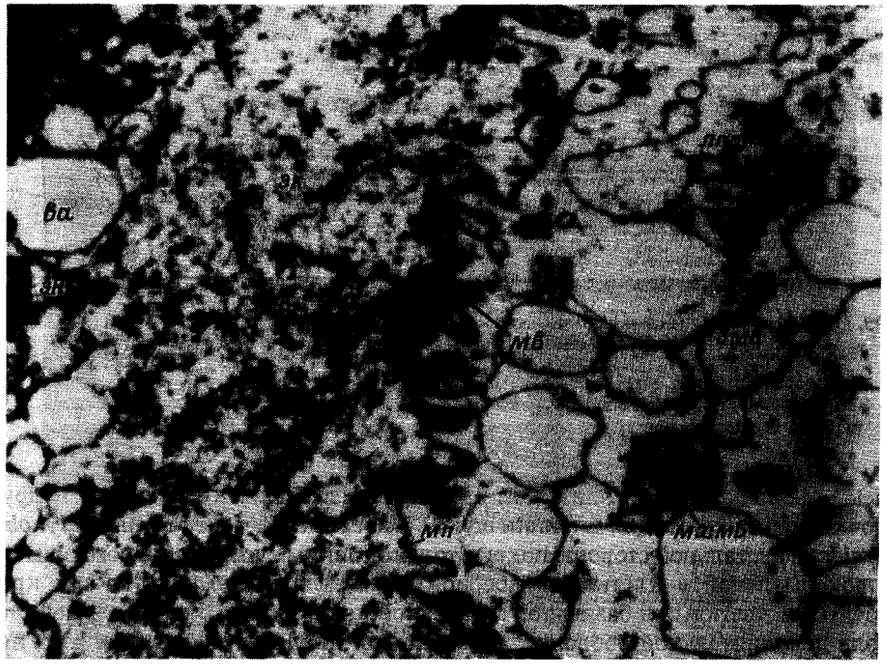


Рис. 28. Ультратонкое строение поверхности плазмодия *Kudoa quadratum* (из: Успенская, 1984).

мп – мембрана плазмодия, *ме* – микроворсинки плазмодия, *п* – плазмодий, *эк* – эктоплазма, *эн* – эндоплазма, *ва* – вакуоли, *лпф* – лизированные протофибриллы хозяина, *мхмв* – митохондрии мышечного волокна хозяина, *змв* – зараженное мышечное волокно, *ммв* – мембрана мышечного волокна хозяина.

Эндоплазма занимает внутреннюю часть плазмодия. Она заходит в более или менее широкие псевдоподии типа лобоподий и близких к ним образований, а также в неподвижные выросты плазмодия у *Ceratomyxa appendiculata*. Филоподии и ризоподии состоят только из эктоплазмы. В некоторых случаях эктоплазма бывает своеобразно изменена. На тех участках плазмодиев *Myxidium lieberkuehni*, которые прикрепляются к эпителию мочевого пузыря, при рассматривании в световом микроскопе наблюдается хорошо выраженная исчерченность, перпендикулярная к поверхности плазмодия (рис. 34).

У тканевых паразитов эктоплазма обычно слабее выражена, чем у полостных, и часто видоизменена. Она во многих случаях имеет тонкую радиальную исчерченность (рис. 12; 15; 21). Иногда эта исчерченность расположена не в самом наружном слое, а несколько глубже (Thélin, 1956). Границы между эндо- и эктоплазмой не всегда четко обозначены. Часто внутрь эндоплазмы отходят многочисленные разветвления выростов эктоплазмы.

Ряд авторов (Bütschli, 1881b, 1882; Cohn, 1896; Doflein, 1898; Аверинцев, 1907; Auerbach, 1909a, 1909b, 1910c; Kudo, 1916; Meglitsch, 1937, и др.) различают в наружных слоях плазмодия не один, а два слоя. Одни рассматривают это явление как результат дифференцировки эктоплазмы, другие считают этот внутренний слой производным эндоплазмы. Наконец, третьи дают внутреннему слою особое название – мезоплазма.

По-видимому, образование промежуточных слоев – результат факультативной дифференцировки экто- или эндоплазмы, связанной с неоднородностью их строения, возникшей в процессе выполнения тех или иных функций. Расположенный под мембраной прозрачный и гомогенный слой эктоплазмы, видимый под

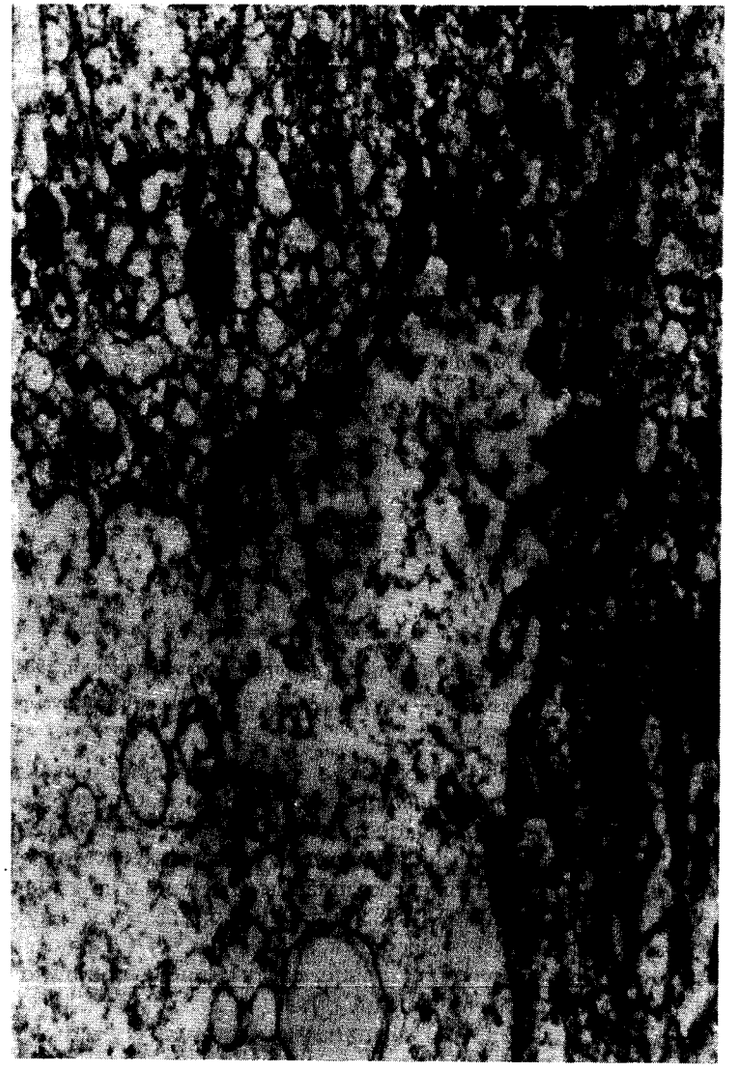


Рис. 29. Эктоплазматические сосочки на поверхности вегетативных форм *Henneguya oviperda* из икринки щуки (электронно-микроскопическая фотография, ув. 32 000) (из: Шульман, 1966).

световым микроскопом, предстает на электронно-микроскопических срезах как плотный слой цитоплазмы с мелкими вакуолями и мелкими осмиофильными гранулами. Он пронизан каналами гладкого эндоплазматического ретикулума. На поверхности около наружной осмиофильной мембраны, особенно у основания ворсинок (если таковые имеются), часто обнаруживаются очень мелкие впячивания, от которых отшнуровываются пузырьки диаметром 0.07–0.1 мкм. Последние рассматриваются как пиноцитозные вакуоли, транспортирующие в глубь цитоплазмы пищевые продукты (рис. 31; 35). Успенская (1982a, 1984) также отмечает, что поверхностный слой плазмодиев *Henneguya oviperda* пронизан пиноцитозными каналами. Вообще пиноцитозные каналы и пузырьки характерны для эктоплазмы, прилегающей к поверхностной мембране. В тех пока еще редких случаях, когда мембран две, пиноцитозные каналы располагаются под внутренней мембраной.

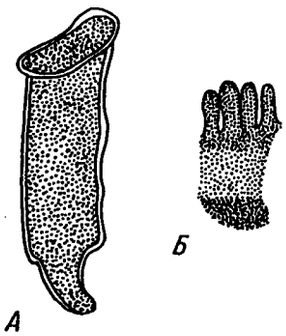


Рис. 30. Плазмодий *Myxidium kudoi* (из: Meglitsch, 1937).

А – общий вид, *Б* – срез.

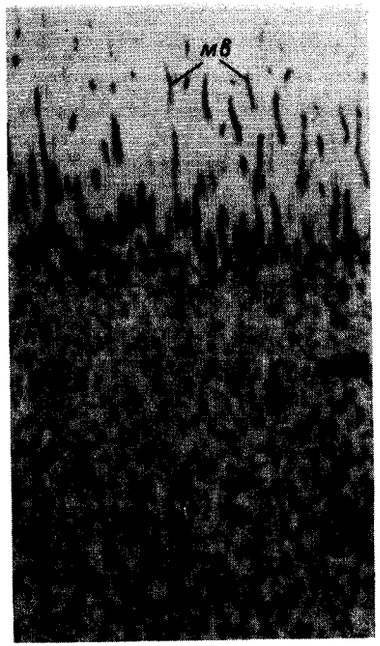


Рис. 31. Густая щеточная кайма *Myxidium gasterostei* (из: Успенская, 1984).

п – плазмодий, *эк* – эктоплазма, *мв* – микроворсинки, *пп* – пиноцитозные пузырьки.

Успенская (1981в, 1982а, 1984, 1985а, 1987а, 1987б) указывает для эктоплазматического слоя вегетативных форм *Kudoa quadratum* большое количество свободных рибосом. Кроме того, здесь наблюдаются пучки микротрубочек, лежащих ближе к поверхности, и сеть тонких микрофибрилл. Скопление эктоплазматических микротрубочек примембранных слоев эктоплазмы отмечали и другие исследователи (Lom, 1969a; Grassé, Lavette, 1978a, 1978b, и др.). Их диаметр, по Лому, 0.05, длина 0.5 мкм, по Грассэ и Лаветт, – соответственно 0.04 и 0.4–0.12 мкм. По мнению Грассэ и Лаветт, эти микротрубочки принимают участие в пиноцитозе, что нам кажется пока недостаточно обоснованным.

По данным Грассэ (Grassè, 1960), эктоплазма гигантских плазмодиев *Sphaeromyxa sabrazesi* богата каплями липидного характера. Следует отметить, что промежуточные между эндо- и эктоплазмой слои (мезоплазма) под электронным микроскопом пока вообще не выявлены.

Эндоплазма даже при рассматривании под световым микроскопом неокрашенных плазмодиев заметно отличается своей грубой зернистостью и наличием самых разнообразных включений липидного характера, гликогена, светопреломляющих капелек неизвестного состава и т. п. В эндоплазме цитохимически выявляются нейтральные и кислые жиры (рис. 36; 37) и глыбки гликогена, а также вакуоли с разнообразными гранулами. Часто встречаются и образования, трактуемые некоторыми авторами (Lom, Puytorac, 1965a, 1965b) как миелиновые. В плазмодиях *Myxidium lieberkuehni* встречается большое количество длинных игольчатых кристаллов, благодаря которым вся цитоплазма принимает красноватый или буроватый оттенок. Бючли (Bütschli, 1881b, 1881c, 1882), а вслед за ним большинство авторов считали, что это кристаллы гематоидина. Однако Успенская (1966б) отрицает это. Другие же авторы (Lom, Puytorac, 1965c) трактуют их как кристаллы мочевой кислоты. Эндоплазма *Chloromyxum leydigi* имеет, наоборот, зеленоватый



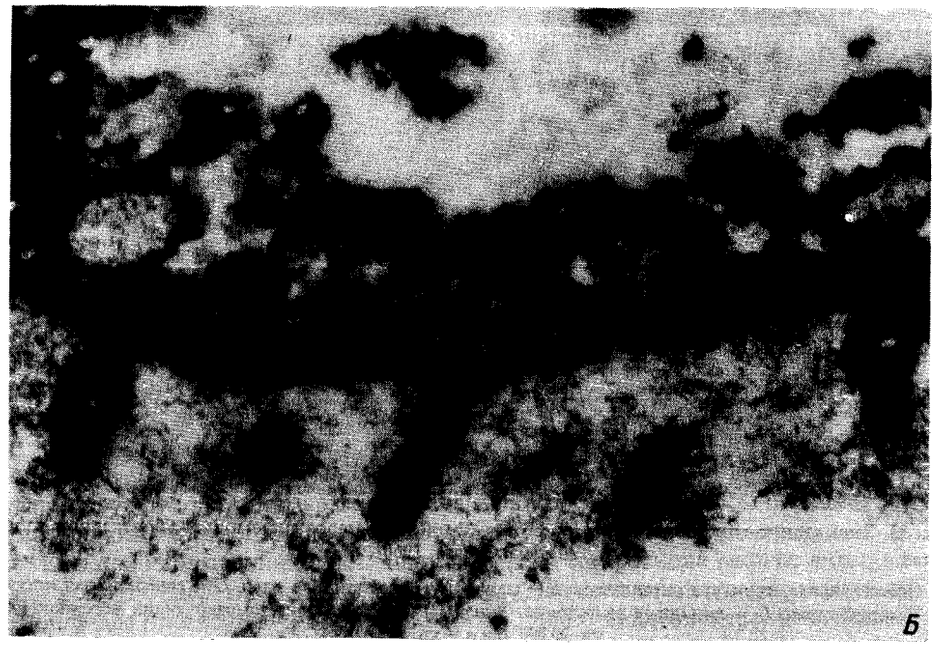


Рис. 32. Эктоплазматические сосочки на плазмодиях *Myxidium lieberkuehni* (из: Успенская, 1984).

А, *Б* – разные варианты среза, ув. 45 000.

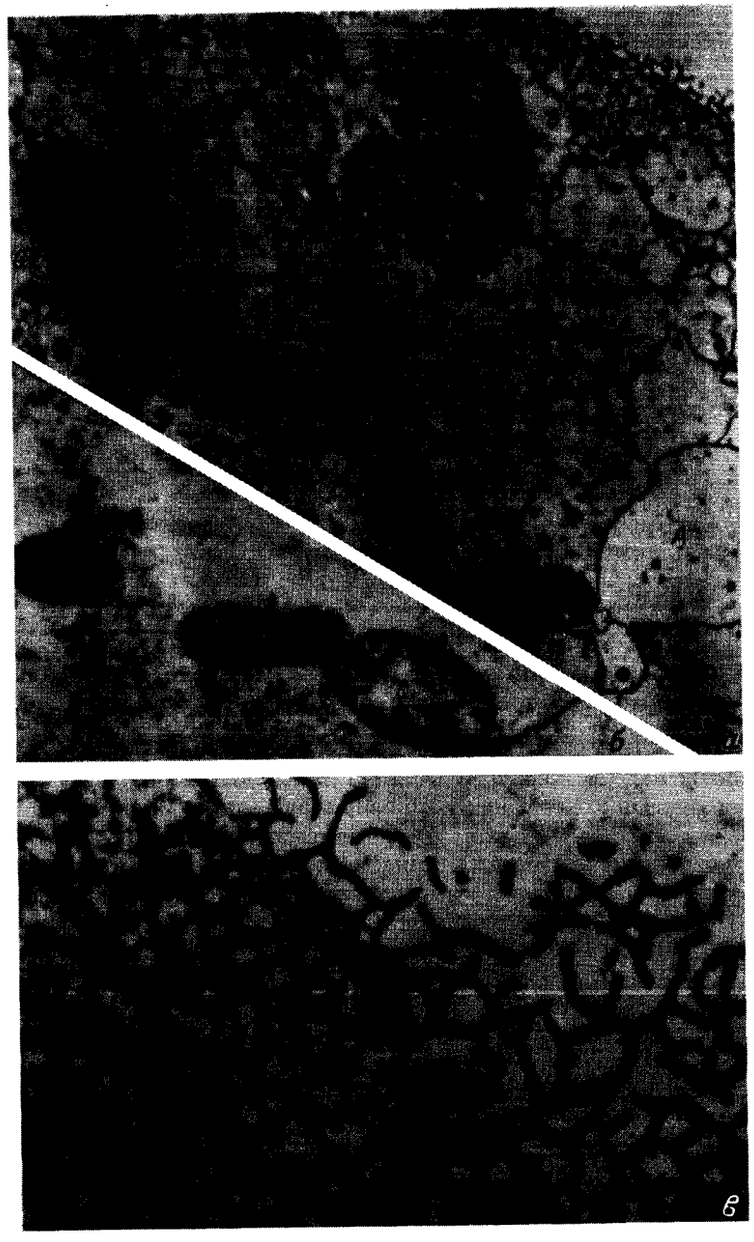


Рис. 33. Электронно-микроскопическая фотография среза через плазмодий *Sphaeromyxa sabrazesi* (из: Grassé, 1960).

A – альвеолярная структура цитоплазмы, *S* – споры, *N* – вегетативное ядро, *G* – генеративная клетка, *M* – митохондрии, *L* – липидные включения. *Внизу* (*l*) густая сеть анастомозирующих ворсинок (*а* – ув. 20 000, *б* и *в* – ув. 32 500).

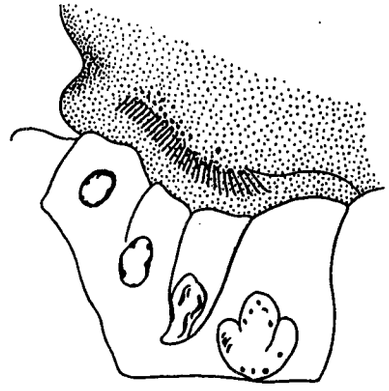


Рис. 34. Часть плазмодия *Myxidium lieberkuehni*, прикрепленного к эпителию мочевого пузыря щуки (из: Prenant, 1902b).

цвет из-за капелек липидного характера. В цитоплазме *Sphaeromyxa sabrazesi* отмечены гранулы липидного характера, однако в меньших количествах, чем в эктоплазме (Grassé, 1960).

В эндоплазме обычно хорошо заметен эндоплазматический ретикулум, как гладкий, так и шероховатый, т. е. с большим количеством рибосом на мембранах (рис. 39). Сравнительно реже встречаются диктиосомы аппарата Гольджи. Однако это, скорее, связано не с отсутствием или малым количеством этих важных органоидов, а с сравнительно малой вероятностью их обнаружения при приготовлении ультратонких срезов крупных плазмодиев. Внутри эндоплазмы находится сравнительно большое число митохондрий с кристами трубчатого типа. Они обычно в заметно больших количествах располагаются в периферическом слое эндоплазмы (рис. 33; 37–41 и др.). Широко представлены в эндоплазме и микрофибриллы, образующие сеть. Они, по-видимому, способствуют изменению формы плазмодия и принимают участие в образовании псевдоподий (Lom, 1969a; Grassé, Lavette, 1978a, 1978b; Успенская, 1984).

Забегая вперед, отметим, что на микрофиламентах подвешены лежащие в образовавшихся вакуолях уже созревшие споры (Успенская, 1969).

Обычно у крупных, особенно гигантских плазмодиев, приступивших к спорообразованию, сильно разрастаются вакуоли, благодаря чему вся центральная часть эндоплазмы приобретает альвеолярный характер (Grassé, 1960; Успенская, 1969; Grassé, Lavette, 1978a, 1978b, и др.) (рис. 26; 33; 40; 42; 43). По мнению Успенской (1982a, 1984), эти вакуоли возникают в результате сильного вздутия цистерн ретикулума. Между крупными альвеолами расположены тонкие цитоплазматические мостики. Внутри них, и особенно в более широких узлах соединения, помещаются митохондрии, различные включения, ядра и клетки разного типа (рис. 33; 42; 43).

Число находящихся в эндоплазме ядер варьирует в огромных пределах – от 3 ядер или нескольких десятков в малых плазмодиях, до сотен тысяч и даже миллионов в больших.

Длительное время бытовало мнение, что в плазмодиях встречается два типа ядер: вегетативные (рис. 33; 35; 41; 42), ведающие только трофическими функциями, и генеративные (рис. 33; 43; 44), дающие начало споробластам, из которых образуются споры.

На различиях между вегетативными и генеративными ядрами мы более подробно остановимся в следующей главе. Здесь же только отметим, что они отличаются друг от друга размерами и степенью, а также характером окраски, причем эти различия у каждого вида миксоспоридий проявляются по-разному.

Еще при наблюдениях с помощью светового микроскопа многие авторы замечали вокруг генеративных ядер цитоплазму, несколько отличающуюся от общей цитоплазмы плотностью и цветом окраски. Однако лишь электронно-микроскопические исследования (Grassé, 1960 и все последующие авторы, занимающиеся этой проблемой) неопровержимо показали, что в действительности мы имеем дело не с ядрами, а с самостоятельными генеративными клетками, активно передвигающимися с помощью псевдоподий в цитоплазме многоядерного плазмодия (рис. 33; 43; 44).

Таким образом, основным отличием между вегетативными и генеративными

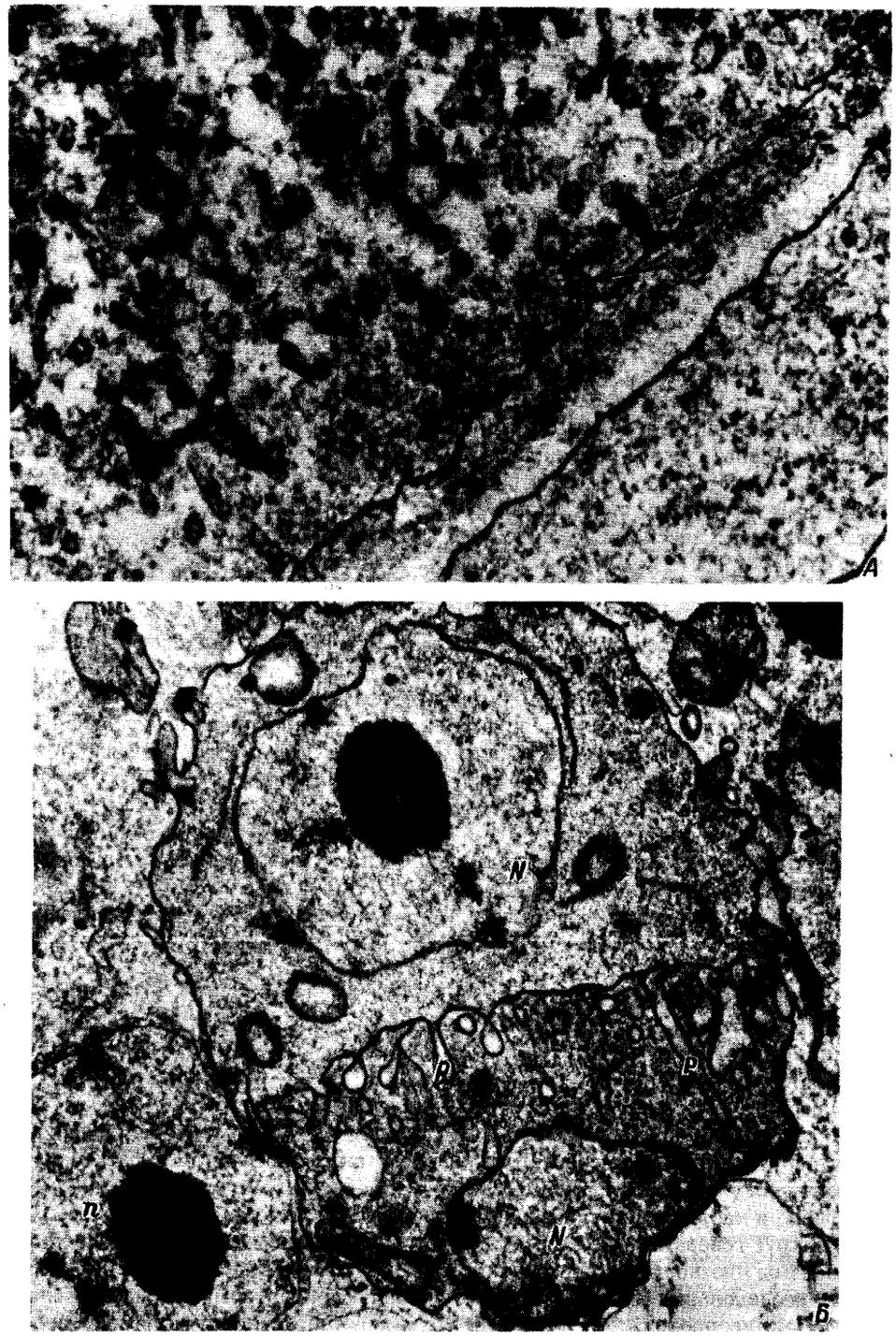


Рис. 35. Образование пиноцитозных пузырьков и каналов у *Henneguya psorospermica* (из: Lom, Puytorac, 1965a).

Стрелки: *А* — у плазмодиев, *Б* — у споробласта, находящегося внутри панспоробласта. *N* — ядро спороласта, *n* — вегетативные ядра, *P* — пиноцитозные каналы.

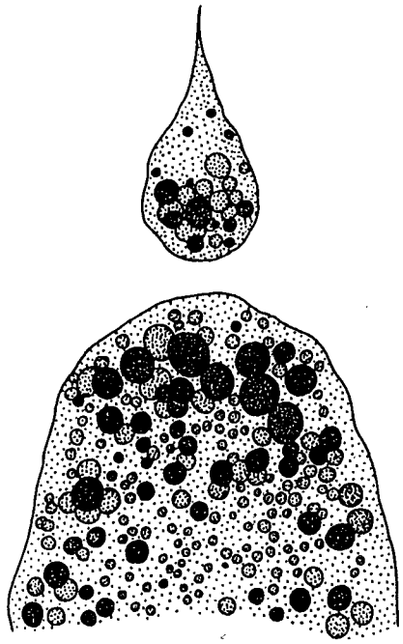


Рис. 36. Включение жира в плазмодиях и спорах *Ceratomyxa longispina* (из: Петрушевский, 1932б).

Темные гранулы — жир.

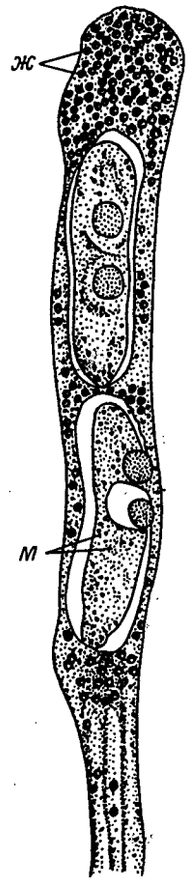


Рис. 37. Плазмодий и споры *Ceratomyxa longispina* (из: Петрушевский, 1932б).

ж — жир, *м* — митохондрии.

ядрами является способность последних к целлюляризации, т. е. к отдифференцированию вокруг себя слоя собственной цитоплазмы.

Для этих очень небольших генеративных клеток характерна сравнительно плотная осмиофильная поверхностная мембрана, иногда заметно более толстая, чем поверхностная мембрана плазмодия. В генеративных клетках обнаруживаются не только ядро, но и эндоплазматический ретикулум, митохондрии и в некоторых случаях аппарат Гольджи. Дифференциация ядер на вегетативные и генеративные с последующим образованием генеративных клеток происходит на очень ранних этапах развития плазмодия. Обособление цитоплазмы вокруг генеративных ядер при содержании амебоидного зародыша *Myxobolus exiguus* наблюдали на культуре клеток в питательных средах (рис. 45). (Siau, 1980b). Очень раннюю дифференциацию вегетативных ядер и генеративных клеток в естественных условиях отмечают у *Myxidium lieberkuehni* (данные С. С. Шульмана и В. Н. Семенович) и у *Ceratomyxa blennius* (Noble, 1941b, 1941c).

Наименьшее количество ядер в нормальных плазмодиях — 1 вегетативное и 2 ядра, образующих генеративные клетки, которые дают начало споробластам. Другой, более редкий вариант — 2 вегетативных ядра и 1 генеративная клетка. У подавляющего числа видов встречается большее, а часто и колоссальное число



Рис. 38. Митохондрии *Henneguya oviperda* (ув. 40 000) (из: Шульман, 1962).



Рис. 39. Митохондрии и эндоплазматический ретикулум плазмодия *Myxidium lieberkuehni* (из: Шульман, 1962).

м — митохондрии, *э* — эндоплазматический ретикулум.

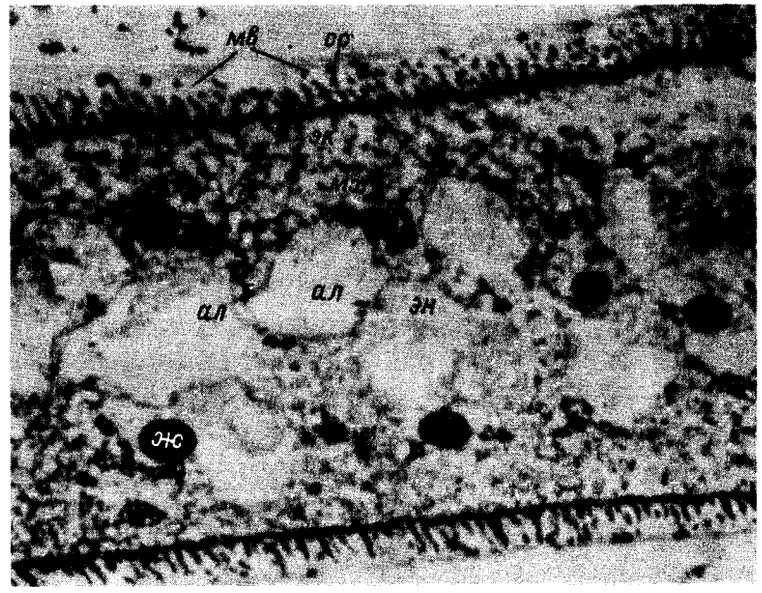


Рис. 40. Рост и развитие плазмодия *Myxidium gasterastei* (из: Успенская, 1984): появление вакуолей в центральной части цитоплазмы листовидного плазмодия (ув. 18 000).

мв — микроворсинки, *сс* — слизистый слой, *ал* — альвеолы, *мх* — митохондрии, *эк* — эктоплазма, *эн* — эндоплазма, *ж* — жировые включения.



Рис. 41. Вегетативное ядро плазмодия *Myxidium lieberkuehni* (из: Шульман, 1966).

я — ядро, *к* — ядрышко, *м* — митохондрии, *э* — эндоплазматический ретикулум (ув. 45 000).

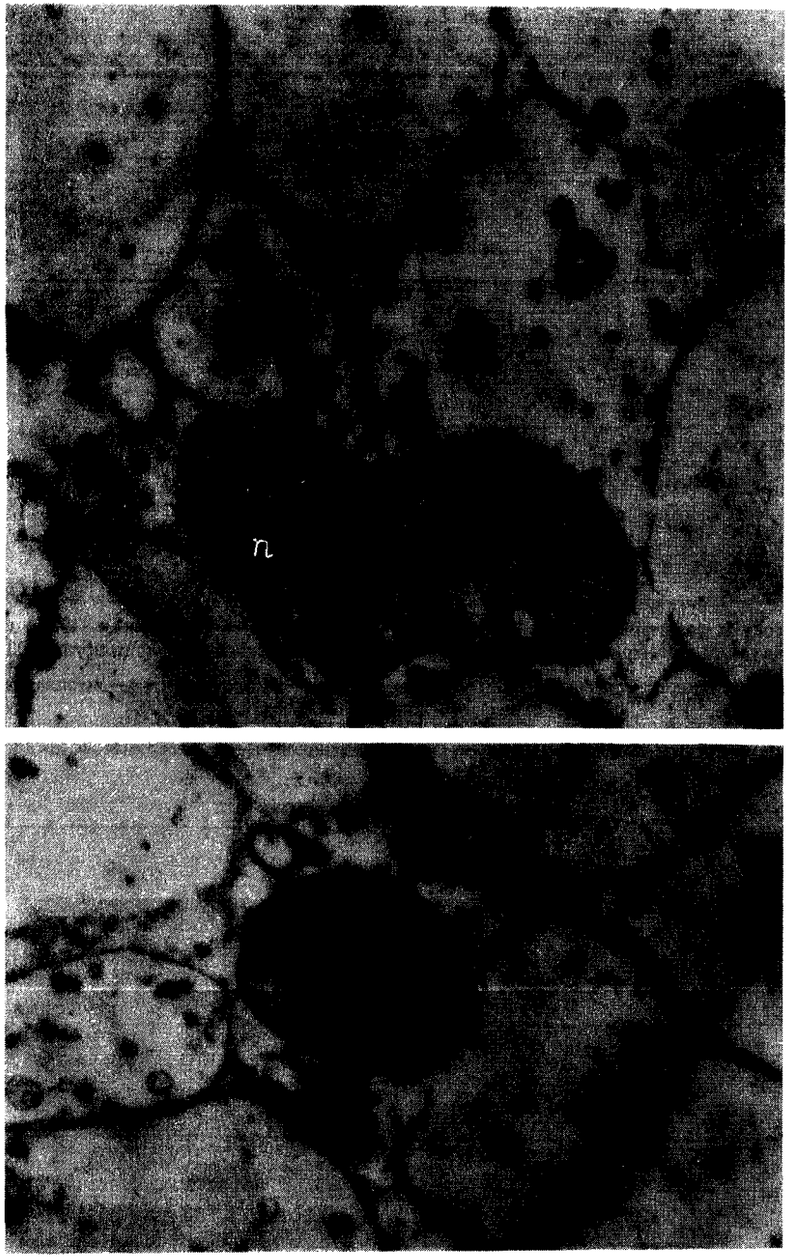


Рис. 42. Электронно-микроскопическая фотография среза через плазмодий *Sphaeromyxa sabrazesi* (из: Grassé, 1960).

Вегетативные ядра: *n* — ядрышко (ув. 20 000).

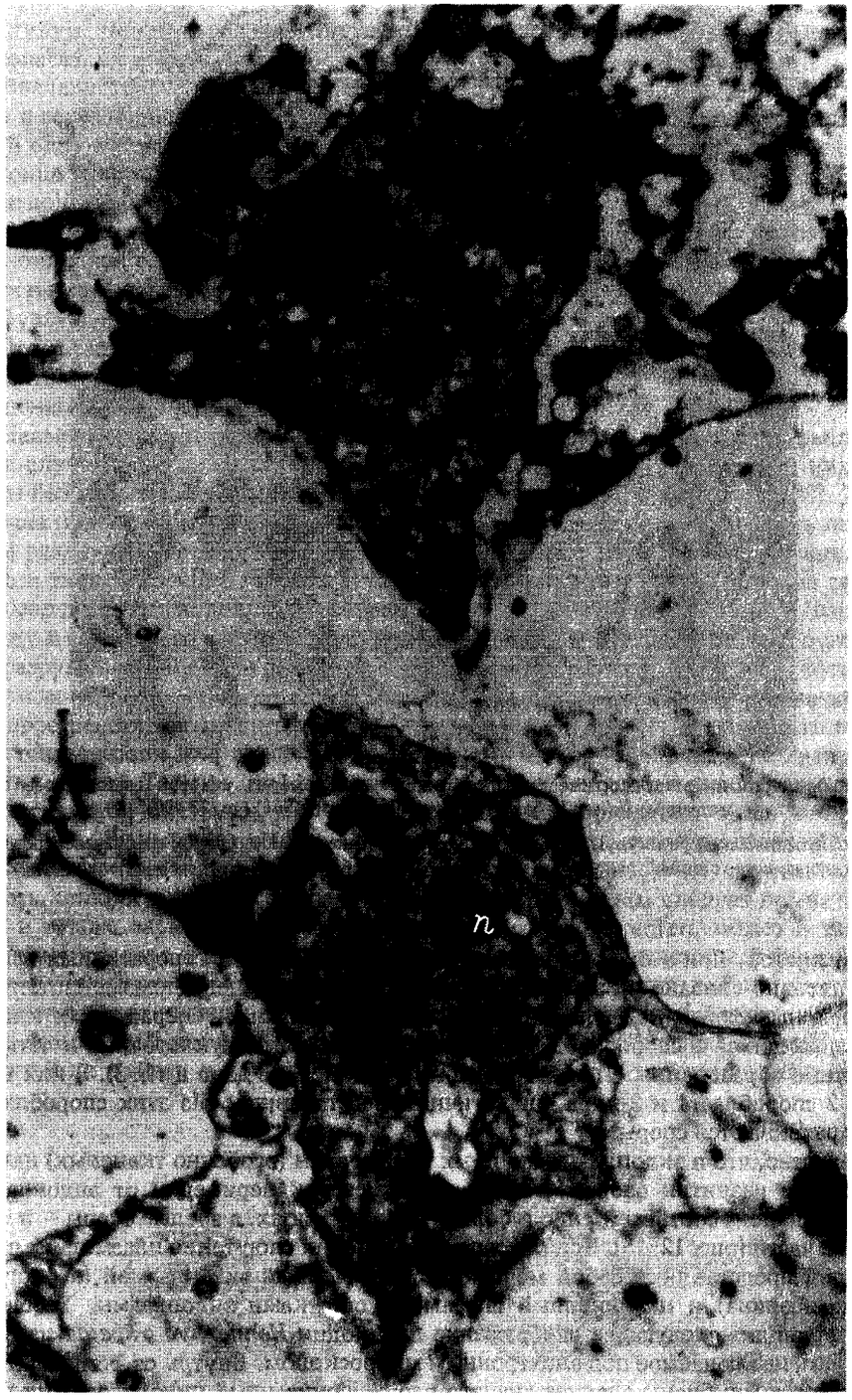


Рис. 43. Электронно-микроскопическая фотография среза через плазмодий *Sphaeromyxa sabrazesi* (из: Grassé, 1960).

Генеративные клетки (ув. 16 000): *n* — ядрышко.



Рис. 44. Электронно-микроскопическая фотография среза через участок цитоплазмы плазмодия *Myxidium lieberkuehni* (из: Шульман, 1966) (ув. 23 400).

э — эндоплазматический ретикулум, *м* — митохондрии, *г* — генеративная клетка, *п* — паноспоробласт, *с* — створка споры, *ше* — шовный валик, *к* — крышечка полярной капсулы, *сп* — стенка полярной капсулы, *пн* — полярная нить.

ядер и клеток. При этом количество вегетативных ядер и генеративных клеток коррелятивно связано с размером вегетативных форм. В эндоплазме гигантских вегетативных форм (как плазмодиев, так и цист) кроме генеративных клеток, превращающихся в споробласты, могут находиться еще двуклеточные и четырехклеточные образования – паноспоробласты (их описание дано в гл. 3). В них находятся 2 спороблаета и 2 ядра, аналогичных вегетативным. Из этих споробластов также развиваются споры.

Известно, что в эндоплазме крупных плазмодиев (особенно тканевых) начальные стадии развития спор обычно располагаются к периферии от эндоплазмы, более поздние – соответственно в более глубоких слоях, а зрелые споры – в центральной части (рис. 12; 15). При массовом созревании спор такие плазмодии миксоспоридий представляют собой мешочек, ограниченный эктоплазмой (а иногда и тканью хозяина) и наполненный спорами и остатками эндоплазмы. Успенская (1982) приводит следующее изображение плазмодия *Henneguya oviperda* из икринок щуки, наблюдаемое под электронным микроскопом. Внутрь от осмиофильной поверхности мембраны следует сначала слой, пронизанный пиноцитозными каналами, затем слой, богатый митохондриями, а потом зона с вегетативными ядрами, генеративными клетками, паноспоробластами и споробластами на разных этапах спорогенеза. В этом слое сильно развит шероховатый эндоплазматический

ретикулум. Центральная часть плазмодия сильно вакуолизирована. В вакуолях располагаются зрелые споры.

Вначале отмечалось, что в более крупных плазмодиях кроме вегетативных ядер и генеративных клеток могут встречаться паноспоробласты, представляющие собой одну из стадий онтогенеза (рис. 46). Возникая в результате не доведенного до конца внутреннего почкования, они гомологичны дочерним плазмодиям, что более подробно рассмотрено в гл. 3.

В заключение следует остановиться на классификации тканевых паразитов, установленной еще Телоаном (Thélohan, 1895). Этот автор кроме тканевого паразитизма в виде „цист" различал еще внутриклеточный паразитизм и так называемую диффузную инфильтрацию.

Что касается внутриклеточного паразитизма, то, как мы уже упоминали, такой паразитизм сравнительно редок среди миксоспоридий. На этом мы более подробно остановимся в последующих главах.

Наименее удачен термин „диффузная инфильтрация", который употребляется в тех случаях, когда мелкие плазмодии паразита (со спорами или без них) или споры без плазмодиев перемешаны с элементами тканей хозяина (рис. 47). Ткани хозяина при этом бывают частично неизмененными, частично могут быть подвержены различным патологическим изменениям. Такое взаиморасположение паразитов и тканей хозяина может возникнуть в результате разных, часто не связанных между собой явлений: во-первых, при выходе внутриклеточного паразита наружу и связанного с этим разрушением пораженной клетки хозяина; во-вторых, при разрушении более крупной цисты и соответствующем нарушении целостности окружающей ее ткани; в-третьих, при заполнении молодыми плазмодиями свободных пространств между элементами тканей хозяев; в-четвертых, путем занесения спор током крови или лимфы из разрушенных цист в различные незараженные участки тканей. Термин „диффузная инфильтрация", неудачно заимствованный из патологической анатомии, пожалуй, следовало бы применять лишь в третьем случае. Все остальные варианты – результат разрушения тканей, и поэтому они не нуждаются в специальной терминологии. Просто в каждом случае необходимо описать конкретный характер разрушения тканей. При этом следует помнить, что один и тот же паразит, например трофозоит *Myxobolus pfeifferi*, может в течение жизни менять свое состояние: вначале имеет место внутриклеточный паразитизм, после разрушения пораженного мышечного волокна может возникнуть циста, окруженная соединительнотканной капсулой. Рост и разрушение цисты приводят к так называемой диффузной инфильтрации. *Myxobolus ellipsoides* и *Thelohanellus pyriformis* на жабрах и почках линя образуют цисты, а в других органах – чаще

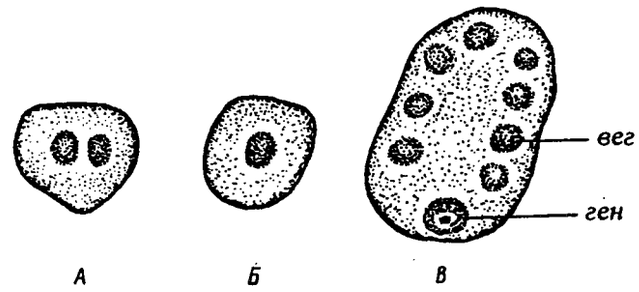


Рис. 45. Начальные стадии развития плазмодия *Myxobolus exiguus* (из: Siau, 1977).

а — амебоидный зародыш с двумя гаплоидными ядрами, *б* — одноядерный амебоидный зародыш после слияния гаметических ядер, *в* — многоядерный плазмодий. *вег* — вегетативное ядро, *ген* — генеративная клетка.

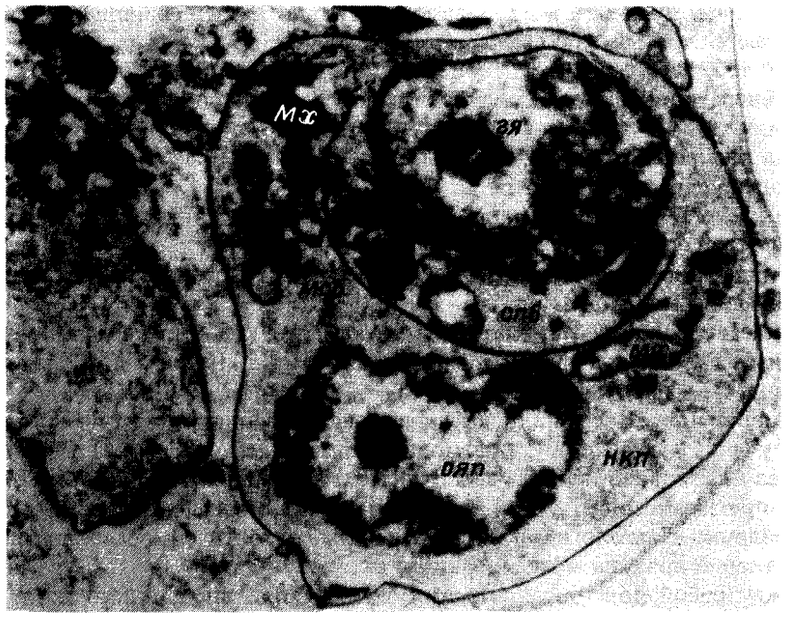


Рис. 46. Электронно-микроскопическая фотография разреза через панспоробласт с одним споробластом (из: Успенская, 1984).

нкп – наружная клетка панспоробласта, *спб* – споробласт, *мсб* – мембрана споробласта, *ояп* – остаточное ядро панспоробласта, *гя* – ядро споробласта, *мх* – митохондрии.

„диффузный инфильтрат". Это же относится к *Myxobolus cyprini*, *M. musculi* и другим видам. *Myxosoma subthecalis* в плавниках образует цисты, в мальпигиевых клубочках – вначале также цисты, а после разрушения боуменовых капсул образуется „диффузный инфильтрат" во всей ткани почки.

Обзор вегетативных стадий показывает наличие у них двух на первый взгляд взаимно исключающих особенностей. Во-первых, их единообразие – все они построены по одному принципу. Во-вторых, их колоссальную лабильность, и связанное с этим разнообразие в деталях. Как будет показано в гл. 4, форма и характер вегетативных стадий зависят от разнообразных факторов, определяемых взаимоотношением миксоспоридий и их хозяев.

2.2. Споры

2.2.1. Общая морфология

Споры миксоспоридий, несмотря на большое разнообразие формы, построены по единому плану. Все они состоят из трех основных элементов: створок, полярных капсул и амебоидных зародышей.

Каждый из этих элементов – самостоятельная клетка, в связи с чем спору следует рассматривать как настоящее многоклеточное образование с сильно дифференцированными клетками. Все без исключения споры имеют микроскопические размеры, что, однако, не исключает их большого разнообразия; от 3.5 мкм у шаровидной споры *Chloromyxum nanum* до 97.5 мкм в плоскости шва (*Myxidium gigantissimus*) или 120 мкм в плоскости, перпендикулярной шву (*Ceratomyxa schulmani*), и даже 970 мкм (*C. tenuispora*). Размеры спор могут быть увеличены

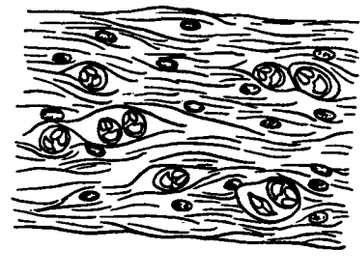


Рис. 47. Диффузная инфильтрация *Myxobolus pfeifferi* в соединительной ткани усача (из: Thélohan, 1895).

за счет образования отростков. Так, у *Henneguya gigantea* хвостовые отростки увеличивают длину споры на 77–100, а у *Ceratomyxa longispina* – толщину споры на 44–198 мкм. В общем можно сказать, что наименьшие размеры имеют споры у представителей родов *Chloromyxum*, *Unicapsula*, *Kudoa*, *Sphaerospora*, а наибольшие – у *Thelohanellus*, *Henneguya*, отчасти *Myxobolus* (в плоскости шва) и *Ceratomyxa* (в плоскости, перпендикулярной шву). Наиболее же обычны у миксоспоридий споры размером от 7 до 14 мкм.

Число створок, полярных капсул и даже амебоидных зародышей у тех или иных представителей миксоспоридий бывает различно. Однако их взаиморасположение подчиняется строго определенным закономерностям.

Створки, соединяясь друг с другом своими краями, ограничивают спору, в которой помещаются полярные капсулы и амебоидные зародыши. Суженные передние концы полярных капсул всегда имеют выход наружу обычно в непосредственной близости от шва (рис. 48). Лишь у представителей семейств Wardiidae, Sinuolineidae, Myxoproteidae и Fabesporidae они открываются в отдалении от шва.

Архитектонику споры определяют главным образом количество створок и полярных капсул и их взаиморасположение.

Что касается амебоидного зародыша, то он в этом вопросе играет второстепенную роль, во-первых, потому, что всегда занимает место, свободное от полярных капсул, во-вторых, потому, что обычно количество амебоидных зародышей лишь у очень небольшого числа видов равно 2. У подавляющего же большинства миксоспоридий имеется только 1 амебоидный зародыш, что сильно сокращает число возможных вариаций в отношении расположения его внутри споры.

Полярные капсулы могут располагаться или на разных полюсах споры, или на одном из них. В первом случае у споры не различают передний и задний полюса, поскольку они одинаковы. За длину же споры принимают ось, соединяющую полюса, на которых (или вблизи от которых) открываются полярные капсулы (рис. 49, *I*).

При расположении полярных капсул только на одном из полюсов этот полюс условно и считают передним, а противоположный, лишенный капсул, – задним. За длину споры в этом случае принимают ось, проходящую в плоскости шва и соединяющую передний и задний полюса (рис. 49, *II–VI*). Во всех случаях за ширину споры мы принимаем ее наибольший диаметр, перпендикулярный длине споры в плоскости шва; за толщину – наибольший диаметр споры в плоскости, перпендикулярной шовной плоскости. Если длина равна ширине, говорят о шовном, или сутурном, диаметре, если равны и длина, и ширина, и толщина, – просто о диаметре споры.

Форму споры определяют створки, которые плотно соединяются по линии, называемой шовной. В этом месте на створках почти всегда имеется более или менее выраженное утолщение. В тех случаях, когда оно хорошо заметно, его называют шовным валиком.

Минимальное и наиболее часто встречаемое число створок 2 (отр. Bivalvulida) (рис. 50). Реже встречаются споры с бóльшим числом створок (отр. Multivalvulida): с 3 створками (*Trilospora*, *Unicapsula*), 4 (*Kudoa*), 5 (*Pentacapsula*), 6 (*Hexacapsula*) (рис. 51). Такого рода строение можно наблюдать и как уродства у двустворчатых спор.

Форма створок у двустворчатых спор бывает самой разнообразной. В простейшем случае створки представляют собой две полусферы, соединенные по экватору

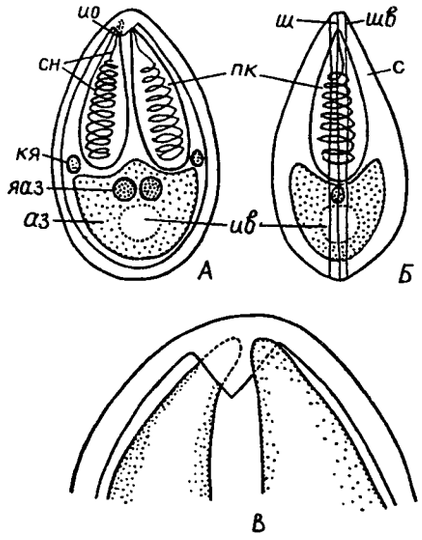


Рис. 48. Схема строения споры (из: Шульман, 1962).

А – в плоскости шва; *Б* – в плоскости, перпендикулярной шву; *В* – передний конец споры. *аз* – амебоидный зародыш, *ив* – йодофильная вакуоль, *ио* – интеркапсулярный отросток, *кя* – капсулогенные ядра, *пк* – полярная капсула, *с* – створка, *сн* – полярная нить, *ш* – шов, *шв* – шовный валик, *яаз* – ядро амебоидного зародыша.

(*Sphaerospora*, *Chloromyxum*) (рис. 50). Иногда у шаровидных спор сильно меняется форма их створок за счет изгибания шовной линии (*Sinuolinea*, *Davisia*). То же наблюдается у близкого к *Myxobolus* рода *Spirosuturia* (рис. 52). У некоторых шаровидных спор имеется сужение переднего полюса (*Chloromyxum pholidapi*, *Ch. mucronatum*, *Ch. leydigi*, многие *Sphaerospora*), реже – заднего (*Ortholinea orientalis*). Очень часто имеет место некоторое уплощение спор в направлении или плоскости шва, или плоскости, перпендикулярной ей. У одних это уплощение незначительное (ряд представителей родов *Sphaerospora* и *Chloromyxum*), у других выражено более сильно: в плоскости шва у *Leptotheca*, *Myxoproteus*, *Wardia*, некоторых *Ceratomyxa*, в плоскости, перпендикулярной шву, у всех представителей Platysporina – *Myxosoma*, *Myxobolus* и др. В последнем случае форма споры приближается к линзе. Однако правильная форма линзы встречается сравнительно редко (*Myxobolus dogieli*, *M. aeglephini*, *M. rotundus*, *M. rotundatus*, *M. talievi*, *M. pawlowskyi*, *Myxosoma sphaerica*, *M. dermatobia*, *M. cerebralis*, *M. cartilaginis*, *M. branchialis*, *M. chuatsi* (рисунки этих видов будут помещены во 2-м томе). У большинства представителей родов *Myxobolus*, *Myxosoma*, *Agarella*, *Henneguya*, *Thelohanellus* наблюдается уменьшение поперечного диаметра спор. Реже встречается уменьшение длины споры (*Myxobolus transovalis*, *M. artus*, *M. latus*). И у линзообразных спор часто имеет место сужение переднего полюса споры, реже – заднего (*Myxobolus obpyriformis*, некоторые споры

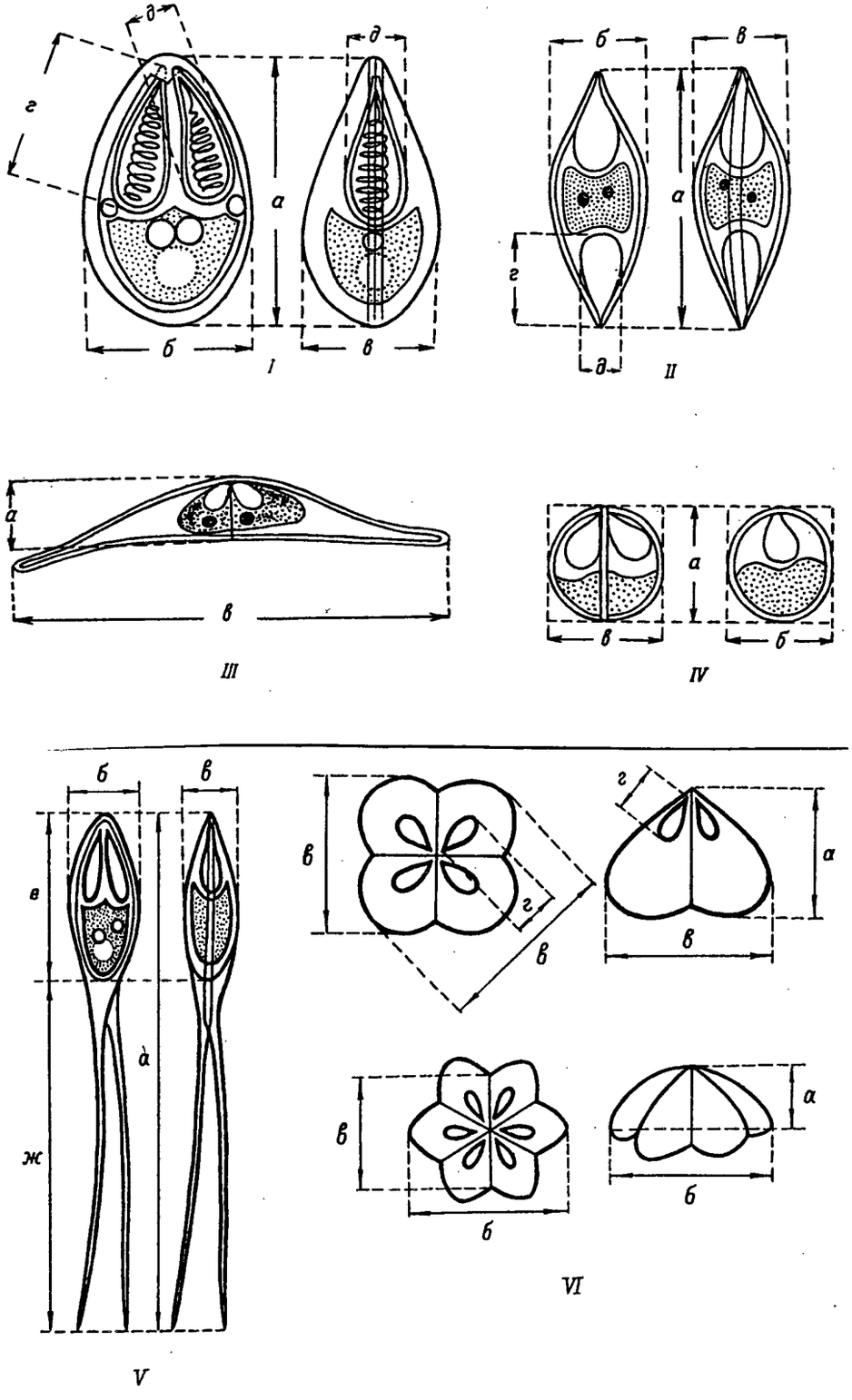


Рис. 49. Схема измерения спор миксоспоридий (из: Шульман, 1962).

I – *Myxobolus*, *Myxosoma*, *Thelohanellus*; *II* – *Myxidium*, *Sphaeromyxa*, *Auerbachia*, *Zschokkella*, *Neomyxobolus*, *Coccomyxa*; *III* – *Ceratomyxa*, *Leptotheca*; *IV* – *Sphaerospora*, *Chloromyxum*, *Podospora*; *V* – *Henneguya*, *Phlogospora*, *Agarella*, *Neohenneguya*, отчасти *Myxobilatus* (только длина споры); *VI* – *Multivalvulida*. *а* – длина споры, *б* – ширина споры, *в* – толщина споры, *г* – длина полярной капсулы, *д* – диаметр поляриой капсулы, *е* – расстояние от передиего конца споры до конца ее полости (часто у этих родов называется длиной споры), *ж* – длина хвостовых отростков.

M. ellipsoides и *M. kubanicus*). Наконец, в ряде случаев передний полюс споры бывает не только сужен, но и заострен.

Часто имеет место увеличение выпуклости створок. У некоторых Bivalvulida створки вытягиваются в направлении, перпендикулярном плоскости шва (*Leptotheca*, особенно *Ceratomyxa*). При очень сильном вытягивании створки принимают форму рога, часто загнутого назад (*Ceratomyxa*, некоторые Multivalvulida) (рис. 50; 51).

Благодаря тому что споры представителей отр. Multivalvulida состоят из нескольких (3–6) створок с оттянутыми вершинами, они имеют более или менее выраженную звездчатую форму (рис. 51). В случае, если вершины створок не оттянуты, форма споры в той или иной мере приближается к шаровидной.

Бывают также и другие отступления от шаровидной формы. Так, споры *Myxoproteus* сильно уплощены на переднем конце (т. е. более близком к полярным капсулам), сужены на заднем, вытянуты в переднезаднем направлении и несколько уплощены в плоскости шва (рис. 50). Споры же *Wardia*, наоборот, уплощены на заднем полюсе и, оставаясь уплощенными в плоскости шва, заметно вытянуты в направлении, перпендикулярном этой плоскости (рис. 50).

Широко распространена у миксоспоридий веретеновидная или сигарообразная форма спор. Обычно такие споры вытянуты в плоскости шва (*Myxidium*, *Sphaeromyxa*, некоторые *Zschokkella*) (рис. 50). К этой форме приближаются споры некоторых *Ceratomyxa*, которые, однако, сильно вытянуты в плоскости, перпендикулярной шву (рис. 50). Естественно, что веретеновидная форма спор имеет место только при наличии у них двух заостренных полюсов. Если же у сильно вытянутых спор полюса закруглены, то они напоминают не веретено или сигару, а тело вращения эллипсоида (*Myxidium oviforme*, большинство *Zschokkella*, *Coccomyxa*) (рис. 50). Промежуточное положение занимают вытянутые споры некоторых представителей родов *Myxobolus* (*M. catlae*, *M. toyamai*, отчасти *M. koi* и др.) и *Thelohanellus* (*Th. rohitae*, отчасти *Th. fuhrmani*), у которых один полюс заострен, а другой закруглен (рис. 53; 54).

Концы веретеновидных спор могут быть изогнуты в одну (многие *Sphaeromyxa*, *Myxidium kagajamai*, *M. cuneiforme*) или в разные (многие *Myxidium*) стороны. При этом сама спора может быть спирально закручена (рис. 55; 56).

В некоторых случаях наблюдается более сильное отклонение формы спор от веретеновидной. Так, у *Myxidium triangulum* и *M. monstruosum* каждая из створок имеет уплощенный край с одной стороны и заметно выпуклый – с другой (рис. 57). У *Myxidium giganteum* одна из створок сильно уплощена, в то время как другая остается выпуклой (рис. 58). Во всех этих случаях форма споры приближается к треугольной.

Не совсем укладываются во все вышеприведенные формы споры некоторых *Parvicapsula*. Отдаленно напоминая тело вращения эллипсоида, они сильно отличаются от него благодаря асимметрии, являющейся следствием, во-первых, неодинаковой формы составляющих их створок, во-вторых, их изогнутости, а в некоторых случаях – образования асимметричного отростка (*P. unicornis*) (рис. 59).

Створки многих видов миксоспоридий имеют различные выросты, принимающие форму зубцов или многочисленных тонких нитей, расположенных на заднем конце споры (*Chloromyxum leydigi*, *Sphaerospora cyprini*, *S. caudata*, *S. cristata*, *S. dubinini*, *Wardia ovinocua*, представители рода *Hoferellus*) (рис. 60; 61), или более крупных отростков. Эти отростки могут находиться или сбоку, на самых выпуклых местах створок (некоторые *Ceratomyxa* – рис. 62, *Davisia*, *Schulmania cornuta*), или на полюсах как производное шовного валика. В этих случаях они могут располагаться латерально (*Hoferellus*) (рис. 50, *31*; 60, *B*) или медиально (*Myxobilatus*, *Agarella*, *Henneguya*, *Phlogospora*, *Neohenneguya*, *Caudomyxum*, *Myxoproteus caudatus*) (рис. 50; 63). Все эти отростки бывают двойные и одинарные. В последнем

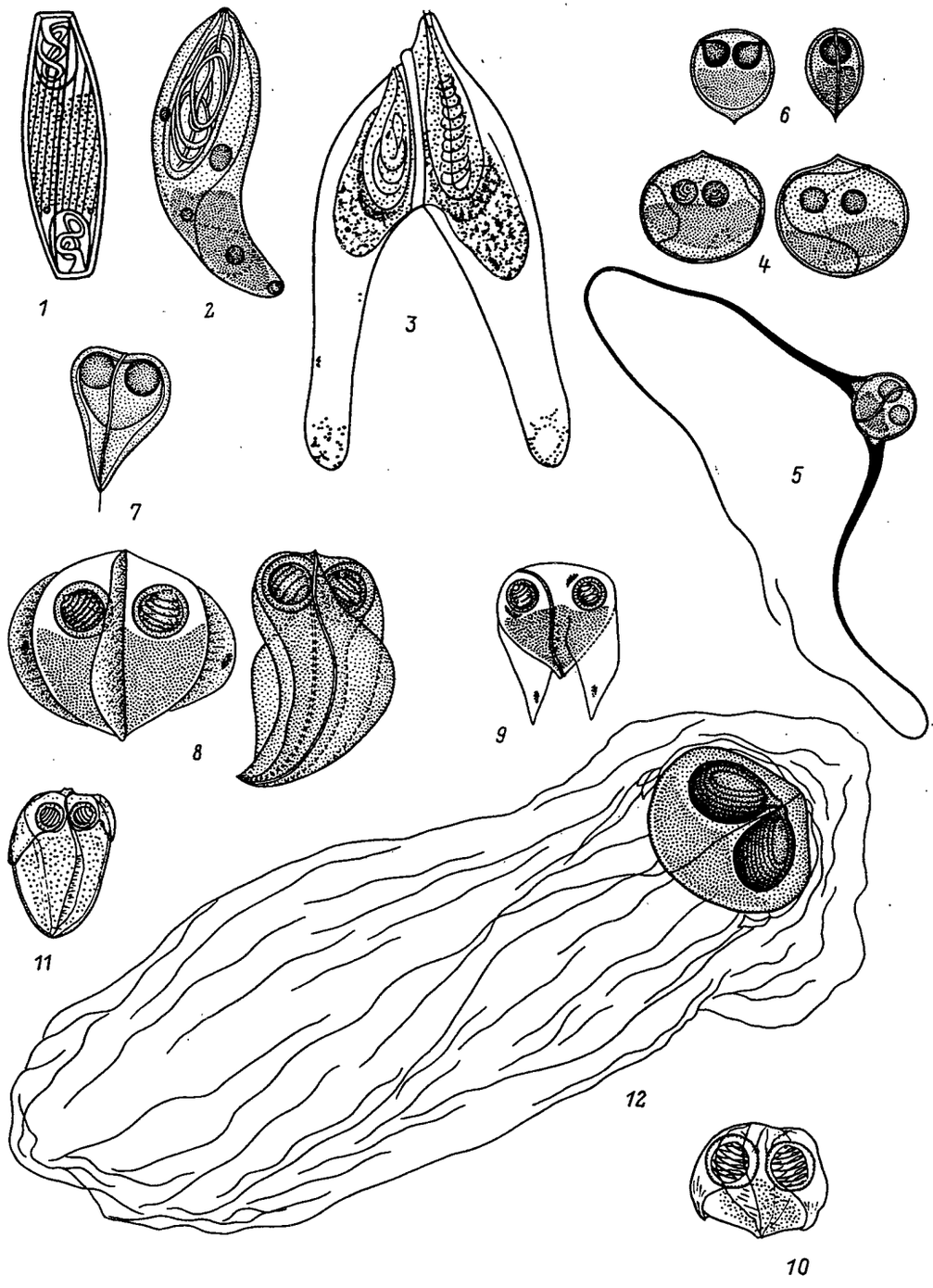


Рис. 50. Споры отр. Bivalvulida.

1 – Sphaeromyxa, *2* – Auerbachia, *3* – Meglitschia, *4* – Sinuolinea, *5* – Davisia, *6* – Ortholinea, *7* – Myxoproteus, *8* – Schulmania, *9* – Bipteria, *10* – Neobipteria, *11* – Noblea, *12* – Palliatus, *13* – Myxidium, *14* – Coccomyxa, *15* – Zschokkella, *16* – Neomyxobolus, *17* – Leptotheca, *18* – Ceratomyxa, *19* – Parvicapsula, *20* – Neoparvi-

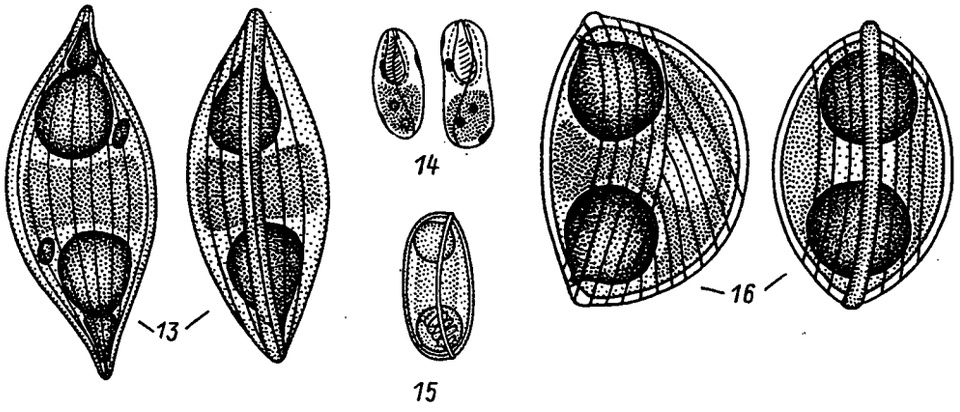


Рис. 50 (*продолжение*).

capsula, *21* — Sphaerospora, *22* — Chloromyxum, *23* — Caudomyxum, *24* — Wardia, *25* — Alataspora, *26* — Paseudalataspora, *27*— Fabespora, *28* — Globospora, *29* — Podospora, *30* — Myxobilatus, *31* — Hoferellus, *32* — Myxobolus, *33* — Henneguya, *34* — Phlogospora, *35* — Neohenneguya, *36* — Unicauda, *37* — Dicauda, *38* — Thelochanellus, *39* — Tetrauronema, *40* — Trigonosporous, *41* — Myxosoma, *42* — Agarella.

случае всегда удается заметить их двойную структуру (часто они сами по себе или под влиянием механического воздействия расщепляются и раздваиваются. у *Neohenneguya* отростки расположены на обоих полюсах спор, у всех остальных — только на заднем (рис. 50).

Особняком стоит уже упомянутый ранее вид *Parvicapsula unicornis*, у которого на заднем полюсе одной из створок на некотором расстоянии от шва асимметрично расположен 1 отросток.

Кроме отростков на створках спор могут находиться выступы, образованные разрастанием шовного валика. Они или массивные (*Myxobolus nemeczeki*, *Thelohanellus notatus*) (рис. 64), или имеют вид тонкой мембраны (*Myxobolus cordis* и др.) (рис. 65). Сравнительно небольшие наросты могут располагаться и на самих створках на некотором расстоянии от шовного валика, спереди (*Myxoproteus ambiguus*) (рис. 66) или сзади, симметрично на обеих створках (*Myxobolus lomi*) (рис. 67) или асимметрично — только на одной створке (*Myxobolus tunicatus* и *M. spatulatus*) (рис. 68). На спорах рода *Schulmania* на выпуклой стороне обеих створок и на шовном валике имеются расположенные перпендикулярно друг к другу тонкие килевидные образования (рис. 50, *8*; 69). На поверхности спор рода *Bipteria* имеются очень тонкие мембрановидные образования, напоминающие крылья (рис. 70), а у *Neobipteria* они сочетаются и с килями. У рода *Palliatus* (рис. 50, *12*; 174) крылья разрастаются еще сильнее и, соединяясь, образуют подобие парашюта. На вершинах створок некоторых *Multivalvulida* (например, *Kudoa*) также могут возникать нитевидные отростки (рис. 71). На округлых спорах рода *Davisia* с прямыми или изогнутыми шовными линиями имеются роговидные или нитевидные отростки (рис. 50, *5*). Наконец, на треугольных и сплющенных в направлении плоскости шва спорах рода *Alatospora* имеются широкие и плоские крыловидные отростки, благодаря чему споры приобретают форму, очень напоминающую крылатку клёна (рис. 50, *25*; 72). Эти крыловидные отростки у рода *Pseudocalatospora* двойные (рис. 50, *26*; 73).

Створки определяют форму споры, а ее архитектонику — количество створок и полярных капсул и их взаиморасположение. У большинства видов и родов Myxosporidia споры имеют 2 полярные капсулы. Исключение составляют только роды *Thelohanellus*, *Coccomyxa*, *Phlogospora*, *Globospora*, *Auerbachia*, *Unicapsula*

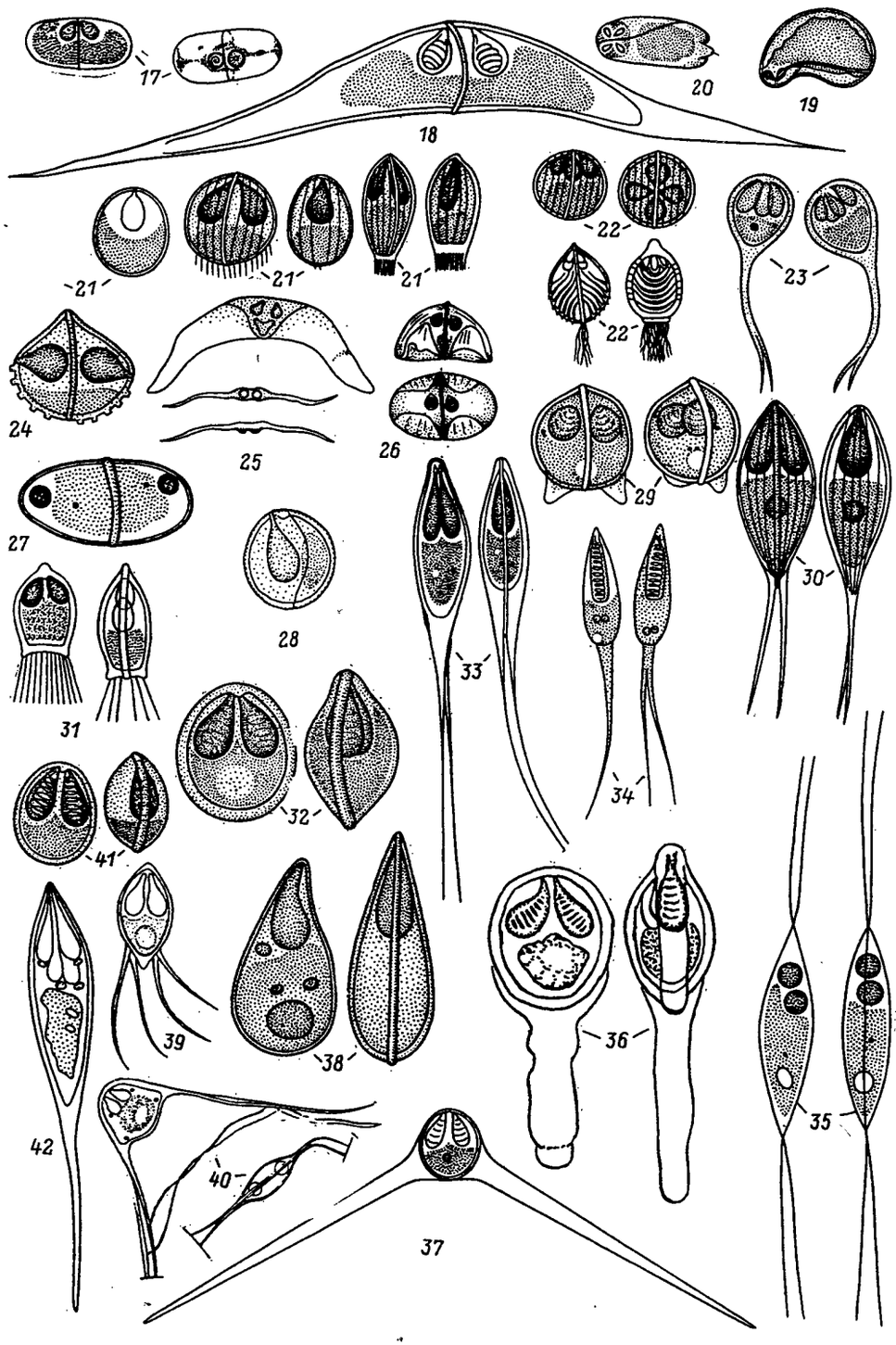


Рис. 50 (*продолжение*).

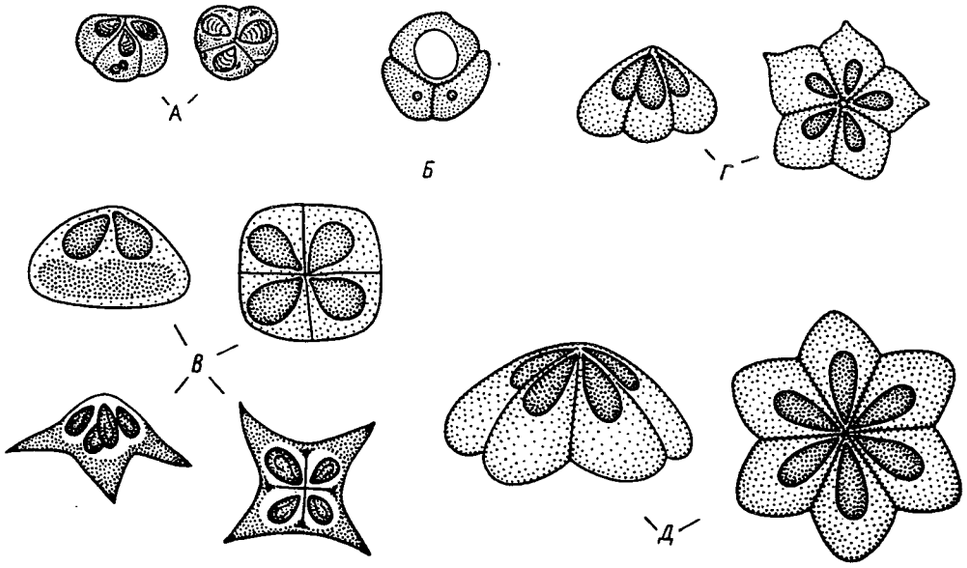


Рис. 51. Споры отр. Multivalvulida.

А – Trilospora, Б – Unicapsula, В – Kudoa, Г – Pentacapsula, Д – Hexacapsula.

и 3 вида *Myxobolus* (*M. thelohanellus, M. irinae* и *M. unicapsulatus*), имеющие 1 полярную капсулу; *Chloromyxum, Caudomyxum, Agarella* и *Kudoa* с 4, *Trilospora* с 3, *Pentacapsula* с 5, *Hexacapsula* с 6 полярными капсулами (рис. 50; 51).

Расположение полярных капсул даже у двустворчатых миксоспоридий (отр. Bivalvulida) неодинаково. У всех представителей подотр. Bipolarina полярные капсулы расположены на противоположных полюсах споры. При этом у самых типичных представителей этого подотряда, имеющих веретеновидные или эллипсоидные споры (*Myxidium, Sphaeromyxa, Coccomyxa*), они лежат одновременно и в плоскости шва, и в плоскости, перпендикулярной ей. У некоторых родов (*Zschokkella, Wardia, Ortholinea*, частью *Sinuolinea* и *Davisia*) полярные капсулы несколько отодвинуты от полюсов спор и открываются на некотором расстоянии от них, ближе к середине споры. Интересно отметить, что полярные капсулы открываются на противоположных полюсах спор также у некоторых представителей другого подотряда (Eurysporina) из родов *Ceratomyxa* (например, у *C. lunata*, – рис. 74) и *Leptotheca*. В пределах этих родов можно проследить постепенное смещение полярных капсул, вплоть до полного сближения их на одном полюсе.

Вообще же у большинства видов подотр. Eurysporina и у всех видов Platysporina полярные капсулы расположены на одном полюсе. При этом у первых они лежат в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, а у вторых в плоскости шва. Только у четырехкапсульных *Chloromyxum* (подотр. Eurysporina) они могут располагаться двояким образом: либо 1 пара, расположенная по диагонали, лежит в плоскости шва, а другая – в перпендикулярной ей плоскости, либо все 4 капсулы лежат вне плоскости шва. Второй вариант наблюдается и у рода *Agarella* (подотр. Platysporina) (рис. 50, *42*).

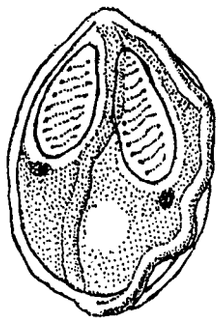


Рис. 52. *Spirosuturia* (из: Chen, Hsieh, 1984).

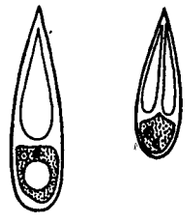


Рис. 54. *Myxobolus catlae* (из: Chakravarty, 1943).

Рис. 53. *Thelohanellus rohitae* (из: Chakravarty, 1943).

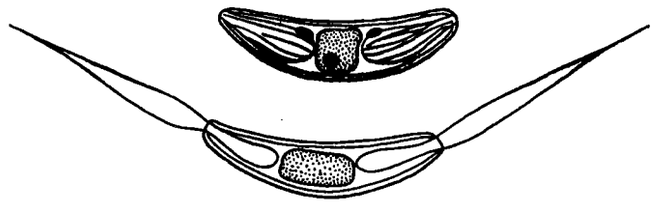


Рис. 55. *Sphaeromyxa helandi* (из: Auerbach, 1909a).

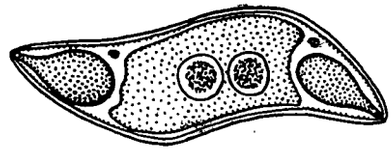


Рис. 56. *Myxidium incurvatum* (из: Шульман, 1966).



Рис. 57. *Myxidium triangulum* (из: Шульман, 1962).

У многостворчатых спор (отр. Multivalvulida), где несколько плоскостей шва, все полярные капсулы лежат в плоскости, делящей пополам две соседние плоскости швов. При этом у трехстворчатых (*Trilospora*) и пятистворчатых (*Pentacapsula*) спор все капсулы лежат в разных плоскостях, а у четырехстворчатых (*Kudoa*) и шестистворчатых (*Hexacapsula*) спор каждая пара, расположенная по диагонали, лежит в одной плоскости.

У большинства спор миксоспоридий полярные капсулы открываются наружу через специальные отверстия в створках вблизи шва, иногда непосредственно в шовном валике. Однако в двух подотрядах имеются семейства, где споры открываются в некотором отдалении от шва и даже на вершинах створок: в подотр. Bipolarina – Myxoproteidae (рис. 50, *7–11*) и Palliatidae (рис. 50, *12*), в подотр. Eurysporina – Wardiidae (рис. 50, *24*) и Fabesporidae (рис. 50, *27*; 84).

Следует остановиться на ориентировке спор различных таксономических групп миксоспоридий. В предыдущих работах (Шульман, 1959а, 1959б, 1966) мы указывали, что считаем веретеновидные споры Bipolarina типа *Myxidium* и *Sphaeromyxa* исходной формой для всех Myxosporidia.[2] Споры Platysporina возникли путем перемещения полярных капсул вдоль шва до полного сближения из суженных передних концов в средней части спор. Как видно из схемы (рис. 75), продольная ось этих спор, располагаясь тоже в плоскости шва, уже не совпадает с продольной

[2] Подробное обоснование этого положения мы даем в гл. 3, 5 и 10 данной монографии.

Рис. 58. *Myxidium giganteum* (из: Doflein, 1898).

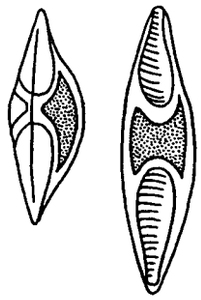
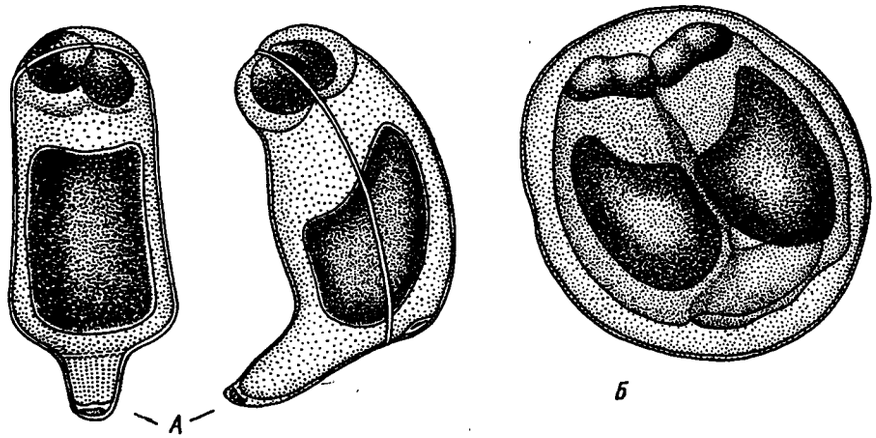


Рис. 59. *Parvicapsula unicornis* (из: Kabata, 1962).

А – зрелые споры в разных ракурсах, *Б* – плазмодии с созревающими спорами.



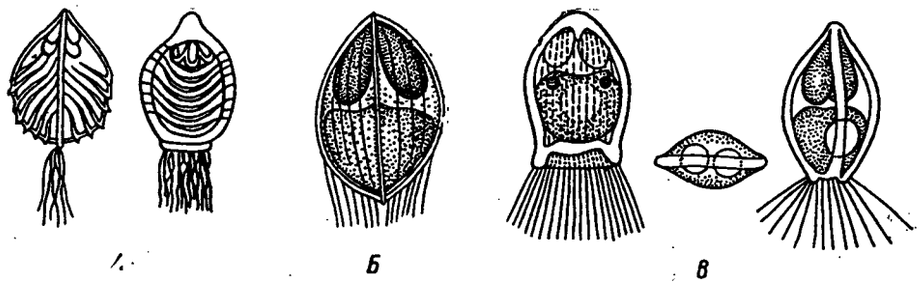
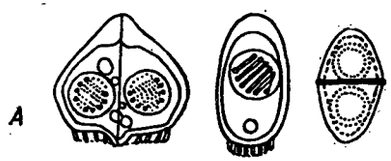


Рис. 60. Виды с тонкими нитями на заднем полюсе споры.

А – *Chloromyxum leydigi* (из: Thélohan, 1895), *Б* – *Sphaerospora cyprini* (из: Шульман, 1964), *В* – *Hoferellus schulmani* (из: Голикова, 1960).



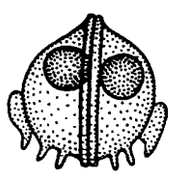


Рис. 61. Виды с зубчиками на заднем полюсе споры.

А – *Wardia ovinocua* (из: Kudo, 1919), *Б* – *Sphaerospora cristata* (из: Кашковский, 1966).

осью спор Bipolarina, а расположена под прямым углом к ней. Еще сложнее обстоит дело у спор Eurysporina. Если взять за основу споры переходного типа (*Ceratomyxa lunata*), то продольной оси Bipolarina также будет соответствовать линия, проходящая через плоскость шва и соединяющая вершины полярных капсул (рис. 76). У большинства представителей Eurysporina полярные капсулы, передвигаясь вдоль шовной линии, также сближаются своими передними концами в среднем участке. Соответственно ось, идущая от переднего конца споры, где расположены полярные капсулы, к заднему, уже будет находиться под прямым углом к продольной оси Bipolarina. Она будет совпадать с продольной осью Platysporina. В то же время самая длинная ось спор *Ceratomyxa* и *Leptotheca*, идущая в плоскости, перпендикулярной шву, будет перпендикулярна и продольной оси Bipolarina,и продольной оси Platysporina (рис. 76).

Таким образом, линия, которую мы принимаем за длину споры у Platysporina и Eurysporina, не совпадает с линией, которая считается длиной у спор Bipolarina, а находится под прямым углом к ней. Это сопоставление представляет только сравнительно-морфологический интерес. Сложность такого сопоставления исключает возможность его применения во время измерения спор.

Наше описание спор не может претендовать на полноту, если мы не подвергнем анализу их симметрию. Исходные, с нашей точки зрения, прямые споры *Myxidium* и *Sphaeromyxa* являются ставраксонными гомополярными формами. Это означает, что они имеют одну главную ось, через которую можно провести две плоскости симметрии (ось симметрии второго порядка). Кроме того, можно провести еще одну плоскость симметрии, перекрещивающую эту ось посредине под прямым углом (рис. 77, *А*). В свою очередь и на этой плоскости можно провести еще две перпендикулярные друг другу оси симметрии второго порядка. Они перекрещиваются с главной осью в точке, называемой центром симметрии.

При изгибании спор в одну сторону (некоторые *Ceratomyxa*, *Sphaeromyxa* и *Myxidium*), уплощении одной из створок (*Myxidium giganteum*), уплощении одной из сторон каждой створки (*Myxidium monstruosum* и *M. triangulum*), смещении полярных капсул от полюсов споры (*Zschokkella*, *Neomyxobolus*, *Ortholinea*, *Myxoproteus*, *Wardia*, некоторые Eurysporina), переходе полярных капсул в плоскость, перпендикулярную шву (все Eurysporina), и переходе обеих полярных капсул на один полюс (Platysporina, бо́льшая часть Eurysporina) споры становятся гетерополярными, т. е. их полюса перестают совпадать. В связи с этим у них исчезают плоскость симметрии, перпендикулярная главной оси, а вместе с ней и центр симметрии, равно как и две оси симметрии второго порядка. Через главную ось, ставшую единственной осью симметрии, можно провести только две плоскости симметрии (ось симметрии второго

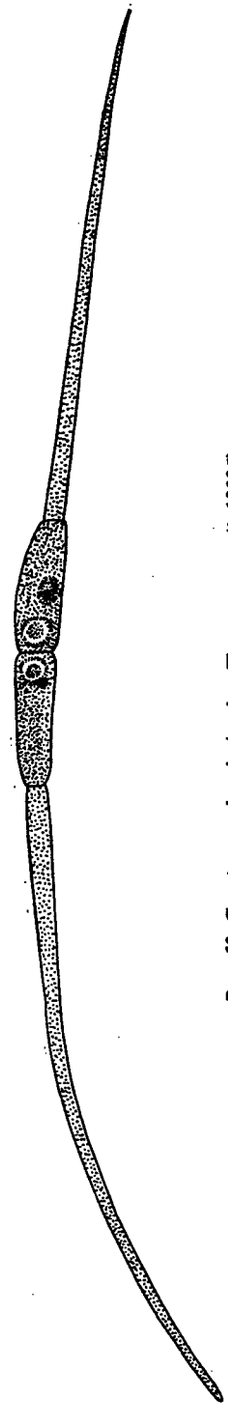


Рис. 62. *Ceratomyxa longispina* (из: Петрушевский, 1932б).

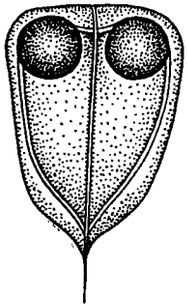


Рис. 63. *Myxoproteus caudatus* (из: Шульман, 1953).

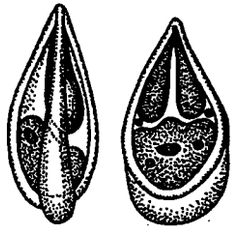


Рис. 64. *Myxobolus nemeczeki* (из: Шульман, 1962).

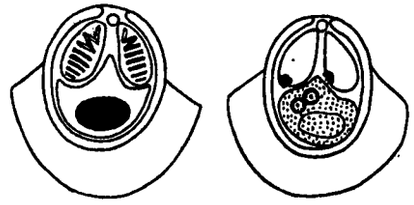


Рис. 65. *Myxobolus cordis* (из: Keysselitz, 1908b).



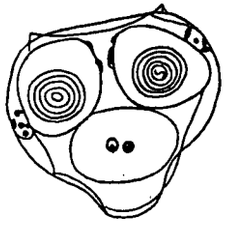


Рис. 66. *Myxoproteus ambiguus* (из: Doflein, 1898).

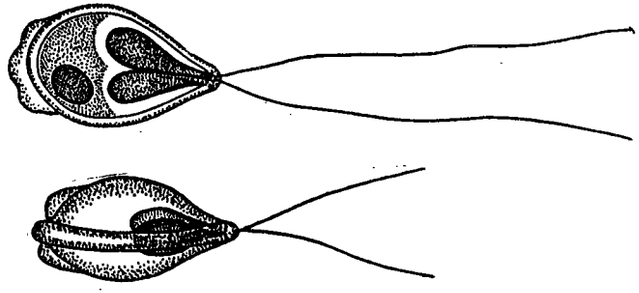


Рис. 67. *Myxobolus lomi* (из: Донец, 1964).

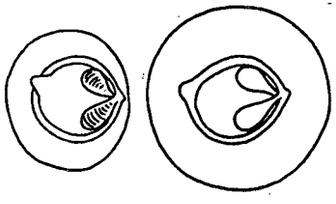


Рис. 68. *Myxobolus spatulatus* (из: Заика, 1965).

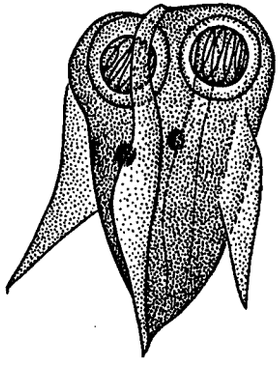


Рис. 69. *Schulmania enigmatosa* (из: Ковалева и др., 1983).

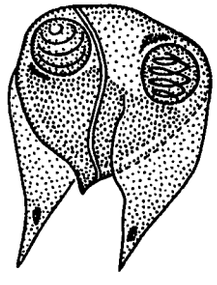


Рис. 70. *Bipteria admiranda* (из: Ковалева и др., 1983).

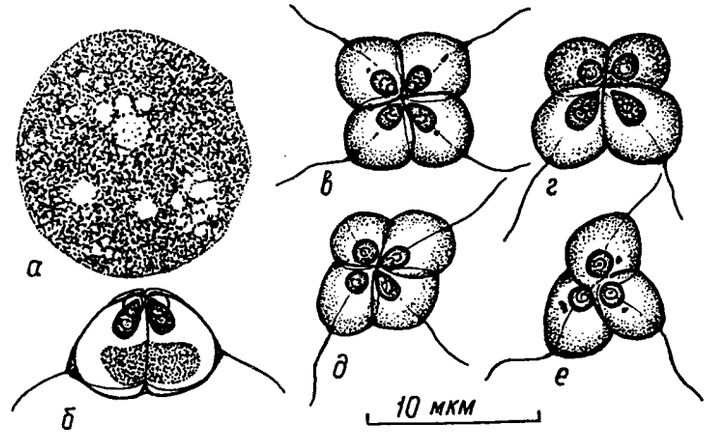


Рис. 71. *Kudoa caudata* (из: Ковалева, Гаевская, 1983).

а — плазмодий, *б* — спора (*вид сбоку*), *в*—*д* — споры (*вид спереди*), *е* — атипичная спора.

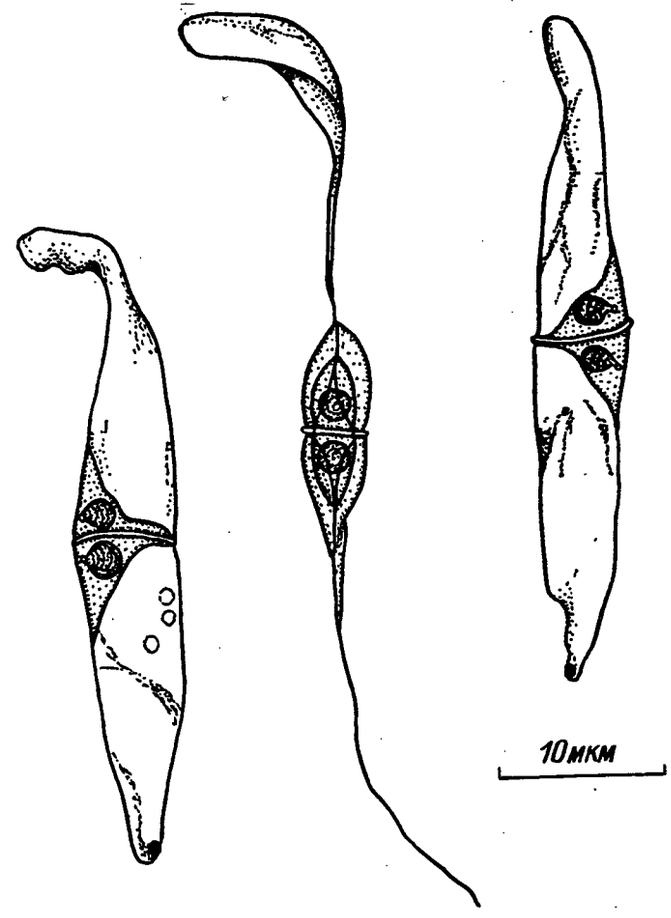


Рис. 72. *Alatospora lipidum* (из: Ковалева, Гаевская, 1979).

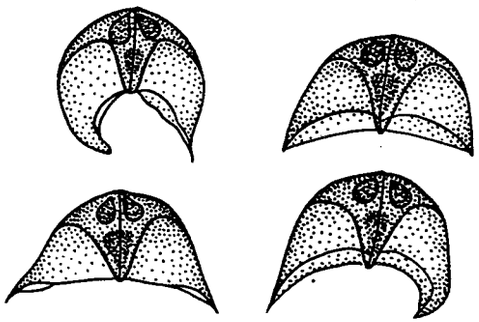


Рис. 73. *Pseudoalatospora scombri* (из: Ковалева, Гаевская, 1983).

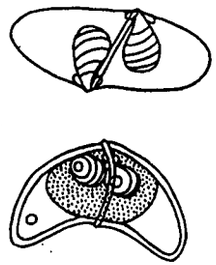


Рис. 74. *Ceratomyxa lunata* (из: Davis, 1917).

порядка). Такие монаксонные гетерополярные формы называются также и двулучевыми (рис. 77, *Б*).

У некоторых видов (все *Myxobolus* с неравными полярными капсулами, *M. thelohanellus*, *M. irinae*, *M. unicapsulatus*, *M. solidus*, род *Unicapsula*) исчезает еще одна плоскость симметрии, в связи с чем единственным элементом симметрии остается только одна плоскость – плоскость шва. Соответственно споры этих видов имеют билатеральную симметрию (рис. 77, *В*). В пределах рода *Thelohanellus*, утратившего одну полярную капсулу, наблюдается вторичный переход к двулучевой симметрии (монаксонная гетерополярная форма) (рис. 77, *Б*).

У представителей Multivalvulida, имеющих монаксонные гетерополярные споры, происходит увеличение порядка осей симметрии. У *Trilospora* ось симметрии третьего порядка (через нее можно провести три плоскости симметрии), у *Kudoa* четвертого, у *Pentacapsula* пятого, у *Hexacapsula* шестого порядка (рис. 51). Нарушается эта симметрия в роде *Unicapsula*, где благодаря редукции 2 капсул осуществился переход к билатеральной симметрии.

У некоторых *Myxidium* и у *Coccomyxa morovi* имеет место такое спиральное закручивание створок, при котором сохраняется прежняя форма споры, но происходит спиральное закручивание шва и поверхностной исчерченности (при наличии последней). В этом случае у спор данного типа, произошедших от типичных ставраксонных гомополярных, нельзя провести ни одной плоскости симметрии. Однако в связи с тем что при повороте спор на 180° происходит совпадение отдельных частей тела, можно говорить о вращательной, или винтовой, симметрии. Для нее характерно присутствие только одной оси симметрии без наличия плоскостей симметрии (рис. 77, *Г*).

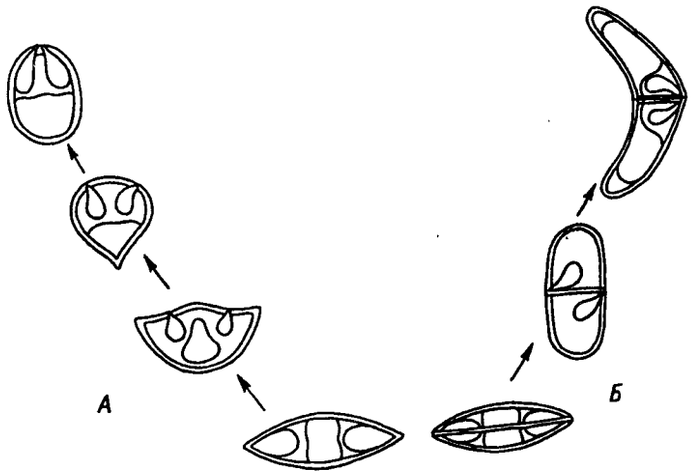


Рис. 75. Примерная схема перехода от спор *Bipolarina* к спорам *Eurysporina* (*Б*) и *Platysporina* (*А*) (из: Шульман, 1966).

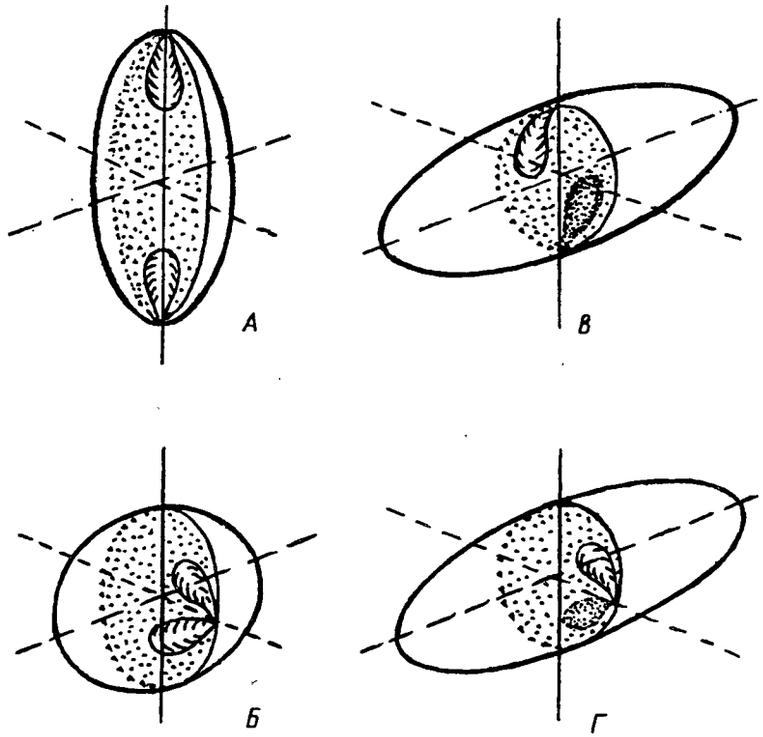


Рис. 76. Взаиморасположение продольных и поперечных осей у спор различных подотрядов отр. Bivalvulida (из: Шульман, 1966).

А – Bipolarina; *Б* – Platysporina; *В* – Eurysporina с полярными капсулами, раскрывающимися на разных полюсах (типа *Ceratomyxa lunata*); *Г* – Eurysporina с полярными капсулами, открывающимися на одном полюсе.

В тех случаях, когда у некоторых спор *Myxidium* полюса изгибаются в разные стороны, исчезают и ось, и все плоскости симметрии: остается только центр симметрии, т. е. точка, делящая пополам все линии, которые соединяют между собой симметричные точки фигуры, расположенные на ее противоположных частях (рис. 77, *Д*).

Наконец, у ряда видов (роды *Sinuolinea*, *Davisia*, *Auerbachia*, *Parvicapsula*, некоторые *Myxoproteus* и др.) изменения формы створок и расположения полярных капсул привели к тому, что споры стали полностью асимметричными (рис. 77, *Е*). Поскольку эта ассиметрия – вторичная, ее следует обозначить термином „дисимметрия", т. е. нарушенная симметрия (Беклемишев, 1964).

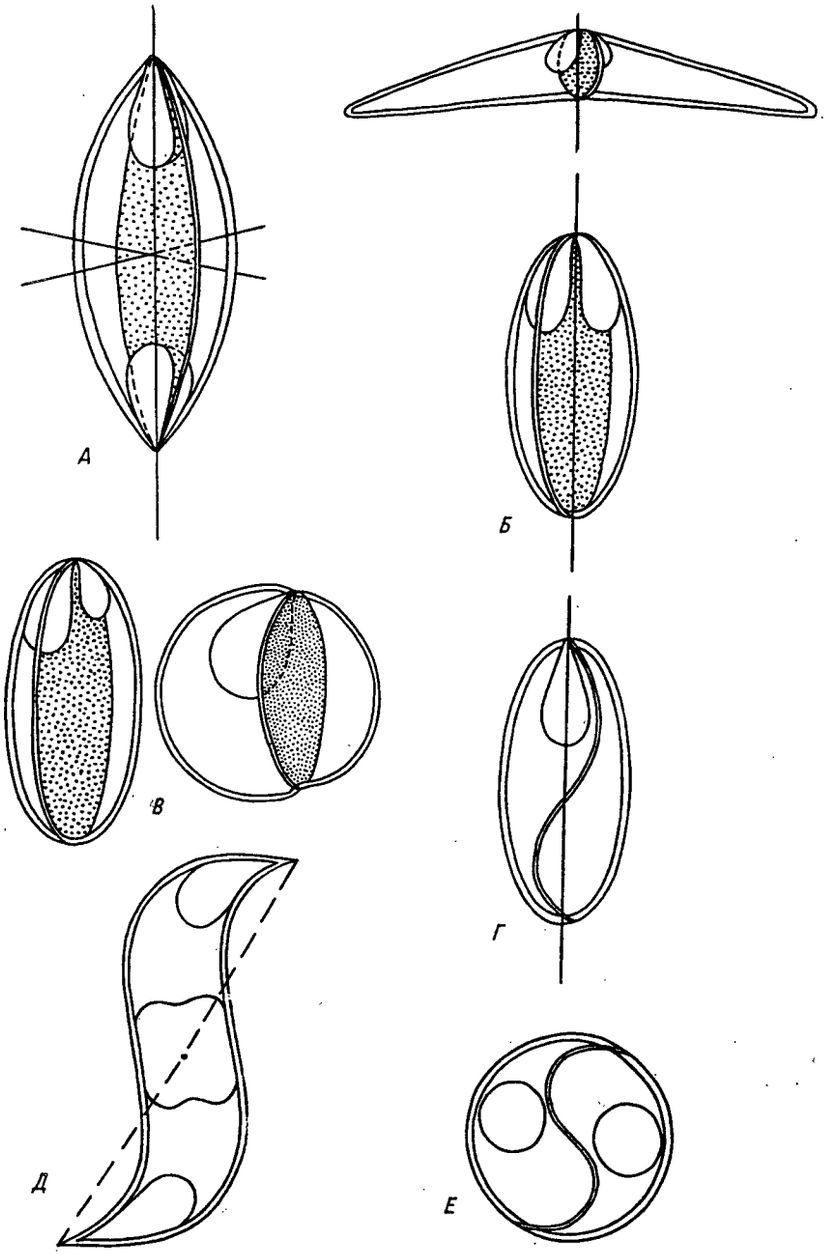


Рис. 77. Типы симметрии у спор миксоспоридий (из: Шульман, 1966).

А – ставраксонная гомополярная, *Б* – монаксонная гетерополярная (двулучевая), *В* – билатеральная, *Г* – вращательная, *Д* – наличие только центра симметрии, *Е* – диссимметрия.

2.2.2. Морфология отдельных частей споры

2.2.2.1. Створки

Поскольку количество, размеры и форма створок определяют размеры и форму спор, эти вопросы были рассмотрены в предыдущем разделе. Поэтому мы здесь коснемся только строения створок.

Створки спор имеют различную толщину. Более толстые они у молодых спор. В это время в толще створок можно наблюдать ядро, которое в дальнейшем редуцируется. Как показали светооптические и электронно-микроскопические исследования, каждая створка возникает из самостоятельной вальвогенной, или створкообразующей, клетки, которая на первых этапах своего развития обладает всеми основными органоидами, присущими нормально функционирующей клетке: ядром, эндоплазматической сетью (гладкой и шероховатой), митохондриями, аппаратом Гольджи, микротрубочками, микрофибриллами, а также различными вакуолями (рис. 78). По мере созревания споры клетка, образующая створки, истончается и почти все характерные для нормально функционирующей клетки органоиды редуцируются. В зависимости от степени зрелости спор, а также от степени усовершенствования и специализации створок каждого вида толщина створок может варьировать в широких пределах – от 1–1.5 и даже 2 мкм у представителей родов *Sphaeromyxa*, *Sinuolinea*, *Davisia*, *Auerbachia* и особенно у *Myxoproteus*, *Schulmania* и *Bipteria* до 0.07 мкм у *Platysporina*. На электронограммах видно, что створки состоят из двух плотных осмиофильных слоев, между которыми располагается менее электронно-плотный слой. Осмиофильные слои соответствуют поверхностной мембране вальвогенной клетки, а промежуточный – ее цитоплазме. У *Myxobolus kawabatae*, *M. magnus*, *Henneguya oviperda* и других осмиофильные слои имеют толщину около 0.02 мкм каждый, а промежуточный – около 0.03 мкм (рис. 78–81).

Обычно параллельно с уменьшением толщины споры идет утолщение шовного валика. Как показали электронно-микроскопические исследования, принципиальной разницы между шовным валиком и сводом створок нет, так как толщина шовного валика связана только с большой толщиной промежуточного слоя. В сканирующий микроскоп видно, что у некоторых видов (*Myxosoma cerebralis*, *Myxobolus* sp., *Sphaeromyxa myami* и др.) у основания шовного валика имеется желобок (рис. 82), отсутствующий у большинства видов (рис. 83).

Лишь у некоторых видов (представители отряда Multivalvulida, а в отряде Bivalvulida – *Fabespora vermicola* и *Fabespora* sp.) наблюдается другой способ соединения створок – путем накладывания стенки одной створки на другую.

Утолщение створок имеет место и у основания различных выростов и отростков споры. У представителей рода *Fabespora*, по крайней мере у *F. vermicola* и *Fabespora* sp., в месте прикрепления суженного переднего конца полярной капсулы к стенке возникает утолщение, которому было дано название „полярная шапочка" (polar cap) (Weidner, Overstreet, 1979; Siau et al., 1981). Эта шапочка пронизана каналами диаметром 10 нм, идущими от верхушки в основанию.[3] При этом стенка створки в месте расположения шапочки утончена примерно в два раза (рис. 84; 85).

На наружной поверхности створок многих спор (например, *Myxidium giardi*) имеются ребрышки и кили, количество которых сильно варьирует. Столь же разнообразна по рисунку и видимая в световой микроскоп исчерченность створок. Эта исчерченность при электронно-микроскопических исследованиях оказалась также ребрышками, только несколько меньших размеров (рис. 86; 87).

[3] Наличие этих каналов, по нашему мнению, нуждается в дополнительной проверке.



Рис. 78. Электронно-микроскопическая фотография продольного среза через споры *Myxobolus kawabatae* под небольшим углом плоскости шовного валика (ув. 12 000) (из: Хейсин и др., 1961).

1 — полярная капсула, *2* — передний конец нити (манубриум), *3* — крышечка капсулы, *4* — стенка створок, *5* — шовный валик в косом разрезе, *6* — амебоидный зародыш, *7* — ядро амебоидного зародыша, *8* — митохондрии, *9* — аппарат Гольджи, *10* — остатки капсулогенного ядра, *11* — полярная нить, *12* — шов.



Рис. 79. Электронно-микроскопическая фотография споры *Myxobolus kawabatae* в поперечном разрезе на уровне полярных капсул (ув. 23 500) (из: Хейсин и др., 1961).

1 — полярная капсула, *2* — стенка полярной капсулы, *3* — полярная нить, *4* — шовный валик, *5* — наружная, *6* — внутренняя мембрана шовного валика, *7* — гребень шовного валика, *8* — цементирующее вещество, *9* — створки спор.

Химический состав створок до настоящего времени точно неизвестен. Работами многочисленных авторов (Thélohan, 1895; Davis, 1917; Kudo, 1921c; Lom, 1964) было установлено, что вещество, из которого построены створки, не имеет хитиновой или целлюлозной природы. Лом (Lom, 1964), проводивший более углубленные исследования в данном направлении, подтвердил эти выводы и указал, что отрицательный результат дала также проверка на кислые мукополисахариды, аминокислоты, тирозин, гистидин и триптофан. Более результативной была реакция на протеины. Действие меркурий-бромфеноловой синью дало слабую окраску створок. То же воздействие после выдерживания изолированных створок в 30 %-ном растворе едкого калия вызвало хорошо выраженную окраску створок,



Рис. 80. Электронная микрофотография косого поперечного среза через несозревшую спору *Myxobolus magnus* на уровне полярных капсул (ув. 15 000) (из: Шульман, 1966).

1 — створки, *2* — шовный валик, *3* — полярная капсула, *4* — полярная нить, *5* — митохондрии амебоидного зародыша.

особенно шовного валика. На этом основании Лом считает, что створки имеют протеиновую природу; причем состоят они из очень химически стойкого протеина, скорее всего из кератиноподобного. Калавати (Kalavati, 1981) отмечает, что створки окрашиваются всеми реактивами на общие белки. По данным Успенской (1984), створки спор окрашиваются сулемовым бромфеноловым синим. При этом различный характер реакции шовного валика и всей остальной части створок, по мнению Лома, свидетельствует о разном химическом составе этих частей. В принципе соглашаясь с мнением Лома о протеиновом составе створок, мы считаем, что разная реакция их отдельных частей имеет, скорее, количественный характер. Доказательств же качественных различий пока недостаточно. Можно добавить, что створки окрашиваются по Лефлеру в темно-фиолетовый цвет, по Гимза в ярко-красный, по Фонтана в темно-коричневый (Kudo, 1921c).

Положительная реакция по Фельгену на заднем расширенном конце створок *Myxobolus catlae*, *M. bengalensis*, *Thelohanellus catlae* (Chakravarty et al., 1962) свидетельствует о наличии здесь ДНК. С другой стороны, положительная реакция при окраске пиранином „У" свидетельствует о наличии РНК. Все это в какой-то мере



Рис. 81. Электронно-микроскопическая фотография продольного среза заднего конца споры *Henneguya oviperda* (ув. 48 000) (из: Шульман, 1966).

1 — стенка створки, *2* — шов, *3* — шовный валик, *4* — ядро вальвогенной клетки, *5* — основание хвостового отростка, *6* — хвостовой отросток, *7* — амебоидный зародыш, *8* — ядра амебоидного зародыша.

подтверждает предположение о том, что в построении створок принимает участие и содержимое створкообразующих ядер.

Посредством электронно-микроскопических цитохимических исследований было установлено (Hine, 1978a, 1978b), что в створках спор *Myxidium giardi* содержатся цинк, магний и кремний, причем отсутствие магния приводит к нарушению нормальной жизнедеятельности спор (см. гл. 7).

Таким образом, несмотря на сравнительно большое количество работ, точный химический состав вещества створок и до настоящего времени остается

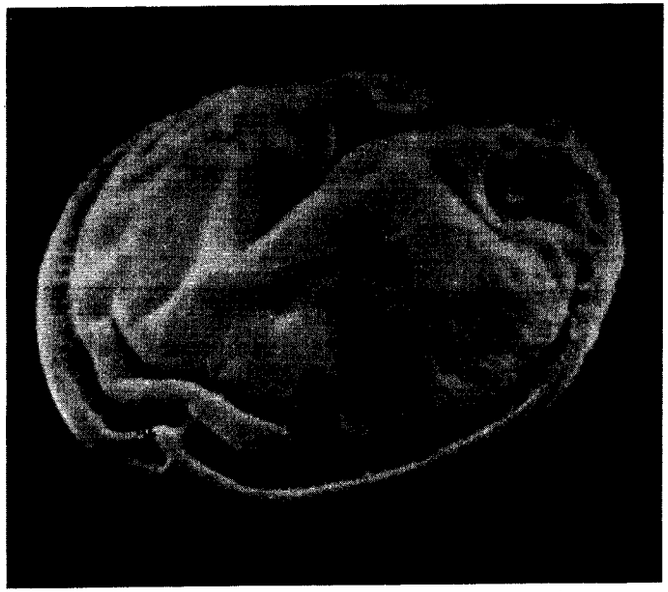


Рис. 82. Споры *Myxosoma cerebralis* под сканирующим микроскопом (из: Lom, Hoffman, 1971).

Стрелками обозначены выводное отверстие для полярной нити и желобок.

невыясненным. Сравнительно недавно было обнаружено, что створки спор некоторых видов миксоспоридий окружены какой-то особым студенистым, легко разбухающим в воде веществом – мукозной оболочкой (рис. 88; 89). Некоторые авторы (Lom, Vavra, 1963a) считают, что она характерна для всех спор книдоспоридий и миксоспоридий. Однако выявить мукозную оболочку удалось далеко не у всех миксоспоридий. Отчасти это связано с трудностью ее обнаружения. В некоторых случаях необходимо использовать специальные методики: рассматривание в растворе туши, применение фазово-контрастной микроскопии, окрашивание слабым раствором тулоидинового синего и т. д. По данным Калавати (Kalavati, 1981), мукозная оболочка может быть выявлена альциановым синим и диализованным железом; она также дает положительную PAS-реакцию на кислые мукополисахариды.

Мукозная оболочка по-разному проявляется у каждого вида миксоспоридий и различается по форме и характеру проявления, что свидетельствует о различии в химическом составе. Единственным общим свойством мукозной оболочки, по-видимому, является способность разбухать в воде, что более подробно изложено в гл. 5.

Как уже отмечалось, створки соединены между собой по шву. Кейселиц (Keysselitz, 1908b) считал, что створки склеены особым веществом, или, как он его называл, „сгущенной протоплазмой". К этому же мнению склонялся и Ауэрбах (Auerbach, 1910c). Как мы уже отмечали, в месте соединения створок обычно образуется более или менее выраженный шов-

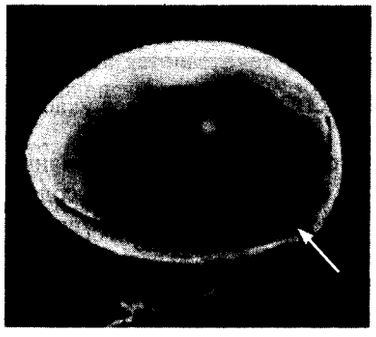


Рис. 83. Споры *Myxobolus* sp. под сканирующим микроскопом (из: Lom, Noble, 1984).

Стрелками обозначены выводные отверстия для крышечки и полярной нити.



Рис. 84. Электронная микрофотография споробласта *Fabespora vermicola* (из: Weidner, Overstreet, 1979).

pc – полярные капсулы, *ср* – шапочка полярных капсул, *GEM* – гликоген в амебоидном зародыше (ув. 19 000). *Стрелками* указаны соединения створок и шапочка полярных капсул.

ный валик, в той или иной степени увеличивающий площадь соприкосновения створок друг с другом.

Исследования с помощью электронного микроскопа (Хейсин и др., 1961) показали, что между шовными валиками каждой створки имеется небольшой просвет, заполненный плотным цементирующим веществом, скрепляющим внутренние стенки шовных валиков обеих створок (рис. 79). Более поздние и соответственно более совершенные работы (Lom, Puytorac, 1965a; Desser, Paterson, 1978a, 1978b; Current et al., 1979; Desser et al., 1983b, и др.) показали, что соединение шовных

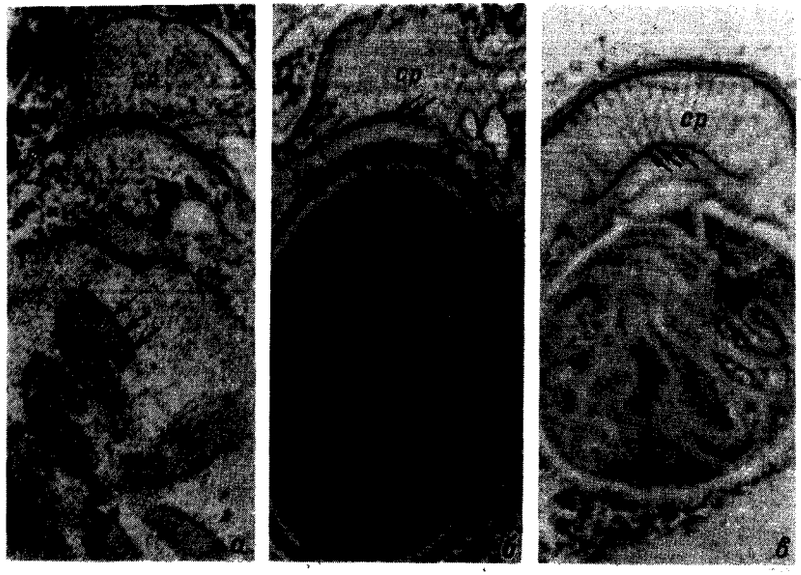


Рис. 85. Развитие полярных капсул у *Fabespora vermicola* (из: Weidner, Overstreet, 1979).

а — зачаток полярной капсулы, *б* — более поздняя стадия развития полярной капсулы, *в* — зрелая полярная капсула, *ср* — шапочка полярной капсулы. *Стрелки* указывают на соединение капсулярной шапочки и крышечки.

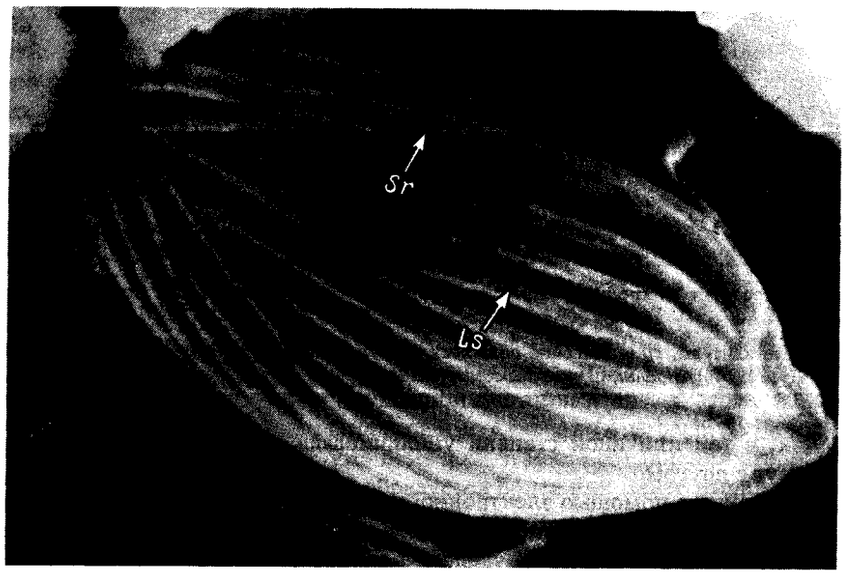
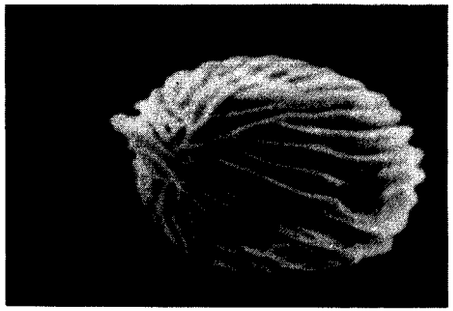


Рис. 86. Споры *Myxidium giardi* под сканирующим микроскопом (из: Hine, 1975).

Sr — шов, *Ls* — гребень.

Рис. 87. Споры *Myxidium giardi* под сканирующим микроскопом (из: Lom, Noble, 1984).

Стрелка указывает на выводное отверстие полярной капсулы.





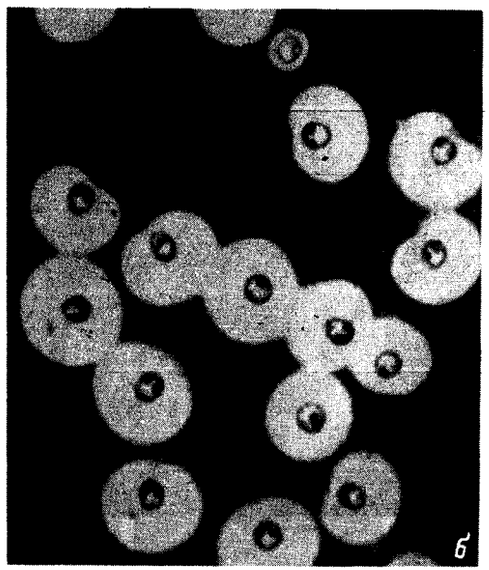


Рис. 88. Мукозная оболочка у створок спор миксоспоридий (из: Lom, Vavra, 1962).

а — *Myxobolus* sp., *б* — *Myxobolus cycloides* (= *M. muelleri*).

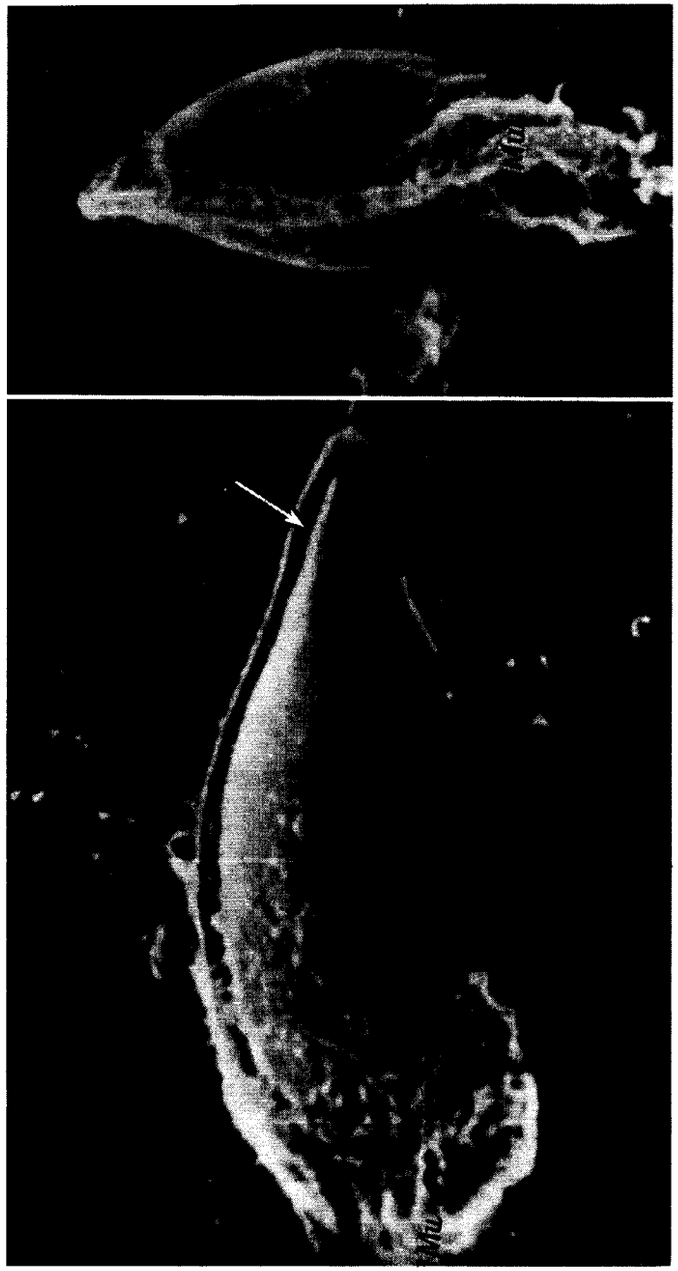


Рис. 89. Споры *Myxobolus* sp. под сканирующим микроскопом (из: Desser, Paterson, 1978b).

Mu — мукозная оболочка. *Стрелка* указывает на вырез у основания шовного валика, *звездочка* — на вырез на шовном валике.

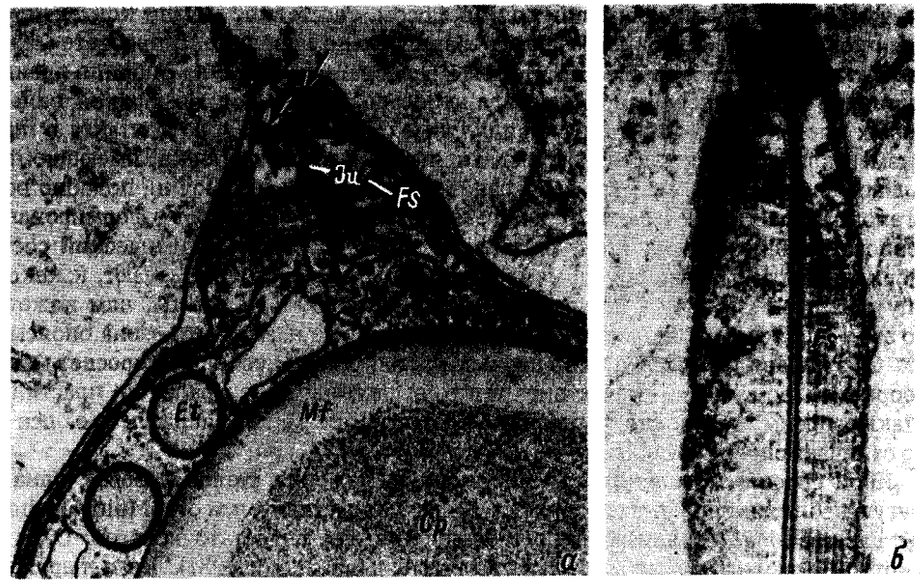


Рис. 90. Соединение створок у *Thelohanellus nikolskii* (из: Desser et al., 1983b).

а — поперечный разрез через место соединения вальвогенных клеток; *б* — продольный разрез через шов: видны соединительный аппарат, идущий сплошной полосой, и параллельные ему поддерживающие фибриллы. *Et* — наружная трубка зачатка полярной капсулы, *Cp* — матрикс зачатка полярной капсулы, *Mf* — микрофибриллы. *Стрелки* указывают на многочисленные микротрубочки, расположенные под наружной мембраной по обе стороны соединительного аппарата (*Ju*). Под зоной микротрубочек соединение усилено двумя рядами фибрилл (*Fs*).

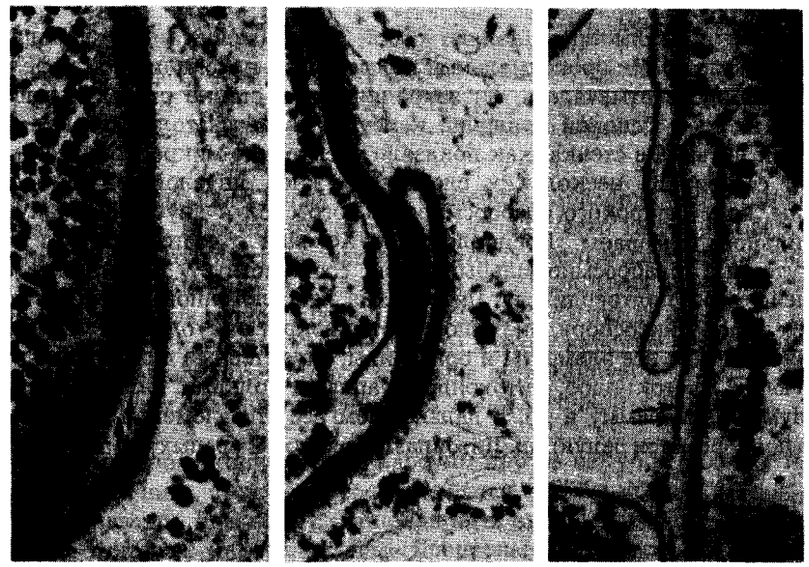


Рис. 91. Соединение створок у *Fabespora vermicols* (из: Weidner, Overstreet, 1979). Объяснения в тексте.

валиков створок происходит по типу десмосом. Расстояние между контактирующими поверхностями шовного валика сравнительно невелико. В просвете между ними, т. е. в надмембранной зоне створок, располагается слой из фибрилл преимущественно продольного направления, а непосредственно под мембраной вальвогенных клеток также имеются фибриллярные структуры. В зоне контакта в цитоплазме вальвогенных клеток наблюдаются также микротрубочки, имеющие продольное направление. По мере созревания спор эти микротрубочки, подобно всем органоидам клетки, исчезают. Предполагается, что они участвуют в формировании шовного валика (рис. 90; 128). Хотя авторы и не указывают химический состав фибриллярных образований субмембранного комплекса и не отмечают, к какому типу десмосом относятся наблюдаемые ими клеточные контакты, нам кажется, что это – опоясывающие десмосомы, или, как их еще называют, – зона опоясывания. Об этом свидетельствуют, во-первых, сравнительно небольшой просвет между створками, во-вторых, отсутствие четко выраженной центральной пластинки, а также преимущественно продольное направление микрофибрилл, т. е. все то, что отличает опоясывающие десмосомы от точечных.

Иной способ соединения створок путем наложения стенок створок одна на другую наблюдается, как указывалось, лишь у представителей отр. Multivalvulida и сем. Fabesporidae. Механизм такого соединения еще недостаточно ясен. Судя по некоторым данным (Weidner, Overstreet, 1979; Siau et al., 1981), края наружной створки несколько расширены за счет внутреннего слоя цитоплазмы вальвогенных клеток, который обладает определенной биологической активностью даже у зрелых спор. Менее расширенный, суживающийся в виде крючка край другой створки вклинивается в пространство между внутренним и наружным слоями налегающей створки и заякоривается там (рис. 91). В результате этого возникает подвижное сочленение. Если это подтвердится для других представителей рода *Fabespora*, можно утверждать, что у данного рода и семейства возник иной способ соединения створок – типа „замок".

2.2.2.2. Полярные капсулы

Полярные капсулы представляют собой полые мешочки грушевидной или шаровидной формы. Их проксимальный полюс всегда в той или иной мере сужен и заострен. Как уже отмечалось, он закрепляется в стенке створки, чаще всего в шовном валике. Основой полярной капсулы является толстостенная вакуоль с полярной нитью. Ее стенка, как показали электронно-микроскопические исследования, состоит из нескольких слоев: наружной двуслойной осмиофильной мембраны, более широкого слабоосмиофильного слоя и двуслойной внутренней осмиофильной мембраны. Предположение Хейсина с соавт. (1961) о том, что промежуточный слабоосмиофильный слой соответствует цитоплазме клетки, в дальнейшем не подтвердилось. Цитоплазма капсулогенной клетки у незрелых спор всех видов миксоспоридий располагается вокруг вакуоли и на первых этапах развития содержит все элементы и органоиды, характерные для нормально функционирующих клеток: ядро, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, плазмалемму и др. В дальнейшем все эти элементы в той или иной степени подвергаются редукции. Цитоплазма с ядром в зрелых спорах сохраняется

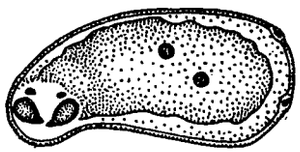


Рис. 92. Споры *Parvicapsula asymmetrica* (из: Шульман, 1953).



Рис. 93. Продольный срез переднего конца споры *Henneguya oviperda* (ув. 55 000) (из: Шульман, 1966):

1 – стенка створки, *2* – шовный валик, *3* – стенка полярной капсулы, *4* – полярная нить.

у сравнительно небольшого числа видов (семейства Sphaeromyxidae, Sinuolinidae, Myxoproteidae и др.). При этом в некоторых случаях (сем. Parvicapsulidae, некоторые Ceratomyxidae) создается впечатление, что полярные капсулы расположены в специальной обособленной капсуле (рис. 92). У большинства видов остатки цитоплазмы и ядра капсулогенной клетки в зрелых спорах лежат в полости споры за пределами полярной капсулы. Таким образом, стенку капсулы следует рассматривать как мощно развившуюся стенку вакуоли, окруженную в большей или меньшей степени редуцированной цитоплазмой капсулогенной клетки или ее остатками.

От проксимального конца стенки капсулы внутрь вакуоли отходит так называемая полярная нить, стенки которой являются как бы утонченным продолжением стенок вакуоли. Поскольку эта полая нить ввернута внутрь капсулы, слои, слагающие ее стенку, инвертированы. Предполагается, что они совпадают со слоями стенки капсулы, но электронно-светлый слой развит здесь заметно сильнее. Полярная нить полая внутри и слепо заканчивается внутри вакуоли. Часто она



Рис. 94. Продольный срез через полярную капсулу споры *Myxobolus magnus*, оторвавшуюся от створки (ув. 28 000) (из: Шульман, 1966).

1 — стенка полярной капсулы, *2* — крышечка, *3* — пробочка, *4* — основание полярной нити (манубриум), *5* — полярная нить.

заполнена электронно-плотным веществом. Длина и толщина этой нити у разных видов миксоспоридий неодинаковы.

На стенках ввернутой полярной нити под электронным микроскопом иногда видна исчерченность. При выворачивании полярной нити расположение слоев возвращается в неинвертированное состояние. При этом она или полая внутри, или имеет вакуолизированное содержимое. Считают, что внутри ввернутой нити содержится какая-то паракристаллическая субстанция (Lom, Puytorac, 1965a).

Проксимальная часть нити, непосредственно переходящая в стенку капсулы, обычно имеет продольное по отношению к полярной капсуле направление. Эту часть иногда называют манубриумом (рис. 93; 94). У представителей рода *Sphaeromyxa* нить обычно толстая и короткая; у некоторых видов (*S. sabrazesi*, *S. helandi*, *S. balbiani* и др.), строго говоря, она не может быть названа нитью (рис. 55; 95). У других видов рода *Sphaeromyxa*, у *Auerbachia* и *Meglitschia* полярная нить

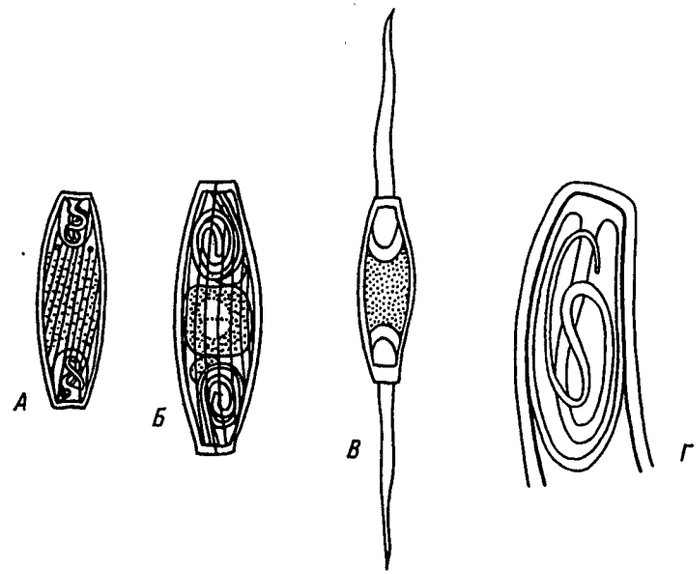


Рис. 95. Споры представителей рода *Sphaeromyxa*.

А — *S. balbiani* (из: Parisi, 1912), *Б* — *S. balbiani* (из: Davis, 1917), *В* — *S. balbiani* (из: Thélohan, 1895), *Г* — полярная капсула споры *S. sabrazesi* (из: Schröder, 1907).

более тонкая и длинная. У представителей других родов полярная нить сильно истончается[4] и достигает большей длины, во много раз превышающей длину споры. Лишь у сравнительно небольшого числа видов, обычно у тех, где наблюдается увеличение числа полярных капсул (роды *Chloromyxum*, *Agarella*, все Multivalvulida), имеет место вторичное укорочение полярных нитей.

Удлинение нити вызывает необходимость более упорядоченного расположения ее в пределах вакуоли. У *Sphaeromyxa sabrazesi* этого упорядочения еще нет; у других видов этого рода, а также у многих представителей *Myxidium*, *Zschokkella* и др. полярная нить спирально закручивается, причем ось закручивания витков перпендикулярна продольной оси капсулы, а сами витки лежат в плоскостях, параллельных этой продольной оси. Наконец, у остальных видов миксоспоридий плоскости, в которых лежат витки полярных нитей, лежат под определенным углом к продольной оси капсулы, причем этот угол часто приближается к прямому; сама ось закручивания полярной нити при этом начинает совпадать с продольной осью капсулы. Такой поворот оси витков обусловлен дополнительным скручиванием полярной нити вокруг своей оси. Это скручивание сильно увеличивает напряжение упругой полярной нити. Когда все возможности для дальнейшего скручивания вокруг своей оси исчерпаны, нить при дальнейшем закручивании начинает давать дополнительные витки. Ось скручивания этих витков на начальных этапах находится под определенным углом к продольной оси полярной капсулы, а затем, по мере увеличения напряжения, она в конечном итоге совпадает с продольной осью полярной капсулы. При этом полярная нить, меняя оси своего спирального закручивания, плотно упирается в стенку полярной капсулы (рис. 96–99). Химический состав полярных капсул и полярных нитей пока неизвестен. Телоан (Thélohan, 1890c, 1890d) первый высказал предположение, что они

[4] У некоторых видов (*Myxobolus crucifila*, некоторые *Zschokkella* и др.) тонкая полярная нить после ее экструзии заметно расширяется.



Рис. 96. Продольный срез через полярную капсулу споры *Henneguya psorospermica* (из: Lom, Vavra, 1962).

1 – стенка полярной капсулы, *2* – полярная нить.

построены из одного материала, так как одинаково красятся сафранином. По реакции Любарша полярные капсулы окрашиваются в темно-фиолетовый цвет, а нити в слабо-фиолетовый (Erdmann, 1917a, 1917b), по Лёфлеру и капсулы, и нити – в темно-фиолетовый цвет, смесью Фонтана – в темно-коричневый (Kudo, 1921c). Кудо также отмечал, что выстреленные полярные нити не красятся по Бесту, не растворяются в слюне и окрашиваются жидкостью Люголя в светло-желтый цвет. На основании всех этих данных Кудо пришел к выводу о негликогеновой и нехитиноидной природе стенок полярных капсул и нитей. По его мнению, их специфи-

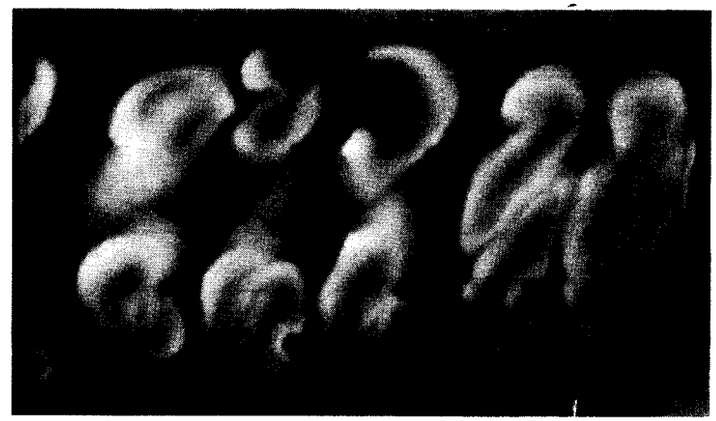


Рис. 97. Часть продольного среза через полярную капсулу *Myxobolus magnus* (ув. 80 000) (из: Шульман, 1966).

ку определяет то обстоятельство, что они формируются за счет материала капсулогенных ядер. Это мнение находит подтверждение в работе Хакраварти с соавт. (Chakravarty et al., 1962); слабоположительная реакция по Фёльгену у полярной нити свидетельствует о наличии ДНК, а положительная реакция при окраске пирамином „У" и метилгрюном указывает на наличие РНК. Проверка на наличие актина и тубулина, проведенная Успенской и Гельфанд, не дала пока четких результатов. Очень слабое свечение нити в пробах на актин (метод иммунофлуоресценции) и некоторая задержка экструзии нити при действии цитохолазина Б дают возможность лишь предполагать наличие актина в микрофиламентах (Успенская, 1984).

Проксимальный конец полярной капсулы плотно охватывается образованием, которому было дано название крышечки (рис. 78, *3*; 94, *2*; 100–105) (Хейсин и др., 1961). Вершина крышечки, охватывая проксимальный конец капсулы, сужается к периферии. Далее к периферии она остается суженной или снова расширяется. Периферическая часть крышечки внедрена в стенку створки споры. Эта крышечка хорошо просматривается и под световым микроскопом: при окраске гематоксилином Гайденгайна, при использовании фазового контраста, а иногда и без специальной обработки (рис. 101). Она хорошо окрашивается пиранином „У" и метилгрюном (Chakravarty et al., 1962).

Как показывает электронная микроскопия, крышечка представляет собой хорошо сохранившийся остаток цитоплазмы капсулогенной клетки. Сама крышечка при этом неоднородна. Ее сердцевина, которую Шульман (1966) называет пробочкой, окрашена на электронограммах иначе, чем вся остальная часть крышечки,



Рис. 98. Участок среза через полярную нить (ув. 75 000) (из: Шульман, 1966).

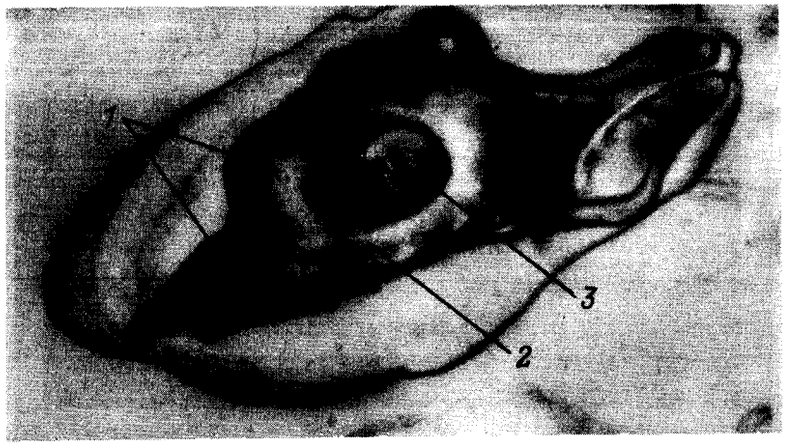


Рис. 99. Поперечный срез переднего конца споры *Myxidium lieberkuehni* (ув. 60 000) (из: Шульман, 1966).

1 — створки, *2* — стенки полярной капсулы, *3* — полярная нить.

что указывает на различие химического состава (рис. 94, *3*; 102, *5*; 105). Это подтверждается также и тем, что при воздействии различных химических реагентов растворяется только пробочка.

В оценке и трактовке этих образований нет пока еще единого мнения. Лом и Пойторак (Lom, Puytorac, 1965b) называют крышечку протеиновой шапочкой (proteinaceus cap). По мнению Лома (Lom, 1969a), эта крышечка отсутствует у представителей рода *Sphaeromyxa*, хотя его собственные электронограммы, а также данные Успенской (1984) не подтверждают этого. Существует расхождение в оценке

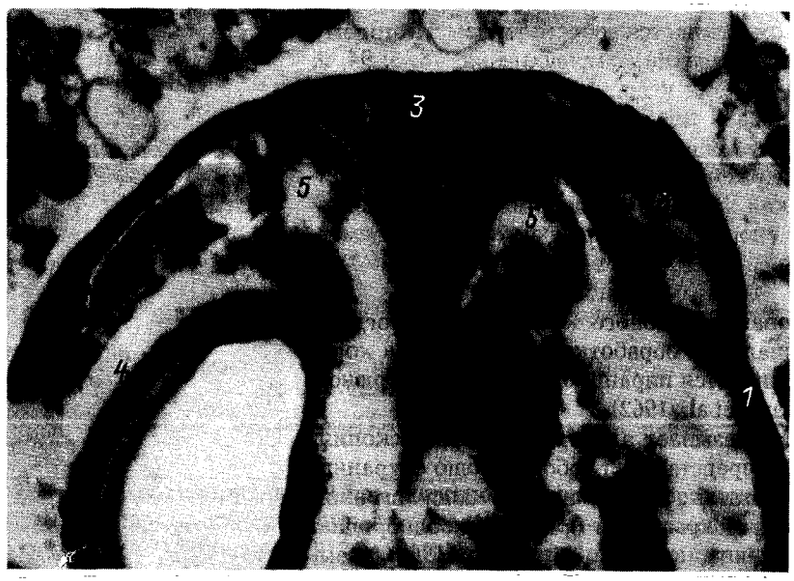


Рис. 100. Косой продольный разрез через передний конец споры *Myxobolus magnus* (ув. 27 000) (из: Шульман, 1966).

1 — стенка створки, *2* — шовный валик, *3* — интеркапсулярный отросток, *4* — стенка полярной капсулы, *5* — крышечка полярной капсулы.

Рис. 101. Споры *Myxobolus carassii*, окрашенные гематоксилином Гейденгайна (из: Шульман, 1966).

Даны только контуры створок и шовных валиков, полярных капсул и их крышечек, а также ядер амебоидиого зародыша, капсулогенных и вальвогенных клеток.

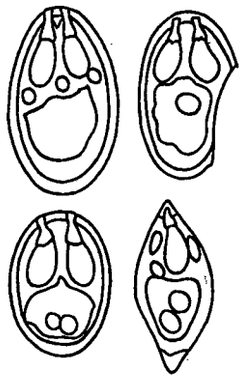




Рис. 102. Косой продольный срез через передний конец споры *Myxobolus magnus* (ув. 9000) (из: Шульман, 1966).

1 — стенка створки, *2* — шовный валик, *3* — стенка полярной капсулы, *4* — крышечка, *5* — пробочка.

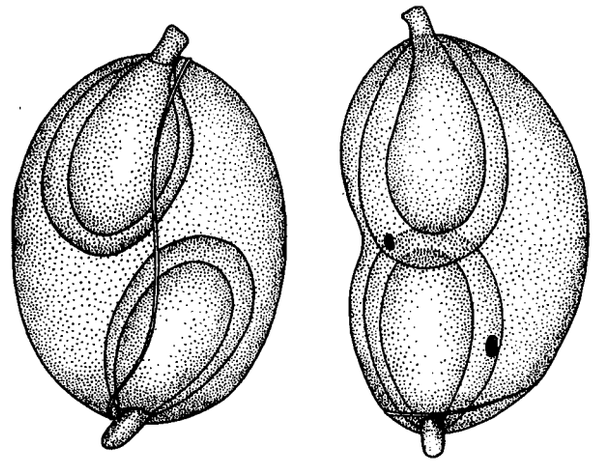


Рис. 103. Споры *Myxidium laticurvun* с торчащими за пределы створок крышечками полярных капсул (из: Kabata, 1962).



Рис. 104. Продольный разрез через спору *Myxobolus* sp. (ув. 18 500) (из: Desser, Paterson, 1978b).

Mi – митохондрии. *Стрелка* указывает на вальвогенное ядро.



Рис. 105. Продольный разрез через передний конец споры *Myxobolus* sp. (ув. 49 000) (из: Desser, Paterson, 1978b).

St – пробочка. *Стрелки* указывают место перехода стенки полярной капсулы в полярную нить.

расположения пробочки. Одни авторы (Шульман, 1966) отмечают ее только для той части канала, которая проходит через крышечку, другие – для начальной части полярной нити. Нам кажется, что пробочка заполняет и то и другое пространство, а обнаружение ее только в какой-нибудь одной части связано с направлением среза. Этот вопрос нуждается в проверке и уточнении.

Проксимальный конец крышечки внедрен в строго определенное для каждого вида отверстие створки (рис. 126). Это отверстие хорошо видно под сканирующим микроскопом (рис. 82; 83). Иногда (чаще всего у *Myxidium* и *Kudoa*) крышечка торчит из этого отверстия наружу (рис. 103). Во всех случаях крышечка плотно и прочно закреплена в створке, что, с одной стороны, исключает попадание различных веществ извне в полость споры, а с другой стороны, противостоит силе отдачи при выстреливании полярной нити. В большинстве случаев полярная капсула открывается в области шва, т. е. в наиболее утолщенной части. У представителей рода *Fabespora*, полярные капсулы которых открываются на вершинах створок, т. е. в их наименее тонкой части, в створках возникает специальное образование с неудачным, по нашему мнению, названием „полярная шапочка". Она, по данным ряда авторов (Weidner, Overstreet, 1979; Siau et al., 1981), происходит от вальвогенной клетки.

У представителей подотряда Platysporina на переднем полюсе между суженными проксимальными концами полярных капсул находится так называемый интеркапсулярный отросток, представляющий собой тонкую пластинку, основание которой расположено между шовными валиками створок, а вершина выступает в полость споры. При этом одна полярная капсула открывается в шовный валик створки по одну сторону интеркапсулярного отростка, а другая – по другую его сторону (рис. 48, *B;* 100). Таким образом, вершины полярных капсул лежат не точно в плоскости шва, а слегка по разные стороны от него. Природа интеркапсулярного отростка пока не выяснена.

2.2.2.3. Амебоидный зародыш

Свободная от полярных капсул часть полости споры частично или полностью занята амебоидным зародышем (реже 2 одноядерными зародышами, – рис. 126). В зависимости от степени зрелости споры в амебоидном зародыше находятся 2 гаплоидных ядра, часто различной величины, или 1 диплоидное. Ядра амебоидного зародыша заметно сильнее окрашиваются по Фёльгену, чем капсулогенные ядра и особенно ядра створок, что указывает на большое количество в них ДНК (Петрушевский, 1932б). На одном из этапов развития гаплоидных ядер амебоидного зародыша происходит спирализация хромосом. Вследствие этого под световым микроскопом в это время хорошо заметны 2 хромосомы (рис. 137). Кроме ядра обычно впереди него располагается аппарат Гольджи в виде 3–5 волнообразных осмиофильных мембран, находящихся на некотором расстоянии друг от друга (Хейсин и др., 1961) (рис. 78, *9*). В амебоидных зародышах наблюдаются многочисленные митохондрии, рибосомы, хорошо развитая эндоплазматическая сеть, как гладкая, так и шероховатая, а также большое количество микротрубочек. В цитоплазме обнаруживаются глыбки гликогена и сравнительно много капелек жира (рис. 37; 104; 105), а также округлые электронно-плотные включения, окруженные мембраной, природу которых пока установить не удалось.

У некоторых миксоспоридий (семейства *Myxobolidae, Myxobilatidae, Neomyxobolidae)* в амебоидном зародыше возникает своеобразный органоид – йодофильная вакуоль (рис. 48; 104; 136 и др.). У разных видов эта вакуоль достигает различных размеров. В некоторых случаях, например у *Myxobolus petruschewskii*, йодофильная вакуоль занимает значительную часть объема споры. Как показали исследования авторов (Thélohan, 1889; Keysselitz, 1908a, 1908b; Kudo, 1921b; Донец, Подлипаев,

1974; Подлипаев, 1974; Подлипаев, Шульман, 1978, и др.), иодофильная вакуоль представляет собой депо, где скапливается гликоген, который был определен с помощью электронно-микроскопической цитохимии как β-гликоген (Desser, Paterson, 1978b).

Хотя иодофильная вакуоль была обнаружена и под электронным микроскопом (Schubert, 1968; Подлипаев, 1974; Desser, Paterson, 1978b; Успенская, 1984), окружающей ее мембраны обнаружить не удалось. Таким образом, название „вакуоль" можно считать условным.

Итак, спора миксоспоридий – типичное многоклеточное образование, состоящее из небольшого числа (от 4 до 13) клеток, достигших высокой степени специализации.

ГЛАВА 3

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ

3.1. Различные взгляды на жизненный цикл и половой процесс у миксоспоридий

Несмотря на сравнительно большое количество работ, посвященных жизненным циклам миксоспоридий, этот вопрос и в настоящее время остается наиболее трудным и запутанным.

Мелкие размеры ядер и особенно хромосом, по-видимому, внутриядерный митоз с не всегда ясным изображением веретена деления и невозможность прижизненных наблюдений сильно затрудняют изучение жизненного цикла. Необходимость рассматривать этапы жизненного цикла на окрашенных препаратах, сопоставляя при этом разные статистические картины, очередность которых не всегда ясна, обеспечила наличие самых различных толкований одних и тех же препаратов. Поэтому разные исследователи, наблюдая в общем сходные картины, давали им неодинаковую, иногда прямо противоположную интерпретацию.

Наибольшие разногласия возникали в оценке полового процесса. Дофлейн (Doflein, 1901) считал, что в жизненном цикле миксоспоридий имеется половой процесс. Не имея, однако, возможности проследить его, он в своей схеме жизненного цикла указал два этапа, на которых, по его мнению, может иметь место слияние гамет или гаметических ядер в зиготу. Первый из них – перед началом образования споры, второй – после выхода амебоидного зародыша из споры. Во втором случае Дофлейн предполагал конъюгацию двух амебоидных зародышей. Эти предположения оказались исходными для всех последующих построений. Поскольку большинство из них в настоящее время представляют лишь исторический интерес, мы вкратце остановимся на основных гипотезах.

I. Схуурманс-Стекховен (Schuurmans-Stekhoven, 1918, 1919, 1920a) вообще отрицал наличие какого бы то ни было полового процесса у миксоспоридий. С его мнением, правда в более осторожной форме, соглашался только Дэвис (Davis, 1923), считавший, что нет никаких достоверных данных, свидетельствующих о наличии полового процесса у миксоспоридий. Все остальные авторы признавали наличие полового процесса, в той или иной мере принимая и развивая предположения Дофлейна.

II. Поскольку миксоспоридий долгое время причисляли к споровикам, у которых половой процесс всегда наблюдался перед спорообразованием, некоторые исследователи (Аверинцев, 1908; Mercier, 1909) обнаружили его у миксоспоридий именно там, где они и ожидали увидеть – перед спорообразованием. Этому, однако, уже в то время противоречили данные Шрёдера (Schröder, 1907) о наличии процесса слияния ядер амебоидного зародыша, что неоспоримо свидетельствовало о половом процессе внутри споры. Соответственно возникло несколько новых гипотез.

III. Ряд авторов (Schröder, 1907, 1910; Dunkerly, 1915, 1925; Erdmann, 1917a, 1917b; Kudo, 1917, 1943; Nemeczek, 1922; Debaisieux, 1925a, 1925b; Kalenscher, 1926;

Ganapati, 1941), желая примирить обе точки зрения, предположили, что в жизненном цикле миксоспоридий имеет место один растянутый половой процесс: образование гаплоидных ядер происходит до начала формирования спор, тогда как образование зиготы осуществляется в амебоидном зародыше. По мнению большинства из них, возникновение панспоробласта следует рассматривать как результат слияния плазмы двух клеток (большей и меньшей) с гаплоидными ядрами. Некоторые авторы (Nemeczek, 1922; Kalenscher, 1926) считали, что гаплоидные ядра формируются в начале жизненного цикла.

IV. Другие авторы (Аверинцев, 1911; Parisi, 1913; Southwell, Prashad, 1918a, 1918b), движимые тем же желанием, предполагали, что образование гамет и их слияние происходят дважды в течение жизненного цикла миксоспоридий: перед формированием панспоробласта и внутри амебоидного зародыша.

Разнобой в трактовке жизненных циклов заставил некоторых авторов признавать возможность существования одновременно двух типов полового процесса. Ауербах (Auerbach, 1912c) считал, что у одних миксоспоридий половой процесс происходит до образования спор, что соответствует точке зрения Аверинцева (1908) и Мерсье (Mercier, 1909), а у других он растянут.

С другой стороны, Навий (Naville, 1927, 1930) для одних миксоспоридий признавал растянутый половой процесс, для других – два половых процесса. Существенным недостатком всех вышеперечисленных гипотез была бездоказательность представлений о возникновении гаплоидных ядер до образования спор.

V. Начиная с 1914 г. значительное число авторов (Georgévitch, 1914a, 1914b, 1937a; Davis, 1916; Mavor, 1916b; Kudo, 1922; Noble, 1941b, 1941c, 1944; Tuzet, Ormières, 1957; Шульман, 1966, и др.) признавали лишь один кратковременный половой процесс, происходящий внутри амебоидного зародыша. Положительная сторона такого подхода заключалась в том, что эти авторы не считали нужным любой ценой гомологизировать половой процесс миксоспоридий и споровиков. Принималась во внимание лишь та часть жизненного цикла, где половой процесс достоверно прослеживается. Эта точка зрения страдала одним существенным недостатком: неточным представлением о времени образования гамет. Предполагалось, что этот процесс имеет место лишь в амебоидном зародыше, в то время как створки и полярные капсулы остаются диплоидными. Даже попытка определить момент возникновения гаплоидных ядер с помощью подсчета хромосом на всех этапах жизненного цикла не дала правильного результата (Шульман, Семенович, 1973). Это было связано с тем, что в ядрах капсулогенных и вальвогенных клеток, подвергающихся впоследствии редукции, ни разу не удалось увидеть хромосом.

VI. С помощью цитофотометрии удалось установить место образования гамет в жизненном цикле миксоспоридий (Успенская, 1979–1984). Выяснилось, что образованию вальвогенных, капсулогенных клеток, равно как и ядер амебоидного зародыша, предшествует мейоз. Благодаря этому точно установлено, что ядра всех клеток, составляющих споры миксоспоридий, гаплоидны, что в свою очередь указывает на наличие у миксоспоридий гетерофазного жизненного цикла с чередованием гапло- и диплофазы (Шульман, Подлипаев, 1980; Успенская, 1982б, 1982г, 1984). Мы считаем, что результаты работы А. В. Успенской наиболее близки к истинному положению вещей, и в принципе принимаем ее трактовку жизненного цикла, несмотря на расхождение наших взглядов в отношении некоторых деталей (см. с. 101–110).

Как видно из вышеизложенного, изучение ядер позволило составить более или менее правильное представление о жизненном цикле миксоспоридий. Но как раз в оценке ядер возникали и продолжают возникать наибольшие трудности. Именно поэтому мы включили подробный анализ ядер в главу о жизненном цикле.

3.2. Специализация и процесс деления ядер

Ядра миксоспоридий как в вегетативных стадиях, так и в спорах отличаются большим разнообразием. Их размеры варьируют от 1 до 6 мкм. Все они относятся к группе типичных пузырьковидных ядер (Райков, 1967, 1978). Типичная ядерная оболочка состоит из двух мембран толщиной 7.5 нм, разделенных перинуклеарным пространством. Число ядерных пор сравнительно невелико. В них на тангенциальных срезах иногда наблюдались аннулюсы[1] (Успенская, 1984). Ядра богаты кариолимфой, как правило, содержат большое, эксцентрично лежащее ядрышко и расположенный по периферии в виде сгущения хроматин. Ядрышко богато РНК. Оно не красится по Фёльгену. После обработки РНК-азой не окрашивается галлодианином – хромовыми квасцами, но очень хорошо окрашивается на пиранин метиловым зеленым. Под электронным микроскопом заметны микрофибриллы и гранулярные компоненты (Успенская, 1984). У некоторых видов отмечается наличие хроматина и в ядрышке (кариосоме), например у *Henneguya otolithi* (Ganapati, 1988) и *Ceratomyxa blennius* (Noble, 1941b, 1941c, 1943). По мнению ряда исследователей, ядрышко кроме своих основных функций может принимать участие и в формировании центриоли.[2] В одних случаях, как например у *C. menae*, на построение центриоли идет все ядрышко (Georgévitch, 1929). Более часто центриоли образуются из небольшой части ядрышка, которая от него отпочковывается, например у *Myxobolus pfeifferi* (Keysselitz, 1908a) или *Myxidium gadi* (Georgévtch, 1937a). Во всех этих случаях образуются две центриоли, которые расходятся к разным полюсам ядра или во время образования хромосом, или сразу после метафазы. Центриоли часто могут быть абортивными. Так, у *Ceratomyxa menae* и *C. blennius* они разрушаются к моменту образования хромосом (Georgévitch, 1935a). Между двумя центриолями при делении часто образуется центродесмоз (Аверинцев, 1909; Georgévitch, 1935a, 1937a). При этом у *C. drepanopsettae*, по Аверинцеву, центродесмоз между двумя разошедшимися в противоположные стороны ядра полулунными центриолями образуется еще под ядерной оболочкой. Бремер (Bremer, 1922) считает, что центриоли способствуют расхождению дочерних хромосом при митозе ядер у *Myxidium lieberkuehni*.

У *Ceratomyxa blennius* во время анафазы хотя и образуются 2 группы по 4 хромосомы, но полного разделения не происходит. Поэтому во многих стадиях деления видны 8 хромосом. По данным Георгевича (Georgévitch, 1916b, 1917d), у *Ceratomyxa herauardi* при делении ядер наблюдается особая фаза „промитозис", во время которой происходит деление ядрышка, но без образования центриолей. Этот же автор (Georgévitch, 1936a, 1936b) наблюдал у *Zschokkella rovigensis* слияние хромосом гаплоидных ядер амебоидного зародыша с ядрышками. Сходную картину наблюдал Нобль (Noble, 1943) у *Myxidium gasterostei*. Он считает, что, поскольку ядрышко хотя бы частично образуется из материала хромосом в телофазе (Noble, 1941b, 1941c), можно ожидать, что оно в свою очередь дает часть своего вещества новым хромосомам при митозе. По данным Георгевича (Georgévitch, 1937a), при делении диплоидных ядер на стадии поздней анафазы хромосомы могут сливаться попарно в более крупные глыбки. Благодаря этому создается ложное впечатление гаплоидности. Более или менее типичная картина митоза генеративного ядра дана на рис. 106 и 107.

[1] Аннулюс – центральная электронно-плотная гранула, иногда располагающаяся в ядерной поре. Может соединяться фибриллами с 8 округлыми (аннулярными) субъединицами, расположенными в ободке поры.

[2] Все эти малоправдоподобные данные нуждаются в серьезной проверке. Именно поэтому мы считаем необходимым заострить на них внимание.

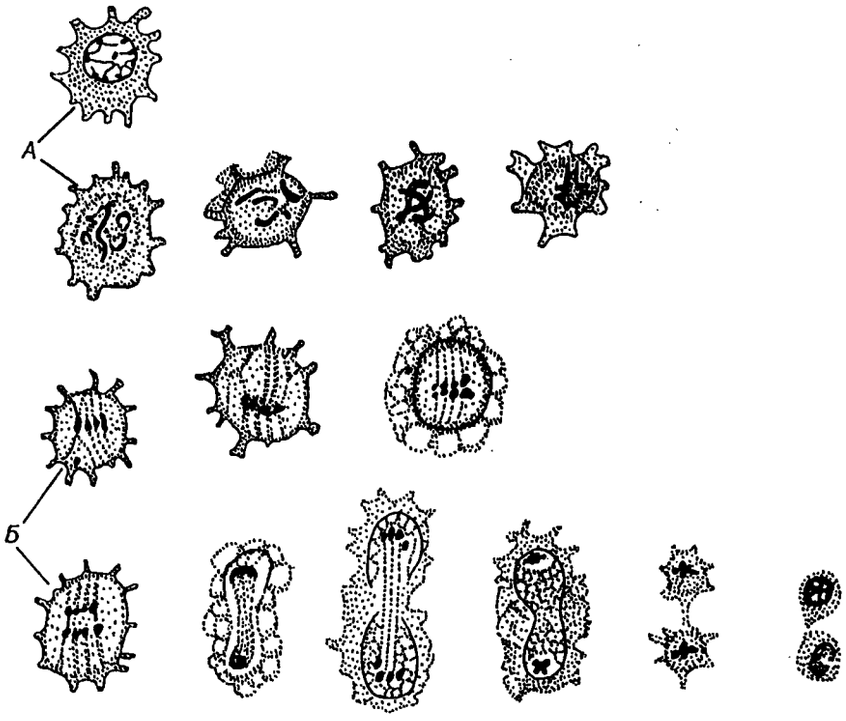


Рис. 106. Деление генеративного ядра *Ortholinea polymorpha* (из: Kudo, 1944).

А – хромосомы в генеративном ядре, *Б* – расхождение хромосом.

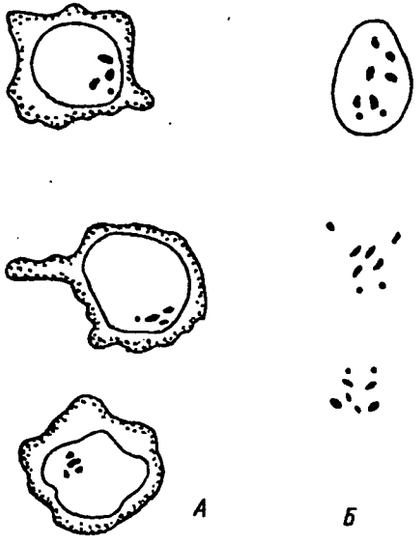


Рис. 107. Деление генеративного ядра (рисунок С. С. Шульмана и В. Н. Семенович).

А – хромосомы в ядре генеративной клетки, *Б* – расхождение хромосом (окраска уксуснокислым кармином).

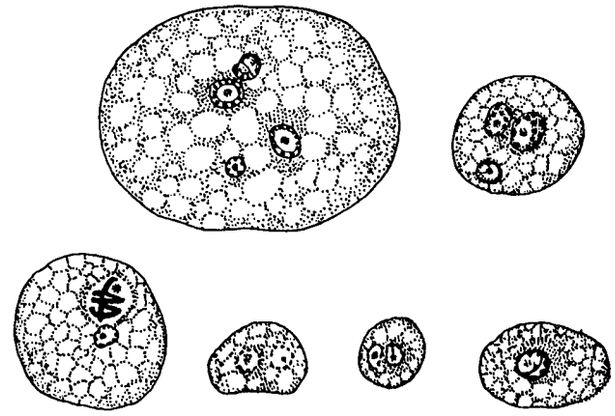


Рис. 108. Развитие плазмодия *Ortholinea polymorpha* (из: Kudo, 1944).

В подавляющем числе случаев в диплоидных ядрах содержатся 4 хромосомы. Только в трех случаях было отмечено 6 хромосом: у *Sinuolinea dimorpha* (Davis, 1916), *Sphaeromyxa sabrazesi* (Belâr, 1926), *Myxobolus nemachili* (Weiser, 1949b, 1949c). Навий (Naville, 1930) обнаружил в ядрах *Sphaeromyxa sabrazesi* только 4 хромосомы, а мы выявили то же число хромосом в ядрах *Myxobolus nemachili*. Не исключена возможность того, что проверка третьего вида даст те же результаты. Во всяком случае иное, чем 4, число хромосом у миксоспоридий – чрезвычайно редкое явление.

При исследовании под световым микроскопом ядер *Myxidium lieberkuehni* на всех этапах жизненного цикла среди нескольких сотен просмотренных ядер, содержащих 4 хромосомы, в трех случаях было обнаружено 6 хромосом (Шульман, Семенович, 1973).

По-видимому, это результат аномалии, или мы застали ядра в такой момент митоза, когда из 8 хромосом 2 оказались незамеченными из-за наложения друг на друга.

В морфологическом очерке уже отмечалось, что в плазмодиях встречаются 2 типа хорошо различающихся ядер – вегетативные и генеративные. Однако у отдельных видов они отличаются друг от друга по-разному. Так, например, у *Ortholinea polymorpha* генеративные ядра крупнее вегетативных (Kudo, 1946; рис. 108). То же отмечалось для *Myxidium perniciosum*, *M. lieberkuehni*, *Sphaeromyxa elegini*, *Myxobolus exiguus* и ряда других видов (Шульман, Семенович, 1973; Успенская, 1975б, 1979а; Siau, 1977).

С другой стороны, у *Myxosoma ovalis* вегетативные ядра крупнее генеративных (Davis, 1923). То же отмечалось для *Agarella gracilis* (Dunkerly, 1925). У *Leptotheca ohlmacheri* генеративные и вегетативные ядра сначала одинаковые, а затем генеративные ядра становятся более крупными (Kudo, 1922). Обычно для вегетативных ядер характерно отсутствие или слабое развитие периферического хроматина. Они слабее окрашиваются гематоксилином по Гейденгайну. В одних случаях (*Myxosoma ovalis*) ядрышко у вегетативных ядер крупнее и при этом сильнее окрашивается эозином, в других – оно меньших размеров (*Leptotheca ohlmacheri*) или вообще отсутствует (*Sinuolinea polymorpha*). Иногда различие в характере окраски между ядрами этих двух типов может проявляться еще сильнее. Так, у *Leptotheca ohlmacheri* вегетативные ядра окрашиваются по Гимза в светло-розовый цвет, а их кариосома в светло-голубой, в то время как у генеративных ядер и хроматиновые гранулы, и кариосома – в темно-красный. У *Myxidium lieberkuehni* генера-



Рис. 109. Конечный этап деления генеративной клетки (из: Desser et al., 1983b) (ув. 13 800).

En — ядро, *Br* — мостик между клетками, *Mi* — митохондрии.

тивные ядра заметно ярче окрашиваются по Фёльгену, чем вегетативные (Шульман, Семенович, 1973). Число такого рода примеров можно было бы увеличить. К этому следует добавить, что различия неодинаково проявляются на последовательных этапах жизненного цикла: на ранних – слабее, на более поздних – сильнее (Kudo, 1922, 1946; Davis, 1923; Noble, 1941b, 1941c; Шульман, Семенович, 1973). По-видимому, основные отличия вегетативных и генеративных ядер – функциональные. Эти функциональные различия у тех или иных видов миксоспоридий имеют неоднозначное морфологическое проявление.

Дифференцировка на разные типы ядер наступает в вегетативных формах на самых ранних этапах их существования. У *Ceratomyxa*, *Leptotheca* и у представителей некоторых других родов, обладающих мелкими плазмодиями, она начинается с первых же делений ядра зиготы (Noble, 1941b, 1941c, 1944; Yamamoto, Sanders, 1979, и др.). У видов с более крупными плазмодиями дифференцировка ядер может задержаться на 2–3 деления. Сио (Siau, 1977) наблюдал ее в 9–12-ядерных плазмодиях *Myxobolus exiguus*, выращиваемых на искусственной среде. Успенская (1969) установила эту дифференцировку на червеобразных плазмодиях *Myxidium gasterostei*, содержащих немногим более десятка ядер. Однако и в этих случаях, по-видимому, возможны исключения. При исследовании молодых плазмодиев *Myxidium lieberkuehni* из молодых щук мы (Шульман, Семенович, 1973) часто встречали 4-, 6- и даже 8-ядерные плазмодии с недифференцированными ядрами. В то же время в некоторых плазмодиях с тем же количеством ядер имелись не только генеративные клетки и вегетативные ядра, но и сформировавшиеся споры. В общем генеративные ядра меньше отличаются от исходных недифференцированных ядер. Самым существенным их отличием является способность к обособлению вокруг себя собственной цитоплазмы, т. е. к целлюляризации. В свою очередь одной из основных отличительных черт вегетативных ядер следует считать отсутствие у них такой способности.

Вторым существенным отличием генеративных ядер от вегетативных служит характер их деления. Вегетативные ядра дают только себе подобных, в то время

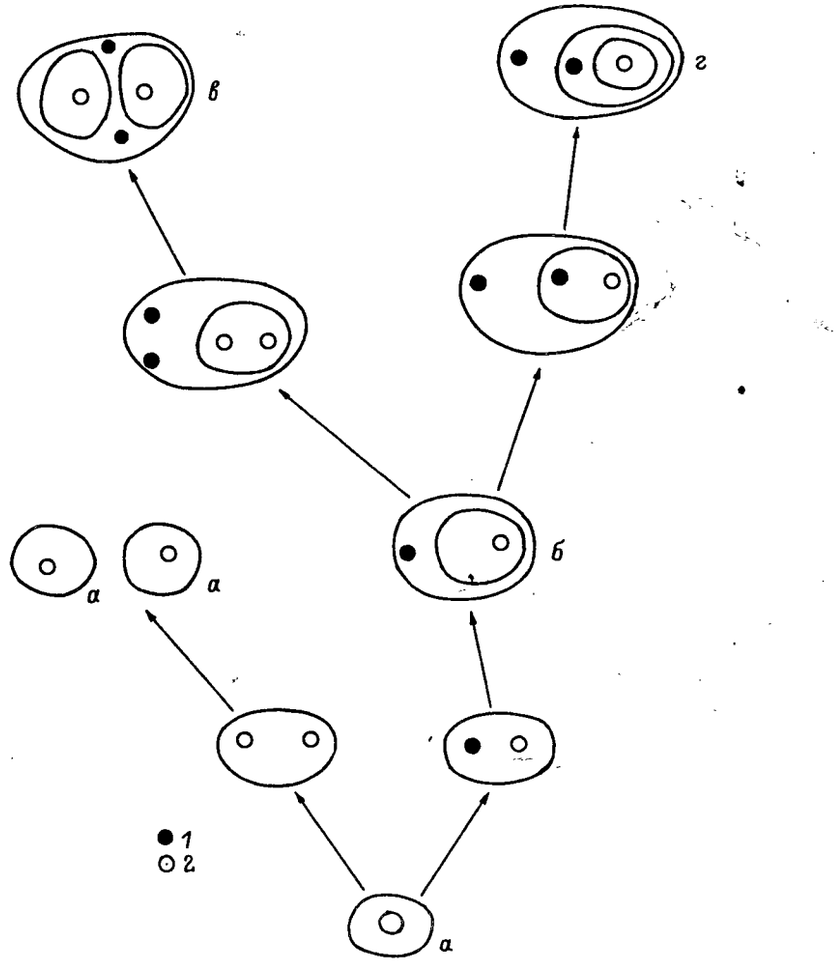


Рис. 110. Схема типов деления генеративной клетки.

а — генеративная клетка, *б* — монобластический панспоробласт, *в* — дибластический панспоробласт, *г* — „лобоцит". *1* — вегетативное ядро, *2* — генеративное ядро.

как у генеративных ядер можно различить два типа деления. В одном случае они делятся на два генеративных ядра (рис. 109).[3] При таком делении возникают две генеративные клетки (рис. 110). Во втором случае внутри генеративной клетки в результате деления генеративного ядра возникает новое генеративное ядро, а также вегетативное ядро. При этом внутри материнской генеративной клетки обособление собственной цитоплазмы происходит лишь вокруг одного ядра – генеративного. Возникает шаровидная клетка определенного диаметра. Поскольку в этот процесс целлюляризации вовлекается не вся цитоплазма материнской генеративной клетки, вновь возникшая генеративная клетка оказывается в той или иной степени (в зависимости от количества цитоплазмы) окруженной оставшейся цитоплазмой, в которой находится вегетативное ядро (рис. 110). Возникает ложная картина захвата одной клетки другой (рис. 35; 48; 111).

[3] Нам кажется, что Дессеру с соавт. (Desser et al., 1983b) удалось наблюдать под электронным микроскопом последние этапы такого деления (рис. 109).

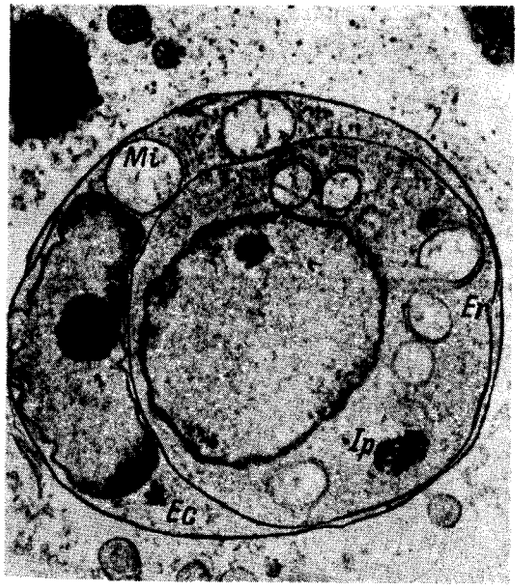


Рис. 111. Монобластический панспоробласт *Thelohanellus nikolskii* (ув. 11 700) (из: Desser et al., 1983b).

Er – эндоплазматический ретикулум, *Mi* – митохондрии, *Ec* – клетка панспоробласта, *Ip* – включения.

Третьим важнейшим отличием генеративных ядер от вегетативных является их способность к превращению в споробласт – клетку, которая в результате многократного деления (как митотического, так и мейотического), сопровождающегося специализацией клеток, превращается в спору.

Успенская (1975–1984) установила, что у вегетативных ядер крупных плазмодиев *Sphaeromyxa elegini* и *Myxidium perniciosum* плоидность вегетативных ядер колеблется от 2 до 8 (в среднем 4). Мы (Шульман, Семенович, 1973) наблюдали тетраплоидию (т. е. 8 хромосом) у вегетативных ядер *Myxidium lieberkuehni*. Будущие исследования покажут, насколько широко распространено это отличие вегетативных ядер среди других видов миксоспоридий. Характерной чертой вегетативных ядер является, по-видимому, ранняя специализация, направленная на обслуживание вегетативных функций трофозоита миксоспоридий. О большой роли вегетативных ядер во время спорогенеза свидетельствует, в частности, связь их оболочки с рулонами шероховатого эндоплазматического ретикулума (Успенская, 1969, 1984). Отличие вегетативных ядер связано со стабилизацией активности какой-то части генов (Райков, 1978). Вероятно, увеличение количества ядер и их полиплоидизация способствуют интенсификации их функции (Успенская, 1976а, 1984). В процессе своей деятельности вегетативные ядра отмирают. По нашим наблюдениям, вегетативные ядра у молодых небольших плазмодиев *Myxidium lieberkuehni* сравнительно быстрее, чем у старых, теряют ДНК и редуцируются, что, возможно, связано с интенсивным ростом плазмодиев.

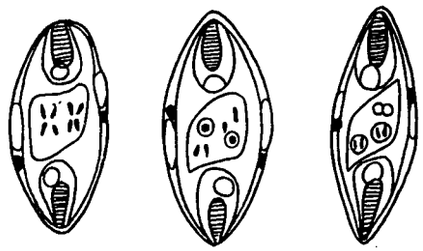
Что касается генеративных клеток, то их полная специализация, по нашему мнению, наступает лишь в том случае, когда они превращаются в споробласт. До этого момента их ядра аналогичны или очень близки к неспециализированным ядрам, от которых их в основном отличает способность к целлюляризации.

О ядрах клеток, составляющих спору, мы будем говорить в соответствующем разделе.

Упоминая о митозе, мы уже отмечали разноречивость данных разных авторов о ходе этого процесса. Отчасти это связано с неполнотой и недостаточной точностью наблюдений очень мелких ядер и хромосом под световым микроскопом. Однако весьма вероятна возможность большого разнообразия не только в строении ядер, но и в деталях их деления. Лишь в некоторых случаях на базе ядрышка возникают образования, исполняющие роль центриоли. В большинстве же работ, проведенных на светооптическом уровне, митоз у ядер миксоспоридий рассматривается как внутриядерный и ацентрический (Keysselitz, 1908a; Schröder, 1912; Tuzet, Ormières, 1957, и др.).

Ряд авторов (Auerbach, 1911a; Mavor, 1916b; Kudo, 1920, 1926, 1944; Bremer, 1922;

Рис. 112. Редукционное деление *Myxidium gadi* по Георгевичу (из: Georgévitch, 1937a).



Davis, 1923; Debaisieux, 1925a; Naville, 1927, 1928a, 1930, и др.) указывали на наличие у некоторых ядер миксоспоридий амитотического деления. Однако уже Нобль (Noble, 1941a, 1941b, 1941c, 1944) отмечал, что наблюдаемые им ядра были столь малых размеров, что различить образование хромосом можно было бы лишь в том случае, если б они далеко отстояли друг от друга. Это заставляет его сомневаться в существовании амитоза у миксоспоридий, с чем нельзя не согласиться.

Что касается редукционного деления, т. е. мейоза, то и здесь пока нет еще полной ясности. Так, Нобль (Noble, 1941a, 1941b, 1941c, 1944) утверждает, что он наблюдал обычное для большинства животных редукционное деление ядер, при котором хромосомы, не делясь, распределяются на две группы. При этом каждое ядро получает половинный набор хромосом.

Другими авторами на *Myxidium gadi*, *Myxobolus pfeifferi*, *Zschokkella rovigensis* (Georgévitch, 1923, 1936a, 1936b, 1937a) и на *Leptotheca macrospora* (Kalenscher, 1926) была описана иная форма редукционного деления, при которой происходит потеря хромосом. Этот процесс заключается в том, что при последнем делении каждое ядро получает диплоидный набор хромосом (4), как и при обычном митотическом делении. Однако в дальнейшем из них только 2 пары окружаются ядерной оболочкой, в то время как остальные две резорбируются в цитоплазме (рис. 112). Судя по описанию Аверинцева (1909), такое же явление наблюдается у *Ceratomyxa drepanopsettae*.

Наблюдения Нобля несомненно более правдоподобны. Однако настораживает тот факт, что он указывает мейоз у ядер амебоидного зародыша, в то время как работами Успенской с полной достоверностью установлено, что мейоз происходит в более ранние сроки.

[1] Вызывает недоумение сообщение Сио (Siau, 1979) о том, что ему удалось обнаружить под электронным микроскопом синаптонемальные комплексы[4] в ядрах одноядерных клеток. По его мнению, эти клетки, образующие скопления, – или амебоидные зародыши, или их потомки, возникшие в результате шизогонии амебоидного зародыша. Таким образом, снова воскрешается представление о наличии мейоза и соответственно полового процесса до образования панспоробластов, в то время как светооптические (подсчет хромосом) и цитофотометрические исследования показывают полное отсутствие гаплоидных ядер с момента превращения амебоидного зародыша в зиготу. Приводимые Сио изображения имеют очень малое увеличение и поэтому не дают четкой картины синаптонемальных комплексов. Кроме того, Успенская (1984) справедливо предполагает, что Сио, рассматривая паразитов, взятых с жаберных лепестков, скорее всего должен был иметь дело не со скоплениями амебоидных зародышей, а с клетками стадий деления споробласта.

Итак, мы в настоящее время не имеем точного представления о мейозе у миксоспоридий. Следует отметить, что не только мейоз, но и процесс митотического деления ядер миксоспоридий почти не наблюдается под электронным микроскопом, на что указывают Лом (Lom, 1969a) и Грассэ и Лаветт (Grassé, Lavette, 1978a,

[4] Синаптонемальный комплекс – комплекс элементов, соединяющий конъюгирующие гомологичные хромосомы во время мейоза.

1978b). Последние приводят лишь один снимок веретена деления. Второе изображение веретена приводит Успенская (1982б, 1982г, 1984). Эту картину она пока, на наш взгляд, бездоказательно считает образованием редукционного тельца в процессе мейоза.

Более обоснованна ее критика в адрес Грассэ и Лаветт (Grassé, Lavette, 1978a, 1978b), предполагающих наличие амитоза. По ее мнению, указанные авторы имели дело с часто встречающимися у миксоспоридий аномалиями в развитии ядер.

Из этого обзора видно, что если в отношении ядер у миксоспоридий наметилась какая-то ясность, то процессы деления, как митотического, так и редукционного, нуждаются еще в серьезной разработке.

3.3. Общее описание жизненного цикла

3.3.1. Рост и бесполое размножение

В настоящее время большинство авторов сходятся на мнении, что заражение рыб миксоспоридиями происходит только путем заглатывания спор. Этот путь заражения был хорошо установлен и прослежен рядом исследователей (Thélohan, 1895; Doflein, 1898, 1899, 1901; Auerbach, 1910a, 1910c, 1910e, 1912b, 1912c; Kudo, 1922). Позднее было проведено экспериментальное заражение *Fundulus diaphanus* миксоспоридией *Myxosoma subthecalis* (Bond, 1939a), радужной форели – *Myxosoma cerebralis* (Успенская, 1955а, 1955б, 1978б; Taylor, Lott, 1978; Prihoda, 1981), золотого карася – *Sphaerospora cyprini* (Ahmed, 1973). Целую серию опытов по заражению щуки, плотвы, леща и гуппи провел Юнчис (1984а, 1984б). Несмотря на это, Митчел (Mitchell, 1977) сомневается как в чистоте опытов, так и в том, что заражение путем заглатывания зрелых спор является единственным способом заражения рыб миксоспоридиями. Причиной этому послужили неудачи с заражением *Myxosoma cerebralis* per os, а также находка *M. cerebralis* у личинки форели, сохранившей еще желточный мешок (Hoffman, Putz, 1971). Предполагается, что заражение этой рыбы могло осуществиться прямо через эпителий жабр или поверхность жаберной полости (Hoffman, Putz, 1971). Однако отрицательные результаты при заражении могли произойти в результате воздействия неучтенных экспериментатором факторов, например использования несозревших спор, иного режима питания и т. п.

С другой стороны, проглотить спору могла и рыба с не до конца резорбированным желточным мешком, ибо в это время она уже начинает питаться самыми мелкими объектами. Попытка заразить рыбу путем инъекции спор *M. cerebralis* в мускулатуру и полость тела форели не дала положительных результатов (Hoffman et al., 1962; Schäfer, 1968). Таким образом, никаких серьезных доводов в пользу существования иного пути заражения пока еще нет. При попадании спор в желудок рыбы начинается подготовка амебоидного зародыша к выходу из споры; амебоидный зародыш *Myxidium bergense* округляется, уменьшаясь в размерах настолько, что не соприкасается со стенками створок (Auerbach, 1910; рис. 113). У некоторых амебоидных зародышей при этом происходит слияние двух ядер с образованием синкариона, протекающее по типу ацитогамной аутогамии. При попадании споры в кишечник выстреливаются стрекательные нити, раскрываются створки и амебоидный зародыш выходит наружу. Этот процесс у *M. bergense* вызывается действием желчи (Auerbach, 1910c), у *Chloromyxum leydigi* – действием сначала желудочного сока, а затем желчи (Erdmann, 1911), у *Sinuolinea dimorpha* (Davis, 1916) и *Ceratomyxa herouardi* (Georgévitch, 1917b) – желудочного сока хозяина, у *Leptotheca ohlmacheri* – кишечного сока (рис. 106, 108, 126) (Kudo, 1922). По сообщению Юнчиса (1984а, 1984б), у каждого вида миксоспоридий экструзия полярных капсул происходит в строго определенном для него месте кишечника.

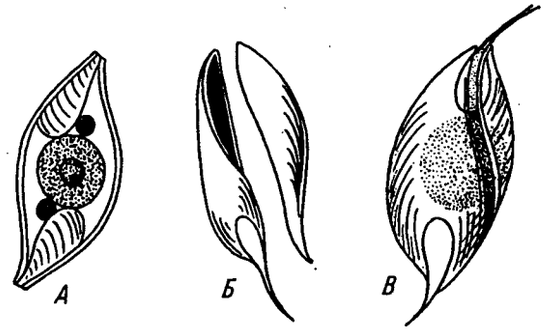


Рис. 113. Споры *Myxidium bergense* (из: Auerbach, 1910c).

А – споры после пребывания в желудке сайды (*Polachius virens*); *Б* – пустые створки из кишечника; *В* – раскрывшаяся спора из кишечника, незадолго до выхода амебоидного зародыша.

Вышедшие амебоидные зародыши имеют размеры от 3 до 5 мкм (рис. 114). Подавляющее большинство их уже одноядерные. У остальных слияние ядер происходит уже после выхода из споры. Так, было отмечено, что у *L. ohlmacheri* к моменту раскрытия створок происходит только слияние цитоплазмы двух амебоидных зародышей. Слияние ядер наступает заметно позже (более чем через 22 ч после выхода, – Kudo, 1929). По-видимому, момент слияния ядер амебоидного зародыша может не совпадать не только у различных видов, но и у представителей одного вида. В дальнейшем амебоидные зародыши миксоспоридий, паразитирующих в желчном пузыре, направляются по желчному протоку к месту своего паразитирования, но тут данные разных авторов несколько расходятся. Штемпель (Stempell, 1919), наблюдавший за жизненным циклом *Ceratomyxa coris*, отмечал, что амебоиды непосредственно переходят к паразитированию в желчном пузыре, прикрепляясь к его эпителиальной стенке. В противоположность ему Ауэрбах (Auerbach, 1910c) наблюдал у *Myxidium bergense* и *Zschokkella hildae* внедрение амебоидного зародыша в клетки эпителия желчного пузыря и желчного протока

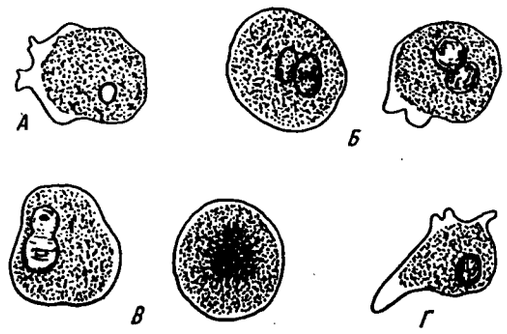


Рис. 114. Амебоидный зародыш *Myxidium bergense* из кишечника сайды (из: Auerbach, 1910c).

А – живой амебоидный зародыш, *Б* – окрашенный двуядерный амебоидный зародыш, *В* – слияние двух ядер амебоидного зародыша, *Г* – одноядерный амебоидный зародыш.

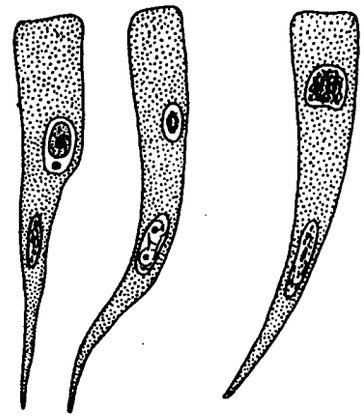


Рис. 115. Эпителиальные клетки желчного пузыря сайды, зараженные амебоидным зародышем *Myxidium bergense* (из: Auerbach, 1910c).

(рис. 115). Здесь зародыш проводит некоторое время без заметных изменений размеров, затем выходит обратно в полость желчного пузыря, увеличивается в размерах до 7.2–8 мкм, после чего начинается обычное развитие плазмодия.

В тех случаях, когда миксоспоридии паразитируют в любом другом органе, амебоидный зародыш по выходе из споры внедряется в эпителий кишечника, затем проникает в кровяное или лимфатическое русло и с током крови или лимфы достигает нужного ему органа. Здесь паразитированию в тканях или в полостях может предшествовать внедрение зародышей в клетки, например *Myxobolus nemachili* – в мышечное волокно (Weiser, 1949a), *Sphaerospora* sp. и *S. cyprini* – в эпителиальные клетки мочевых канальцев (Lom, Dykova, 1981a). Внедрение в клетки наблюдалось также у *Hoferellus cyprini* и др. видов.

Естественно, что все эти процессы удлиняют сроки перехода к непосредственному паразитированию в соответствующем данному виду органе. Именно поэтому от момента заражения рыбы миксоспоридией до появления вегетативных форм в инвазированном органе проходит определенный срок, иногда довольно длительный. Так, при заражении рыбы *Myxosoma cerebralis* первые признаки вертежа появляются лишь на 18-е сутки (Успенская, 1955а, 1959, 1978б), а плазмодии *Ceratomyxa shasta* появляются в кишечнике лососевых уже на 7-е сутки после помещения рыбы в воду, содержащую споры (Yamamoto, Sanders, 1979). Однако следует помнить, что *C. shasta* – тканевой паразит и для попадания его в другие органы необходимо еще дополнительное время. Вообще, вопрос о продолжительности первых стадий жизненного цикла пока еще разработан слабо ввиду небольшого числа экспериментальных заражений.

Развитие плазмодиев происходит в общем по одному плану, хотя и с самыми разнообразными вариациями. В самом простом случае (некоторые *Leptotheca*, *Ceratomyxa* и др.) ядро зиготы – синкарион, образовавшийся в результате слияния двух ядер амебоидного зародыша, претерпевает деление, как правило неравное. Обычно большее ядро становится вегетативным, меньшее (чаще более компактное) – генеративным. Это ядро делится еще раз, в результате чего возникает плазмодий с одним вегетативным и двумя генеративными ядрами (*Ceratomyxa coris, C. blennuis, C. maenae, C. herauardi, Leptotheca ohlmacheri* и др.). В ряде случаев делится и вегетативное ядро, в связи с чем образуется четырехъядерный плазмодий (*Ceratomyxa drepanopsettae, C. longispina* и др.). В этих трех- или четырехъядерных плазмодиях 2 генеративных ядра превращаются в споробласты, из которых в конечном итоге образуются споры. Обычно же образованию спор предшествует бесполое размножение. Заметно реже встречаются моноспоровые плазмодии с 1 генеративной клеткой и 2 вегетативными ядрами. В этом случае в плазмодии образуется лишь 1 спора.

Многоядерный характер плазмодиев миксоспоридий и особенности их жизненного цикла наложили свой отпечаток и на бесполое размножение этих животных. Хотя многие авторы применяют в отношении миксоспоридий термин шизогония, однако, как справедливо отметил Нобль (Noble, 1944), настоящая шизогония, т. е. множественное деление ядер, за которым следует обособление вокруг них цитоплазмы и образование такого же количества шизонтов, у миксоспоридий встречается очень редко.

В подавляющем большинстве случаев бесполое размножение у миксоспоридий начинается с увеличения числа вегетативных ядер и генеративных клеток, которое не сопровождается соответствующим делением цитоплазмы плазмодия. Этому процессу Нобль дал название „нуклеогония".[5] Деление цитоплазмы плазмодия в той или иной степени запаздывает. В этом случае при большем числе генератив-

[5] Термин „нуклеогония" нельзя признать удачным, ибо наряду с увеличением числа вегетативных ядер идет и умножение числа генеративных клеток.

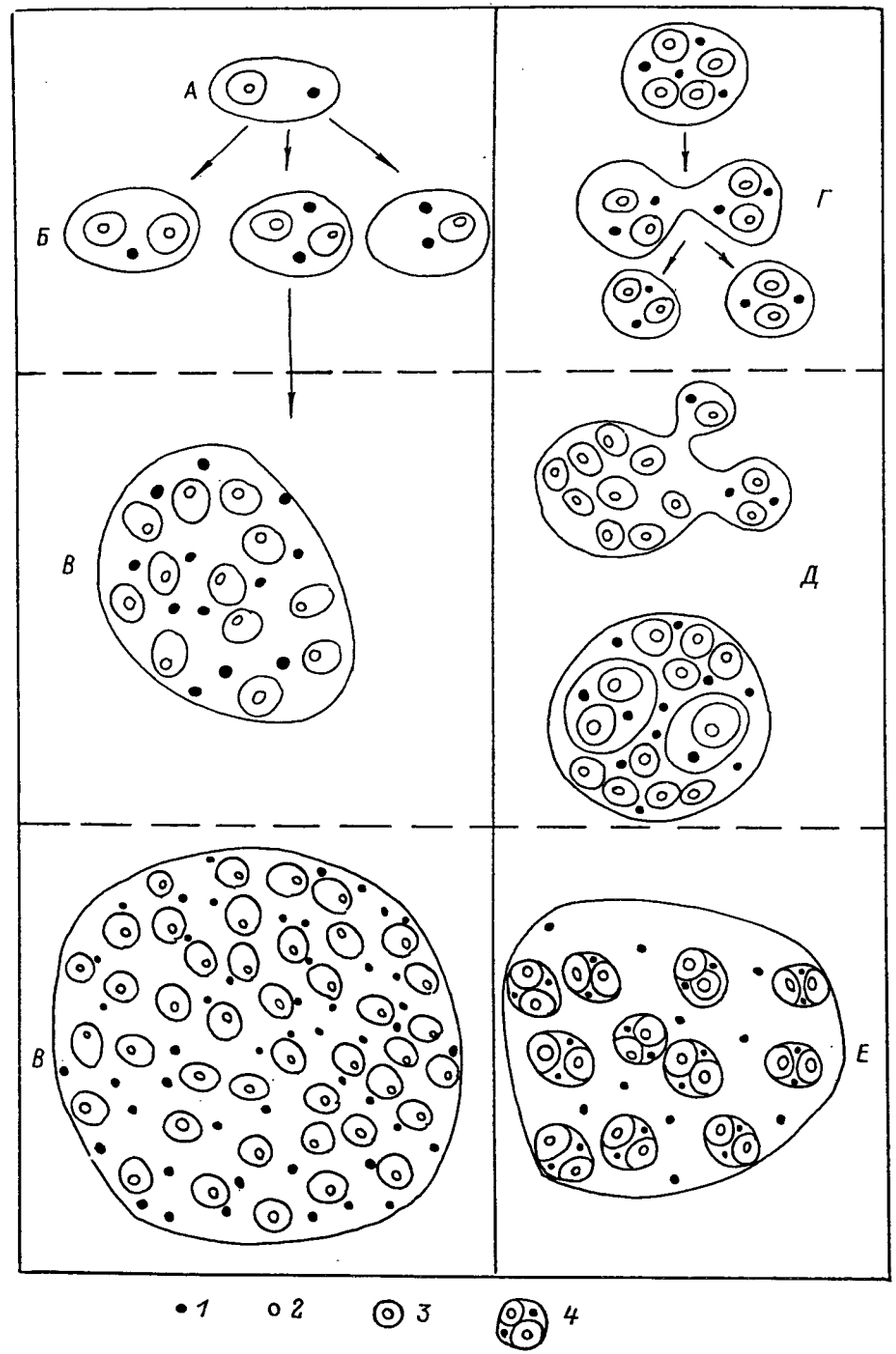


Рис. 116. Схема различных типов бесполого размножения миксоспоридий (Шульман, 1966).

А – 2-ядерная вегетативная форма, *Б* – 3-ядерная (дибластическая и монобластическая) и 4-ядерная монобластическая вегетативная формы, *В* – многоядерные полибластические вегетативные формы, *Г* – плазмотомия вегетативных форм, *Д* – почкование (наружное и внутреннее), *Е* – образование панспоробласта. *1* – вегетативные ядра, *2* – генеративные ядра, *3* – генеративная клетка, *4* – панспоробласт.

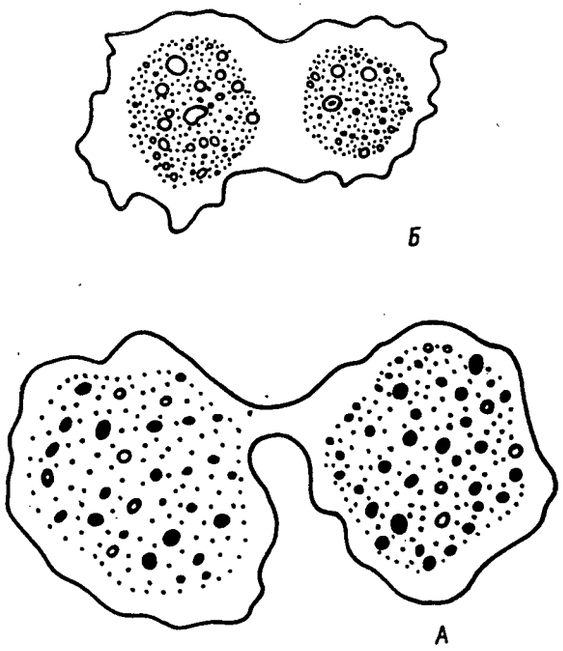


Рис. 117. Процесс плазмотомии.

А – *Sphaeromyxa balbiani* (из: Georgévitch, 1916a), *Б* – у *Myxidium lieberkuehni* (из: Bremer, 1922).

ных ядер в плазмодиях образуется большее число споробластов. Вследствие этого плазмодий становится многоспоровым. В большинстве случаев бесполое размножение плазмодиев на этом не заканчивается. За нуклеогонией следует деление цитоплазмы плазмодия. В простейшем варианте многоядерный плазмодий делится на более мелкие многоядерные. Этому процессу было дано название плазмотомии (Doflein, 1898). В результате либо сразу, либо путем повторного деления ядер образуется 3-, 4-, реже многоядерные плазмодии (рис. 116, *Г*; 117).

При сильном росте вегетативных стадий нуклеогония заметно опережает деление цитоплазмы. В этом случае преобладает почкование – наружное или внутреннее (рис. 116, *Д*; 118). В почках может находиться от 1 до 4 и даже более ядер. В случаях, когда число ядер в почках меньше 3, оно увеличивается путем дополнительного деления ядер. Почки, образовавшиеся путем наружного почкования, легко отделяются от материнского плазмодия. Что касается внутренних почек, то их высвобождение может произойти только путем разрыва материнской особи. Как показывают наблюдения над *Chloromyxum leydigi* (Erdmann, 1917a, 1917b) и *Myxidium rhodei* (Кашковский, 1966; Шульман, 1966), материнские плазмодии могут при этом отмирать. Такие процессы плазмотомии и почкования могут многократно повторяться. Принципиальной разницы или какой-нибудь преемственности между внутренним и наружным почкованием нет. Они могут встречаться у одного и того же вида. Обычно отпочковываются 3- или 4-ядерные почки, иногда 2- и даже 1-ядерные, которые потом все-таки становятся 3- или 4-ядерными. В ряде случаев могут образовываться и более многоядерные (полибластические) почки (рис. 119). Строго говоря, такого рода почкование не имеет принципиальных отличий от плазмотомии. Все различия сводятся к большей разнице в размерах между отделяющимися друг от друга участками плазмодия.

Само собой разумеется, что такой процесс бесполого размножения приводит к усилению заражения хозяина – его аутоинфекции. Происходит, если вслед за Успенской (1982б, 1984) применить терминологию Догеля (1941), агломерация паразитов.

При еще большем увеличении размеров плазмодиев (большинство представителей подотряда Platysporina, роды *Sphaeromyxa*, *Auerbachia*, *Meglitschia*, некоторые *Myxidium*, *Chloromyxum*) процесс бесполого размножения претерпевает новое усложнение. Образовавшиеся внутри большого (иногда видимого невооруженным глазом) трофозоита внутренние 3- или 4-ядерные почки не покидают материнский организм и остаются в нем вплоть до образования спор. В этом случае почки превращаются в панспоробласты, в которых могут находиться 3, 4 и более ядер. Если в панспоробласте 2 соматических (вегетативных) и 1 генеративное ядро, то в нем образуется только 1 споробласт и в конечном итоге 1 спора. Если в панспоробласте 2 генеративных и 1 или 2 вегетативных ядра, в нем возникают 2 споробласта и соответственно 2 споры. Наконец, при большем числе генеративных ядер в панспоробласте соответственно образуется большее число спор. Таким образом, панспоробласты, подобно плазмодиям, могут быть моноспоровыми, диспоровыми и полиспоровыми (рис. 111; 116, *Е*), или, как их часто называют, монобластическими, дибластическими и полибластическими. Возникновение плазмодиев с панспоробластами нужно, по нашему мнению, рассматривать, как результат незавершенного внутреннего почкования. Здесь проявляется некоторая аналогия с возникновением многоядерности, которая также трактуется как незавершенное деление. На рис. 120 и 121 приведен классический пример образования и развития диспоровых плазмодиев и панспоробластов (Keysselitz, 1908a; Петрушевский, 1932б).

Следует, однако, оговориться, что, хотя все эти ступени перехода от простых малоспоровых трофозоитов к гигантским плазмодиям с миллионами панспоробластов кажутся хорошо отграниченными друг от друга, в природе такого резкого разделения не наблюдается. В отдельных родах или семействах миксоспори-

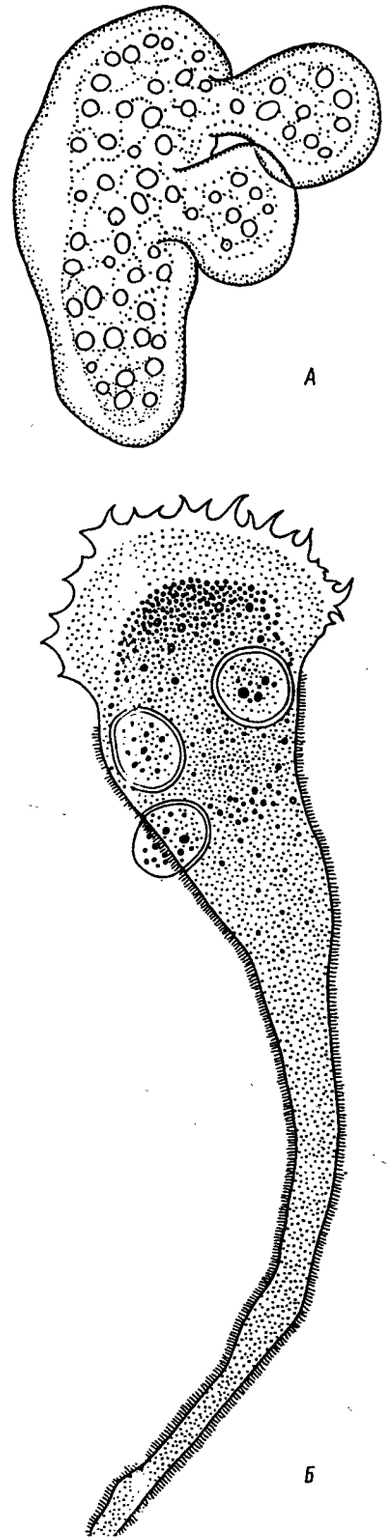
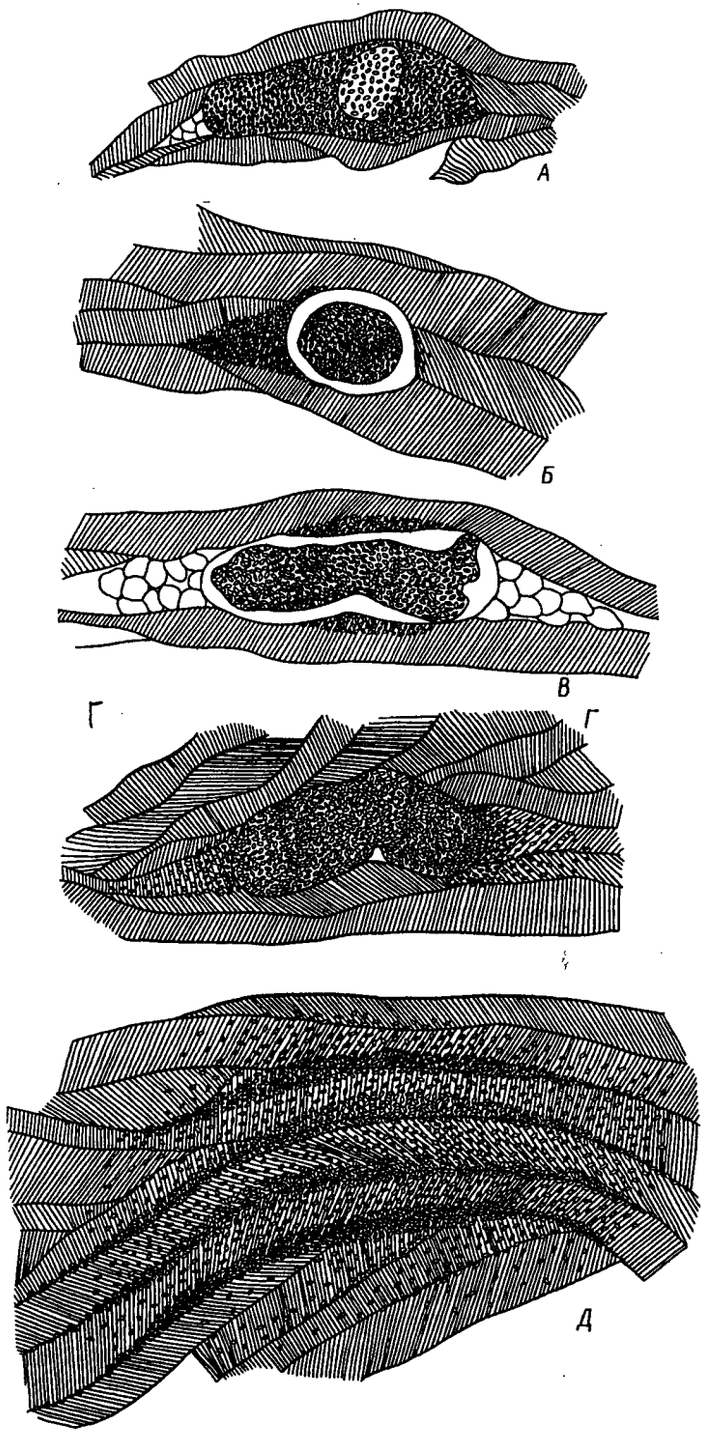


Рис. 118. Процесс почкования.

А – наружное почкование *Sphaerospora cyprini* (из: Шульман, 1966), *Б* – внутреннее почкование *Sinuolinea dimorpha* (из: Davis, 1916).



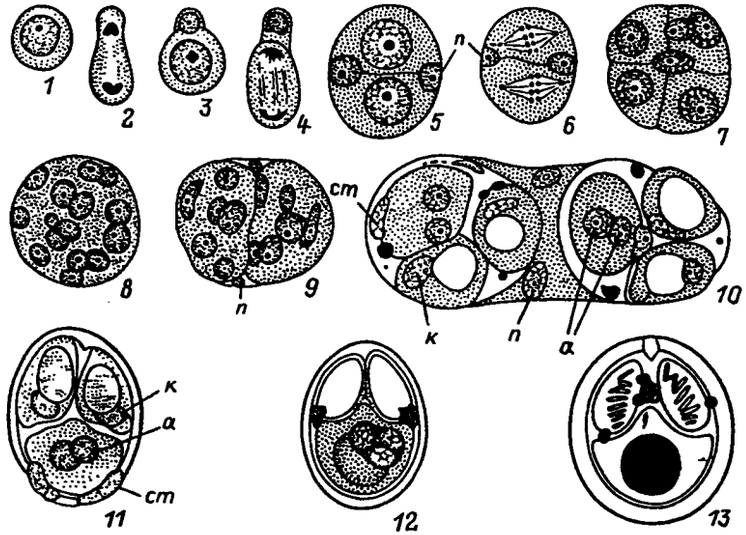


Рис. 120. Образование спор *Myxobolus pfeifferi* (из: Keysselitz, 1908a).

1 — одноядерная генеративная клетка, *2–10* — развитие панспоробласта (*2* — деление ядра генеративной клетки, *3* — 2-ядерная стадия, *4* — деление ядра споробласта, *5* — ядерная стадия, *6* — переход к 6-ядерной стадии, *7* — 6-ядерная стадия, *8* — 14-ядерная стадия, *9* — начало образования спор и редукции 2 остаточных ядер панспоробласта, *10* — формирование спор), *11* — незрелая спора с капсулогенными и вальвогенными ядрами, *12* — зрелая спора с редуцированными ядрами створок и полярных капсул, *13* — схема зрелой споры. *а* — ядра амебоидного зародыша, *к* — капсулогенные ядра, *ст* — вальвогенные ядра, *п* — остаточные ядра панспоробласта.

дий преобладают те или иные формы плазмодиев и типы бесполого размножения. Так, уже отмечалось, что у *Ceratomyxa* и *Leptotheca* преобладает бесполое размножение посредством плазмотомии. У ряда представителей родов *Chloromyxum*, *Myxidium* и др. наблюдаются полибластические плазмодии и бесполое размножение не только путем плазмотомии, но и посредством образования наружных или внутренних полибластических почек. У подавляющего большинства тканевых паразитов (почти все роды подотр. Platysporina и некоторые другие роды) и некоторых полостных (*Sphaeromyxa* и др.) происходит образование панспоробластов. Однако в ряде случаев у многих видов, например у *Myxidium lieberkuehni*, можно встретить и плазмотомию, и наружное и внутреннее почкование, и образование панспоробластов. По-видимому, все перечисленные типы бесполого размножения не имеют принципиальных отличий: последние в основном носят количественный характер и зависят от размеров вегетативных стадий и от большего или меньшего отставания деления цитоплазмы от нуклеогонии. Поэтому так легко осуществляется переход от одной формы бесполого размножения к другой. Мы видим, что все эти способы бесполого размножения принципиально отличаются от шизогонии, поскольку при этом полностью сохраняются многоядерность и многоклеточность. Что касается шизогонии, то, как уже отмечалось, она у миксоспоридий встречается редко, в связи с чем ее надо

Рис. 119. Внутреннее почкование у *Myxobolus pseudodispar* (из: Кашковский, 1966).

А — начало почкования; *Б–Г* — развитие внутренней почки, сопровождающееся разрушением материнского плазмодия; *Д* — полное разрушение и материнских и дочерних плазмодиев.

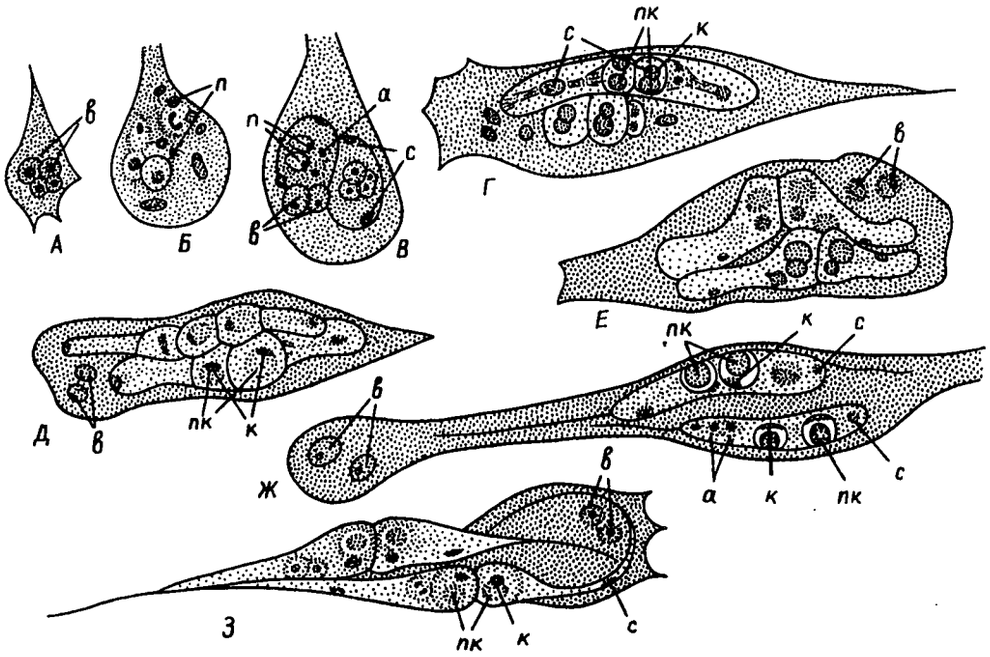


Рис. 121. Образование спор в плазмодии *Ceratomyxa longispina* (из: Петрушевский, 1932б).

А – 4-ядерная стадия (видны вегетативные ядра и генеративные клетки, превращающиеся в споробласт; *Б–В* – развитие споробласта; *Г–З* – различные этапы образования спор. *п* – генеративные ядра, *в* – вегетатнвные ядра, *с* – вальвогенные ядра, *к* – капсулогеиные ядра, *пк* – полярные капсулы, *а* – ядра амебоидного зародыша.

рассматривать как вторичное явление, которое вклинилось в жизненный цикл миксоспоридий и еще больше усложнило процесс их бесполого размножения.

В свете этих данных следует уточнить трактовку терминов „споробласт" и „панспоробласт". Даже в настоящее время их часто различают по такому формальному признаку, как количество образуемых спор: в споробласте образуется 1 спора, в панспоробласте 2 или больше. Еще в 1966 г. С. С. Шульман предложил новую трактовку этих терминов, которая более всего соответствует взглядам Дэбезье (Debaisieux, 1925a, 1925b). В настоящей монографии мы ее несколько видоизменяем.

Споробласт – это готовая к спорообразованию генеративная клетка или возникающее из нее многоклеточное образование, после определенного процесса развития целиком превращающееся в спору. Он существует и развивается из генеративных клеток только внутри плазмодия или панспоробласта.

Панспоробласт – сложное многоядерное и многоклеточное образование, содержащее 1, 2 или более развивающихся споробластов и 1, 2 или более вегетативных ядер (или остаточных, или соматических). Возникнув в результате незавершенного почкования, он гомологичен моноспоровым, диспоровым или небольшим полиспоровым трофозоитам.

Необходимо отметить, что если все типы бесполого размножения способствуют аутоинвазии хозяина и агломерации в нем паразита, то незавершенное почкование, т. е. образование панспоробласта, приводит к дисперсии паразита, ибо все возникшие в панспоробласте споры служат для передачи инвазии другим хозяевам (Догель, 1941; Успенская, 1984).

Следует также указать, что панспоробласт, хотя и гомологичен примитивным плазмодиям, существенно отличается от них тем, что является уже не самостоятельным организмом, а своего рода органом размножения внутри материнского организма. Эти функциональные отличия находят свое отражение и в морфологии.

Вегетативные (остаточные) ядра панспоробласта и внешне отличаются от гомологичных им вегетативных ядер плазмодия своими заметно меньшими размерами. Они почти полностью утрачивают способность делиться и поэтому пребывают в виде остаточных ядер (обычно не более 2) до конца спорообразования. Цитоплазма панспоробласта, как это хорошо заметно под световым и электронным микроскопом, постепенно теряет все цитоплазматические структуры (рис. 120; 127; 128; 130; 131; 135).

В отличие от панспоробласта и его ядер споробласт активно функционирует и претерпевает, как мы увидим дальше, ряд делений, приводящих к образованию споры.

Следует отметить, что спорообразование никогда не происходит в 2-ядерных плазмодиях. Для этого необходимо наличие более сложной комбинации: не менее 1 вегетативного ядра и 2 генеративных клеток или 2 вегетативных ядер и 1 генеративной клетки. Та же закономерность имеет место и в панспоробластах: для спорообразования необходимо по меньшей мере наличие 2 остаточных ядер и 1 споробласта или 2 споробластов и 1 остаточного ядра.

Сложность возникновения панспоробласта привела к существенным разногласиям в трактовке этого образования и даже всего класса миксоспоридий в целом. Сравнительно хорошо прослеживаемая под световым микроскопом целлюляризация споробласта внутри генеративной клетки, под электронным микроскопом, где пока еще нет возможности провести полную реконструкцию, предстает в виде разрозненных статических картин, которые при определенном расположении могут дать ложную, на наш взгляд, картину охватывания или заглатывания одной клетки другой (Lom, Puytorac, 1965b; Schubert, 1968; Lom, 1969a; Current, Janovy, 1977; Desser, Paterson, 1978a, 1978b; Grassé, Lavette, 1978a, 1978b; Current, 1979a, 1979b; Lom, Dykova, 1981b, и др.). Наибольшее развитие эти идеи получили в работах Грассэ и Лаветт. Поэтому мы подробно остановимся именно на их взглядах.

Кроме вегетативных ядер они различают в плазмодиях миксоспоридий еще ряд клеток, которым дают новые названия. По их мнению, в вегетативных формах у миксоспоридий существуют 2 на первых этапах развития неразличающиеся морфологически клетки: перицит, который обволакивает или охватывает другую клетку – спороцит. Из спороцита образуется спора. Функция перицита, по мнению этих авторов, трофическая. Сопоставление статических картин, различие которых часто связано с местом и направлением срезов, может дать картину постепенного заглатывания одной клетки другой. Между тем наблюдения на живых и на тотальных препаратах под световым микроскопом никогда не дают такой картины. Не наблюдал этого и Сио (Siau, 1977) при изучении ранних стадий развития плазмодиев на искусственных средах (рис. 45). Более того, значительное число видов, обладающих небольшими плазмодиями, вообще лишены панспоробласта. Споры так же хорошо развиваются в небольших плазмодиях, как и в их гомологах – панспоробластах. Далее, при заглатывании одной клетки другой мы должны были, хотя бы на первых этапах этого процесса, обнаружить фагоцитарную вакуоль или по меньшей мере двойную мембрану, одна из которых должна принадлежать заглоченной клетке, другая – заглатывающей. Этого обычно не наблюдается даже на первых этапах данного процесса.

Почти все сторонники гипотезы „обхватывания" подчеркивают, что этот процесс нельзя рассматривать как половой. Скорее можно считать, что обхваты-

вающая клетка берет на себя трофические функции по отношению к заглоченной. В таком случае одна из генеративных клеток функционально становится вегетативной, что плохо увязывается с нашими представлениями о специализации клеток миксоспоридий.

Как справедливо отмечает Успенская (1984), у некоторых видов миксоспоридий (например, *Kudoa quadratum*) все клетки, участвующие в спорогенезе, имеют округло-овальную форму и гладкую поверхность, что не свидетельствует об активном передвижении клеток в поисках партнера.[6] Возникновение же панспоробласта путем целлюляризации не требует активного передвижения клеток.

Кроме перицитов и спороцитов Грассэ и Лаветт различают еще одну клетку – лобоцит. Эта клетка содержит ядро и якобы заглоченный ею перицит, внутри которого помещается спороцит. Такая фантастическая картина вообще трудно объяснима, если принять предположение о заглатывании одних клеток другими. Грассэ и Лаветт предполагают, что лобоцит – это паразит, заглатывающий перициты. В таких случаях естественно ожидать наличия в нем фагоцитарной вакуоли и лизосом или по крайней мере двойной мембраны. Этого всего авторы не наблюдали. Не было и никаких признаков переваривания перицита. Между тем возникновение лобоцита легко объяснимо. Если при делении генеративной клетки в двуклеточном панспоробласте возникают 2 генеративных ядра, в нем тут же путем целлюляризации возникают 2 генеративные клетки, превращающиеся в споробласты. Так обычно и получается при нормальном развитии панспоробласта (рис. 110, *в*). Если же ядро генеративной клетки, находящейся в панспоробласте, даст генеративное и вегетативное ядра, то вокруг первого снова обособляется цитоплазма (рис. 110, *г*). Именно при таком атипичном и редком делении возникает сложная картина вкладывания одной клетки в другую, естественно не имеющая ничего общего ни с паразитизмом, ни с хищничеством. Мы полагаем, что авторы не учитывают также большую склонность миксоспоридий к изменчивости всех клеток и ядер, как у спор, так и у плазмодиев. Как мы увидим дальше, эта изменчивость часто проявляется не только в форме и размерах, но и в атипичных дополнительных делениях клеток и ядер, что, по-видимому, связано с малой степенью интеграции миксоспоридий. На основании всех изложенных выше соображений, мы не можем согласиться с концепцией Грассэ и Лаветт, а также других упомянутых авторов. Нам кажется, что если электронная микроскопия очень много дает для выяснения тонких и сложных деталей строения, то световая микроскопия на данном этапе развития науки полнее отражает общую картину явления, его динамику.

В заключение попробуем решить вопрос о причине возникновения панспоробласта и о его биологическом значении. Мы уже обращали внимание на то, что появление панспоробласта всегда идет параллельно с резким увеличением размеров вегетативных форм и является следствием не доведенного до конца бесполого размножения. Замена массового бесполого размножения образованием огромного числа панспоробластов прежде всего сдвигает на более ранние сроки процесс массового спорообразования. Образование панспоробласта, лишь на два этапа удлиняющее процесс спорообразования, по меньшей мере в два раза увеличивает продукцию спор. Кроме того, сильное увеличение размеров плазмодия, по-видимому, дезинтегрирует его трофические функции по отношению к споробластам, число которых может достигать миллиона. Возможно, появление панспоробластов, берущих на себя функцию обслуживания небольшого числа споробластов, в какой-то степени упорядочивает трофическую функцию вегетативной формы во время массового спорообразования.

[6] Округло-овальный панспоробласт наблюдали также Дессер с соавт. (Desser et al., 1983b; рис. 111).

3.3.2. Спорогенез и половой процесс

На любой схеме спорообразование изображается как завершающий этап жизненного цикла. В действительности это не совсем так. Спора может возникнуть и на самых первых этапах существования вегетативной формы, если в это время по каким-то пока еще невыясненным причинам генеративная клетка превращается в споробласт. Например, у *Myxidium lieberkuehni* спора может возникать и у 4-ядерных, и у 8-ядерных плазмодиев, и почти на всех этапах жизненного цикла. При этом совершенно одинаковые споры возникают как непосредственно из генеративной клетки, так и из такой же генеративной клетки, но путем предварительного образования панспоробласта. При всем том спорообразование всегда имеет место и на последних этапах существования плазмодия.

Спорообразование начинается с превращения генеративной клетки в споробласт независимо от того, где это происходит, в плазмодии или в панспоробласте. Прежде чем перейти к рассмотрению спорообразования, отметим, что в панспоробластах обычно в результате деления генеративной клетки возникают 2 споробласта, каждый из которых дает спору (рис. 110, *в*). Вегетативное (или остаточное) ядро обычно также делится (иногда с опозданием). В более редких случаях деления не происходит. Однако никогда число этих ядер не бывает больше 2. 1 или 2 вегетативных ядра в подавляющем большинстве случаев сохраняются в более или менее редуцированном состоянии до появления 6-ядерных споробластов. С созреванием спор они вместе с панспоробластом разрушаются, а споры остаются в подвешенном состоянии на микрофибриллах в вакуолях, образовавшихся в цитоплазме плазмодия на месте панспоробласта (Успенская, 1969, 1984).

Изменение споробласта происходит в дальнейшем независимо от панспоробласта, который, как мы уже указывали, несет трофическую функцию. Споробласт претерпевает 3 последовательных деления, в результате чего возникает 6 ядер. Все потомки споробласта на первых этапах остаются недифференцированными и содержат сравнительно крупные ядра с эксцентрически расположенным ядрышком и все элементы и органоиды нормально функционирующей клетки. Их интеграция столь значительна, что границы между ними не различаются под световым микроскопом. Все они предстают как одна многоядерная клетка, окруженная общей мембраной. По-видимому, не различается разделение на клетки и под электронным микроскопом, хотя никто из исследователей этот вопрос специально не рассматривает. Лишь после 3-го деления споробласт разделяется на 6 клеток, соответствующих каждому из 6 образовавшихся ядер. В них содержатся все клеточные органоиды (эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, митохондрии, микротрубочки и прочее). Первые 2 деления, по мнению Успенской (1984), митотические. Следующее после этого деление, по ее представлениям, – редукционное, в результате которого возникают клетки, имеющие гаплоидный набор хромосом. Именно эти клетки, специализируясь, дают многоклеточную спору. Здесь, однако, возникает несоответствие между данными Успенской и наблюдениями разных исследователей над жизненным циклом миксоспоридий.

Прежде всего сравним схему жизненного цикла, предложенную Ноблем (Noble, 1943) (рис. 122, *А*), и схему Успенской, опубликованную в 1976 г. (рис. 122, *Б*). Здесь наряду с элементами сходства (из 1 клетки панспоробласта возникают 2 споробласта, дающие в конечном итоге 2 споры, состоящие из 6 клеток, при наличии 2 остаточных ядер) наблюдаются и существенные отличия. Прежде всего следует указать на явно ошибочное представление в схеме Нобля (Noble, 1943) о месте редукции. Работами Успенской неопровержимо доказано, что все клетки, составляющие спору, гаплоидные. С другой стороны, у нас нет никаких оснований сомневаться в правильности наблюдений Нобля над деталями формирования панспоробласта и спор, которые в той или иной степени прослеживались и другими авторами

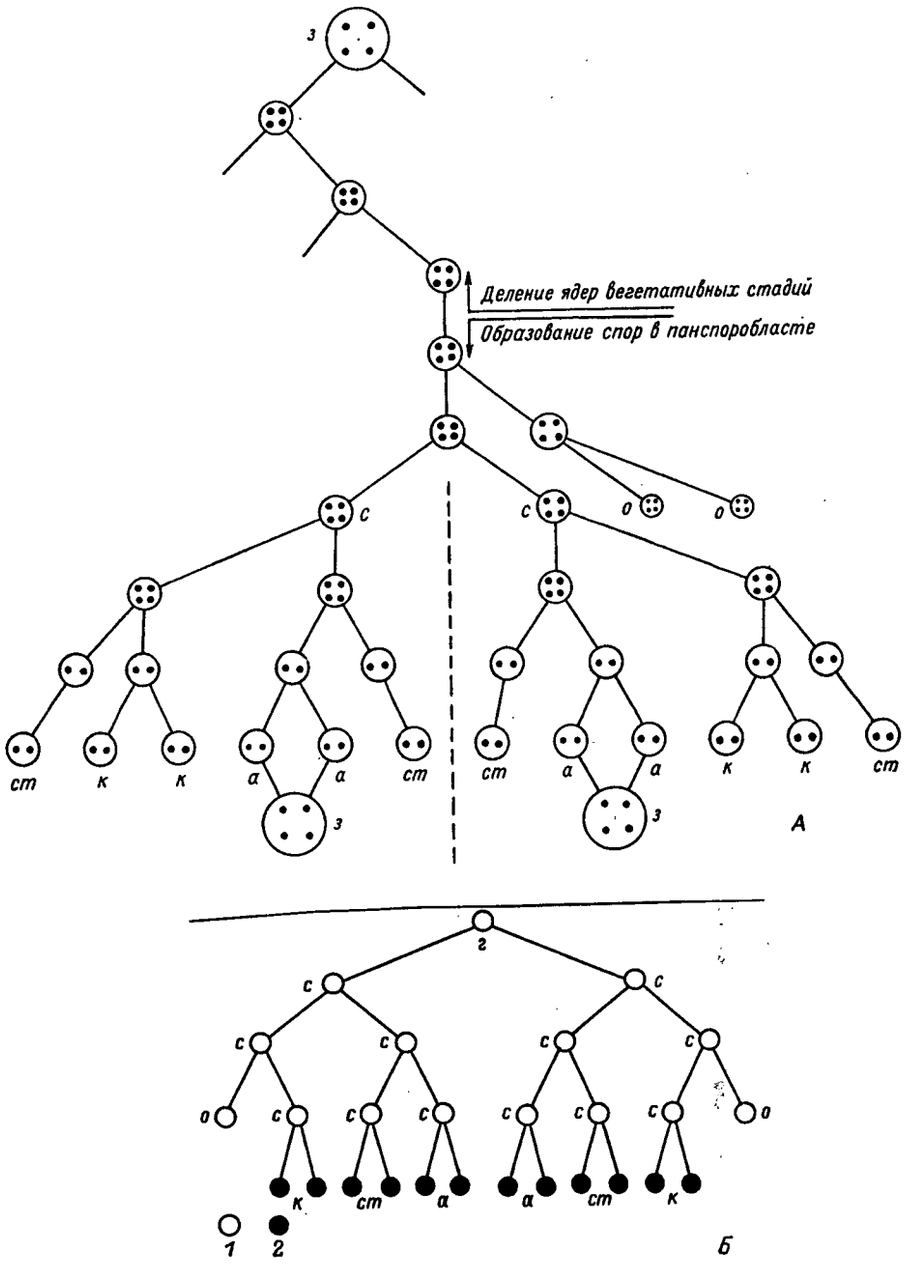


Рис. 122. Сравнение двух схем жизненного цикла.

А — из: Noble, 1943 с изменениями, *Б* — из: Успенская, 1984. *а* — ядра амебоидного зародыша; *Г* — генеративные ядра; *з* — зигота, образовавшаяся в результате слияния ядер амебоидного зародыша; *к* — капсулогенные ядра; *с* — ядра споробласта; *ст* — вальвогенные ядра; *о* — остаточные ядра панспоробласта. *1* — диплоидные ядра, *2* — гаплоидные ядра.

(Keysselitz, 1908a; Kudo, 1922; Georgéwitch, 1937a, и др.). Необходимо только установить место редукции в его схеме. Поскольку ядра вальвогенных клеток гаплоидны, редукция должна произойти при четвертом делении панспоробласта или втором делении спорогенных ядер. Это не противоречит схеме Успенской (1976а, 1976б), если считать ее схемой развития панспоробласта. Шульман и Подлипаев (1980) предполагают, что расхождение данных Успенской и Нобля (Noble, 1943), а также многих других исследователей связано не столько с ошибками в наблюдениях авторов, сколько с тем, что для исследования использовались объекты, течение жизненных циклов которых несколько не совпадает. По их мнению, Успенской удалось провести полное цитохимическое исследование лишь у *Sphaeromyxa elegini*, которая обладает гигантскими плазмодиями и имеет несколько измененный жизненный цикл по сравнению с большинством видов миксоспоридий. Если принять предложенную Шульманом и Подлипаевым (1980) точку зрения, то окажется, что и у *S. elegini* редукция происходит во время 4-го деления.

Несовпадение жизненных циклов *S. elegini*, с одной стороны, и большинства миксоспоридий – с другой, проявляется лишь в некоторых деталях развития панспоробластов и спор.

Во-первых, по Ноблю, остаточные ядра возникают при первом делении (рис. 122, *А*), в то время как в схеме Успенской при третьем (рис. 122, *Б*). Во-вторых, по схеме Успенской все клетки споры образуются при 4-м делении ядер панспоробласта, в то время как по схеме Нобля – лишь при 5-м. Такое дополнительное деление претерпевают клетки амебоидного зародыша и полярных капсул. Эти различия, по предположению Шульмана и Подлипаева (1980), связаны с тем, что у *S. elegini* (а возможно, и у других представителей этого рода) имеет место запаздывание на 2 деления дифференциации ядер панспоробласта на вегетативные и генеративные (рис. 123). Такое запаздывание часто наблюдается и у молодых плазмодиев, гомологом которых является панспоробласт. В связи с запаздыванием дифференциации ядер у *S. elegini* в 4-м (редукционном) делении панспоробласта принимают участие не 2, как обычно, а 3 ядра. В результате сразу возникает 6 гаплоидных ядер и клеток, в связи с чем отпадает необходимость в 5-м делении. По-видимому, можно считать, что у *S. elegini* образование спорогенных также сдвинуто на 2 деления, в связи с чем в самих спорогенных, в которых изначально присутствуют 3 ядра, происходит только 1 деление. У большинства же видов миксоспоридий дифференциация клеток на спорогенные и остаточные ядра происходит на самых начальных этапах формирования панспоробласта. Возникшее при первом делении остаточное (вегетативное) ядро сразу же отключается от процесса спорообразования. В связи с этим для образования 6 клеток споры из 1 ядра спорогенного необходимо еще одно – 5-е – деление.

Успенская (1984) не соглашается с предложенной интерпретацией полученных ею данных и рассматривает свою схему, опубликованную в 1976 г. (рис. 123), как схему развития спорогенного, а не панспоробласта. В связи с этим она считает, что картине, изображенной ею в 1976 г., должно предшествовать еще одно деление, при котором возникает ядро спорогенного и остаточное ядро, не изображенное на этой схеме. Между тем в 1976 г. она была ближе к истине, ибо на ее схеме исходная клетка названа генеративной, т. е. клеткой, еще не приступившей к процессу образования панспоробласта (рис. 124). В качестве доказательства Успенская приводит зарисовки так называемых дублетов ядер. Ими она считает те пары, в которых ядра отличаются друг от друга по своим размерам. Однако атипичные различия в размерах ядер и клеток – относительно частое явление у миксоспоридий на всех этапах их жизненного цикла. Оно иногда проявляется в размерах створок, полярных капсул, ядер амебоидного зародыша и т. п. Возможно, именно поэтому число дублетов, по данным самой Успенской, было незначительно. Ей удалось

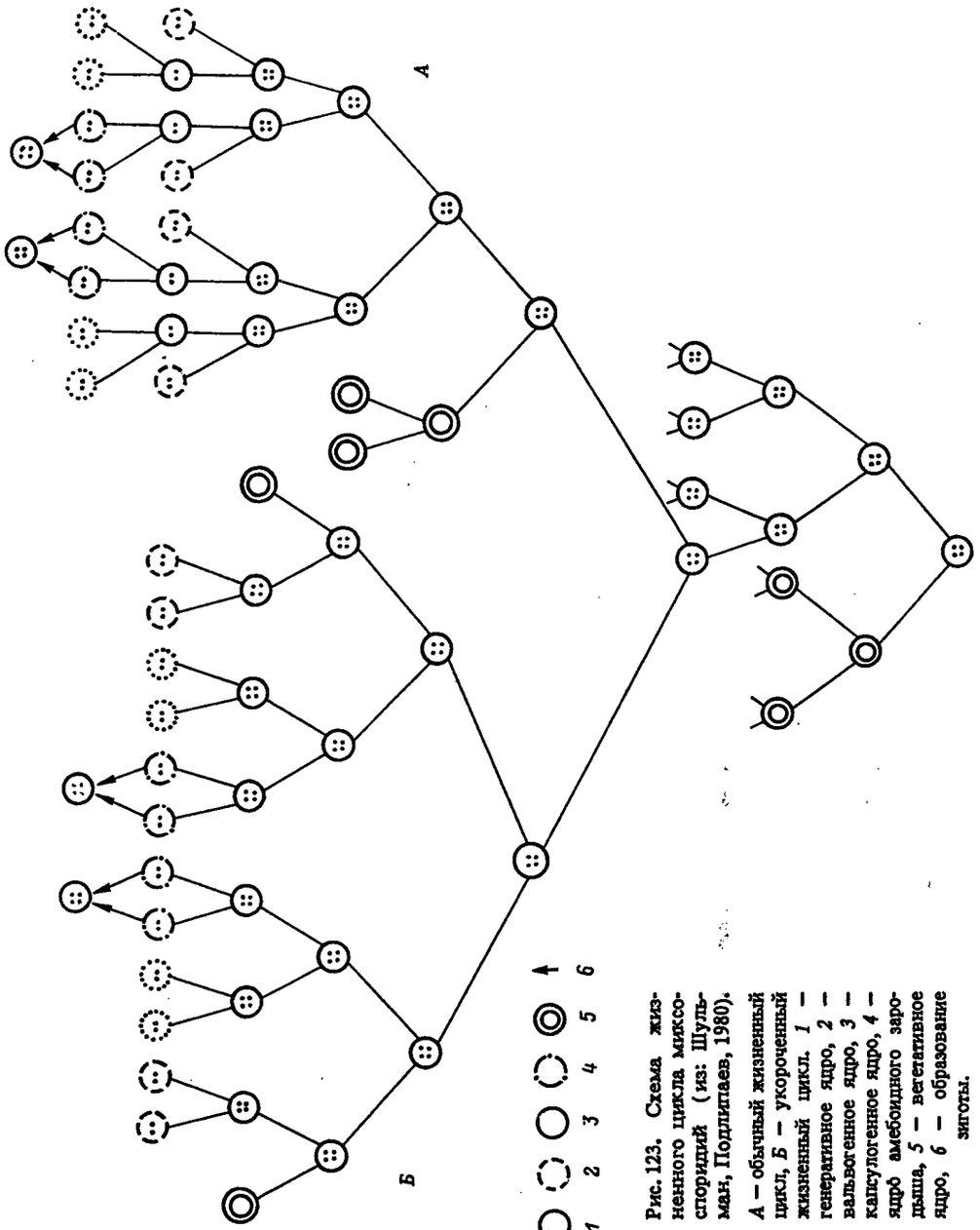


Рис. 123. Схема жизненного цикла миксоспоридий (из: Шульман, Подлипаев, 1980).

А — обычный жизненный цикл, *Б* — укороченный жизненный цикл. *1* — генеративное ядро, *2* — вальвогенное ядро, *3* — капсулогенное ядро, *4* — ядро амебоидного зародыша, *5* — вегетативное ядро, *6* — образование зиготы.

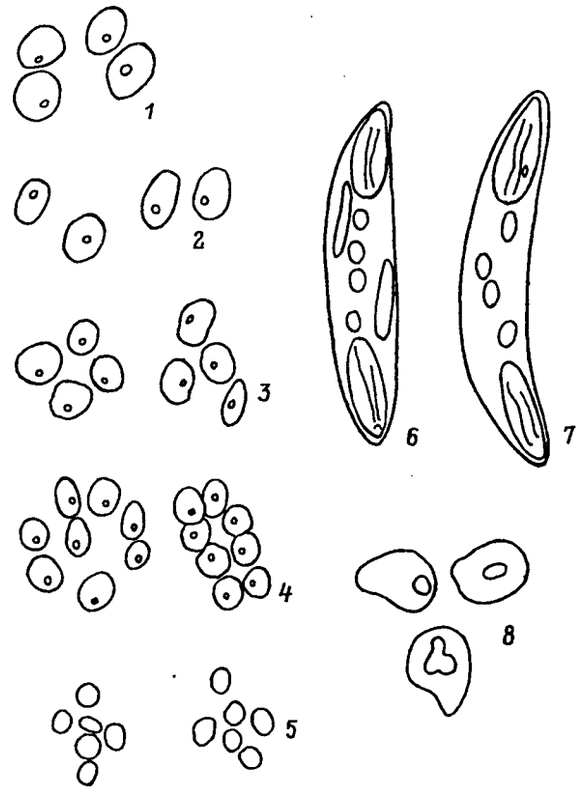
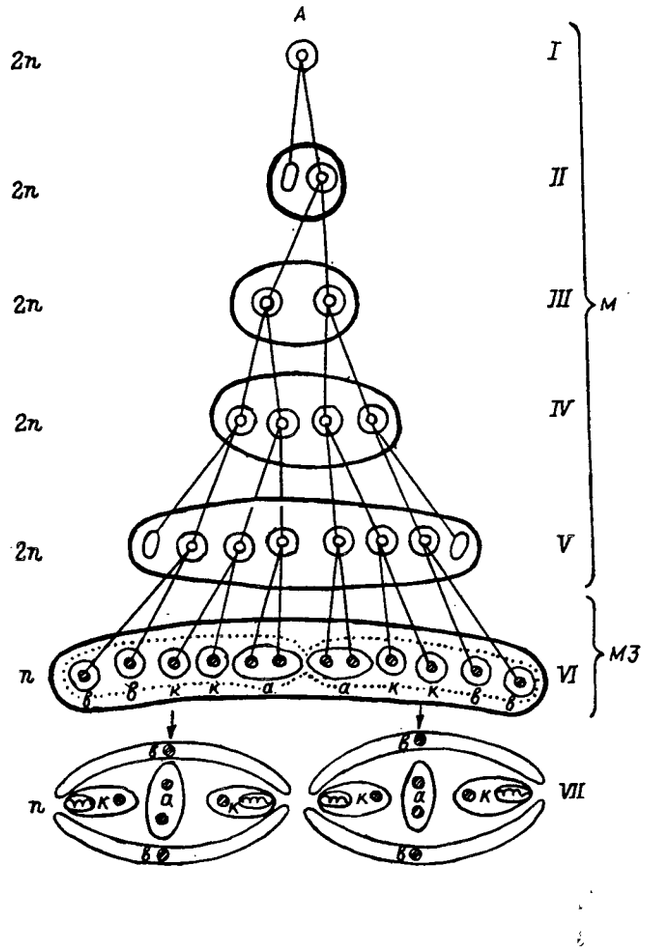


Рис. 124. Схематическое изображение ядер разных стадий спорогенеза *Sphaeromyxa elegini*, в которых цитофотометрическими методами измерялось количество ДНК (из: Успенская, 1976б).

1 — дублеты ядер (клеток), *2* — два ядра внутри паиспоробласта, *3* — четыре ядра внутри панспоробласта, *4* — 8 ядер внутри панспоробласта, *5* — спора первой стадии зрелости, *6* — спора второй стадии зрелости, *7* — спора третьей стадии зрелости, *8* — вегетативные ядра плазмодия.

обнаружить и исследовать всего 12 дублетов, что намного меньше числа других ядер. Неодинаковыми размерами ядер и ограничивается отличие „дублетов" от обычных 2-споровых панспоробластов (рис. 124). Между тем более надежным критерием начала дифференциации ядер и клеток должны служить не размеры ядер, а многоклеточный характер панспоробласта, что ни в тексте, ни в рисунках для *S. elegini* не отмечено. Характерно, что на единственной электронограмме 2-клеточных панспоробластов *S. elegini* не видно клеточных мембран, отделяющих цитоплазму вокруг вновь образовавшихся ядер. В то же время в 2-клеточных панспоробластах *Myxobolus disparoides* и *Myxidium gasterostei*, электронограммы которых приводятся на той же странице, хорошо заметна клеточная мембрана, отделяющая образовавшийся споробласт от цитоплазмы панспоробласта (рис. 46). Отсутствие характерной для панспоробласта картины, где ядра споробласта окружены собственной цитоплазмой, а остаточные ядра остаются за ее пределами в цитоплазме панспоробласта, свидетельствует в пользу предположения, что дифференцировка ядер в 2-клеточном панспоробласте *Sphaeromyxa elegini* еще не произошла.

Добавление еще одного деления к начальному этапу образования спор у *S. elegini* сильно затрудняет сравнение данных Успенской с имеющимися

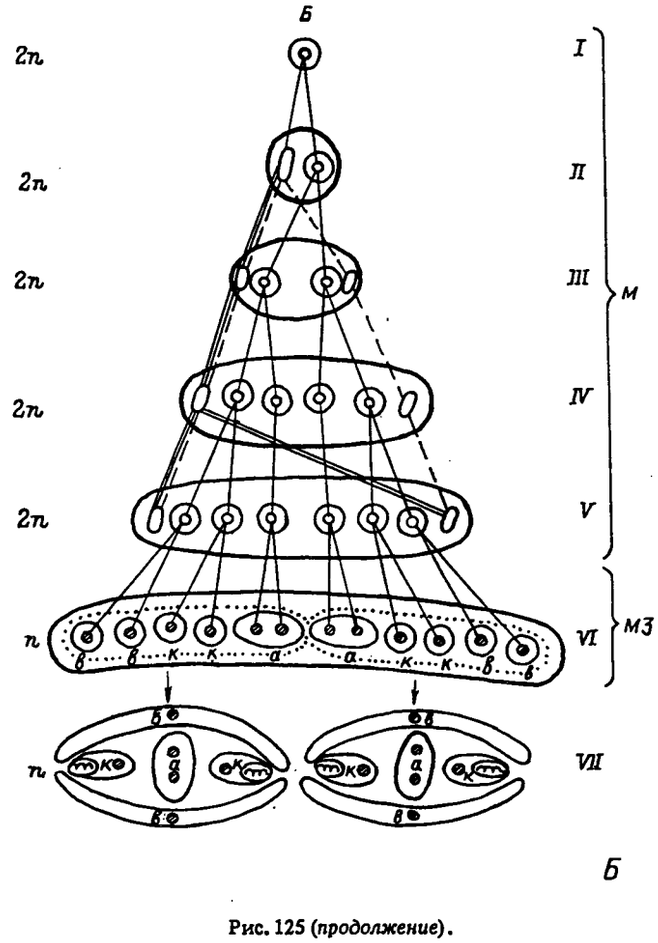


А

Рис. 125. Предположительные схемы ядерного и клеточных циклов у миксоспоридий с двуспоровым панспоробластом (по: Успенская, 1984 с упрощениями).

А – схема № 1, *Б* – схема № 2, *В* – схема № 3. *а* – ядра амебоидного зародыша, *в* – створок, *к* – полярных капсул. *I* – генеративные клетки плазмодия, *II–VI* – панспоробласт на разных этапах деления его ядер и клеток, *VII* – споры. *Жирная линия* – мембрана панспоробласта, *пунктирная линия* – мембрана спороласта, *прерывистая* и *двойная линии* на схеме *Б* и *В* – возможное деление остаточных (вегетативных) ядер панспоробласта. *Ядра*: овальные – вегетативные, круглые – генеративные, заштрихованные – гаплоидные, незаштрихованные – диплоидные. *Черные кружки* – редукционные тельца.

материалами: по ее данным оказывается, что редукция имеет место при 5-м делении, в то время как, исходя из схем, предложенных другими авторами (Keysselitz, 1908a; Kudo, 1922; Naville, 1930; Noble, 1943, и др.), она может произойти не позже четвертого деления, ибо в противном случае вальвогенные ядра не будут гаплоидными. Желая увязать свое представление о жизненном цикле миксоспоридий, полученное главным образом на основании изучения *S. elegini*, с данными других авторов, которые исследовали другие виды миксоспоридий, Успенская (1982б, 1984) предлагает 3 гипотетические схемы жизненных циклов миксоспоридий (рис. 125).



Б

Рис. 125 (*продолжение*).

В своей первой схеме она предполагает полное исчезновение остаточных ядер панспоробласта, возникших при его 1-м делении, и вторичное возникновение остаточных ядер при 4-м делении (рис. 125, *А*). Здесь Успенская противоречит самой себе, ибо на с. 47 своей монографии (1984) совершенно справедливо указывает: „Спорластом надо считать клетку, содержащую только генеративное ядро, путем деления целиком превращающуюся в спору или споры". Остаточное (т. е. вегетативное) ядро не имеет никакого отношения к споре. Это ядро панспоробласта. Если принять возможность возникновения вегетативного ядра внутри спороласта, то, во-первых, надо еще объяснить, каким образом это ядро может покинуть клетку, в которой оно возникло, и стать ядром новой для него клетки, а именно панспоробласта, в который оно каким-то образом попало; во-вторых, надо объяснить биологический смысл такого явления.

Неудачен, на наш взгляд, и второй вариант (схема № 2, – рис. 125, *Б*), где предполагается, что у ядра спороласта, дающего начало ядрам амебоидного зародыша, выпадает 1 деление. По этой схеме, остаточные ядра, возникшие при первом делении панспоробласта, сохраняются до конца спорогенеза, а начало споре дают 3 ядра спороласта. Во-первых, остаточные ядра в наблюдениях Успенской над *S. elegini* появляются только перед редукцией, т. е. при предпоследнем делении;

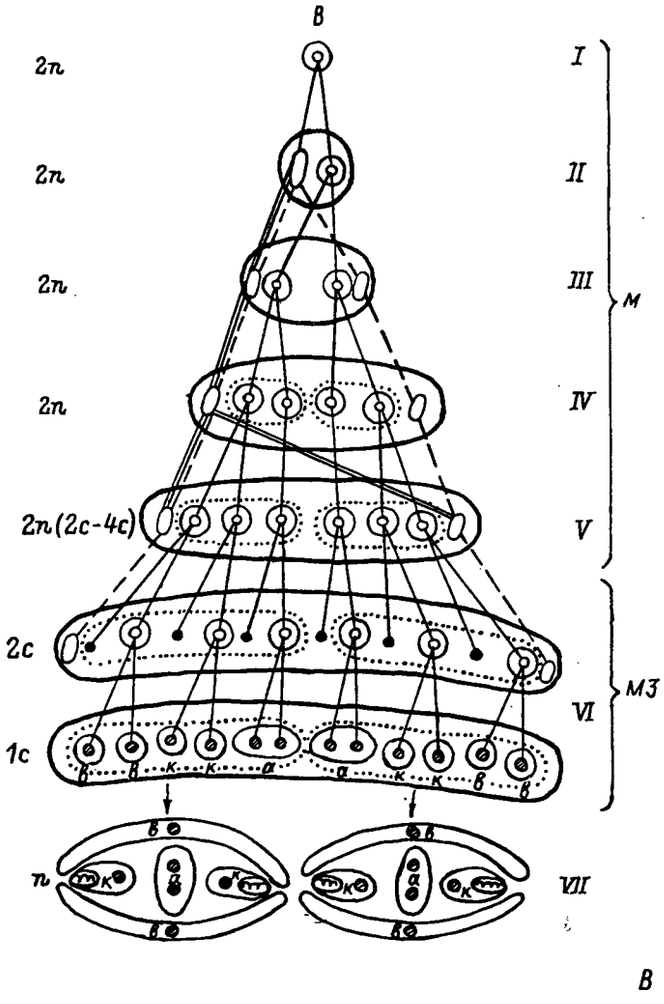


Рис. 125 (*продолжение*).

во-вторых, у большинства исследованных видов окончательному образованию всех 6 клеток споры предшествует 4-, а не 3-ядерный споробласт.

Более логична третья схема, где Успенская предполагает двуступенчатый мейоз с выделением редукционного тельца (рис. 125, *В*). Однако и здесь, по ее мнению, начало споре дает 3-ядерный споробласт, что, как уже указывалось, не всегда соответствует наблюдениям других исследователей. К тому же образование редукционного тельца, по признанию самого автора, пока еще не доказано. Единственная электронограмма, предложенная Успенской, может оказаться следствием косого среза. Необходимо сопоставление серии электронограмм.

Таким образом, в настоящее время мы не можем считать окончательно доказанной ни одну из существующих точек зрения на жизненный цикл миксоспоридий. Все гипотезы, высказанные до появления работ Успенской, имеют один существенный недостаток: отсутствие правильного представления о гетерофазности жизненного цикла миксоспоридий и гаплоидности их спор. Вполне убедительные доказательства гетерофазности жизненного цикла, приведенные

Успенской, пока еще плохо увязаны, а подчас и противоречат наблюдениям других авторов над ходом спорогенеза. Предположение Шульмана и Подлипаева (1980) о том, что редукция у миксоспоридий происходит при 4-м панспоробластическом (или 2-м споробластическом) делении и что у некоторых видов имеет место задержка дифференциации на ядра споробласта и остаточные, по нашему мнению, хорошо примиряет данные Успенской и наблюдения большинства авторов. Однако и мнение Шульмана и Подлипаева также нельзя считать доказанным, ибо с достаточной полнотой исследован жизненный цикл только *S. elegini*, т. е. как раз того вида, у которого предполагается несколько измененный жизненный цикл. Для проверки этого предположения необходимы полные сравнительные цитофотометрические исследования представителей Platysporina и Eurysporina на всех стадиях образования панспоробластов и споробластов, что пока еще никем не сделано.

Как видно из изложенного, никому из авторов пока еще не удалось с полной достоверностью увязать данные Успенской с результатами наблюдений над спорогенезом миксоспоридий. По-видимому, этому мешает большая изменчивость не только морфологии спор, клеток и ядер миксоспоридий, но и характера и количества их делений. Забегая вперед, отметим, что в ряде случаев лишнее деление приводит к атипичному увеличению числа капсул и створок или числа ядер в амебоидном зародыше. В некоторых случаях, например у *Sphaeromyxa sabrazesi*, 1 споробласт в панспоробласте перестает развиваться и на его месте образуется вакуоль (Grassé, Lavette, 1978a, 1978b).

Уже отмечалось, что иногда наблюдается и уменьшение числа делений, в связи с чем образуется плазмодий или панспоробласт с 1 вегетативным или 1 генеративным ядром. Такая лабильность жизненного цикла миксоспоридий подчеркивает вероятность задержки и таких процессов, как дифференциация ядер, тем более что это явление уже наблюдалось в начале образования плазмодиев некоторых видов миксоспоридий (Успенская, 1969; Шульман, Семенович, 1973; Siau, 1977).

Наконец, не нашла еще должного объяснения картина распределения ядер панспоробласта по количеству в них ДНК. Здесь наблюдается большой разброс данных по содержанию ДНК, количество которого у некоторых ядер совпадает с таковым у гаплоидных ядер амебоидного зародыша, вальвогенных и капсулогенных клеток.

Хотя Успенская и ссылается на то, что это, возможно, связано с высокой митотической активностью ядер, однако таковая может быть и у ядер клеток споры, 4-капсульных (*Chloromyxum*, *Agarella*) или многостворчатых (Multivalvulida). Настораживает также и тот факт, что Успенская, приводя сведения о количестве ДНК в ядрах 8-, 4- и даже 2-ядерных панспоробластов, не разграничивает остаточные ядра панспоробласта и ядра споробластов, принципиально отличающиеся друг от друга. Возможно, что этому мешает именно запаздывание дифференцировки ядер и клеток у *Sphaeromyxa*.

Дальнейшие исследования в этом направлении несомненно найдут объяснения отмеченным противоречиям. Пока же мы можем лишь с полной уверенностью утверждать, что клетки споробласта после 4 делений дают 6 гаплоидных ядер и что наиболее вероятна редукция после 2-го или 3-го деления споробласта.

У большинства двустворчатых миксоспоридий на базе 6 ядер возникает 5 спорообразующих клеток: 2 вальвогенные, образующие створки споры, 2 капсулогенные, дающие начало полярным капсулам, и амебоидный зародыш, содержащий 2 ядра (ацитогамная аутогамия, см. с. 7, 90, 143). Лишь у немногих видов возникают 2 1-ядерных амебоидных зародыша (цитогамная аутогамия) (рис. 126). Все эти клетки обладают полным набором органоидов. У некоторых таксонов (представители родов *Chloromyxum, Caudomyxum* и *Agarella*) возникают 4 капсулогенные клетки, что достигается их дополнительным делением. Также дополнительным

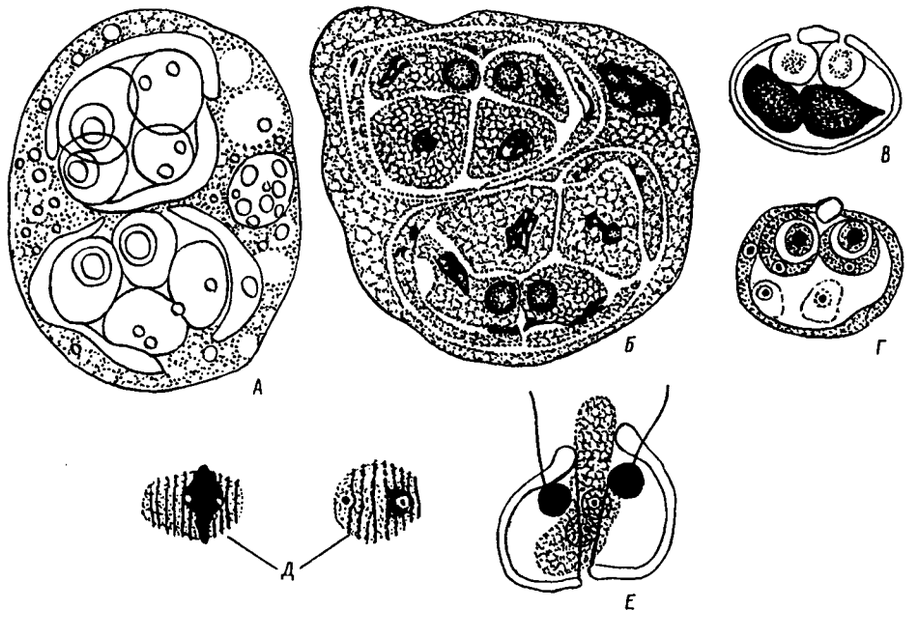


Рис. 126. Созревание споры *Leptotheca ohlmacheri* (из: Kudo, 1922).

А, Б — диспоровые плазмодии с формирующимися спорами (*А* — живой объект, *Б* — окрашенный по Гимза); *В, Г* — споры (*В* — окрашенные гематоксилином Деляфильда, *Г* — окрашенная гематоксилином Гайденгайна); *Д* — передний полюс споры (видны выводные отверстия для дистальных концов полярных капсул; *Е* — выход амебоидного зародыша из споры (*Д–Е* — окраска по Гайденгайну).

делением можно объяснить увеличение створок и полярных капсул у отр. Multivalvulida. Во всех случаях качественный состав спорообразующих клеток не меняется.

Вальвогенные клетки занимают периферическое положение по отношению к амебоидному зародышу и капсулогенным клеткам. Они сильно вытягиваются, истончаются и, плотно соприкасаясь друг с другом, полностью окружают остальные клетки. Цитоплазма их при этом уплотняется и становится прозрачной, ядра выпячиваются, а затем и дегенерируют, чаще всего полностью. Дегенерируют и почти все органоиды (рис. 127). При этом в утолщенных местах – будущем шовном валике и в ребрышках, возникающих на поверхности створок, располагаются микротрубочки, которые в какой-то степени способствуют возникновению этих образований (рис. 128). В дальнейшем микротрубочки также исчезают. В периферической части цитоплазмы было отмечено появление расположенных продольно электронно-плотных лент шириной 0.33 и толщиной 0.1 мкм, которые равномерно распределяются по периферии развивающихся створок (Current, Janovy, 1977a, 1977b). Наиболее широкие части створок, образующие шовный валик, смыкаются друг с другом с помощью десмосом и цементирующего вещества, что более подробно рассмотрено в гл. 3. Лишь в месте соединения створок с суженными дистальными концами полярных капсул возникает канал, обеспечивающий связь крышечки полярной капсулы с внешней средой.

Еще более сложные изменения претерпевают капсулогенные клетки. Наблюдения с помощью светового микроскопа не давали четких результатов, в связи с чем в монографии Шульмана (1966) была дана неверная схема развития полярных капсул. Бóльшую ясность в этот процесс внесли электронно-микроскопические исследования (Lom, Puytorac, 1965b; Schubert, 1968; Lom, 1969a; Успенская, 1969,

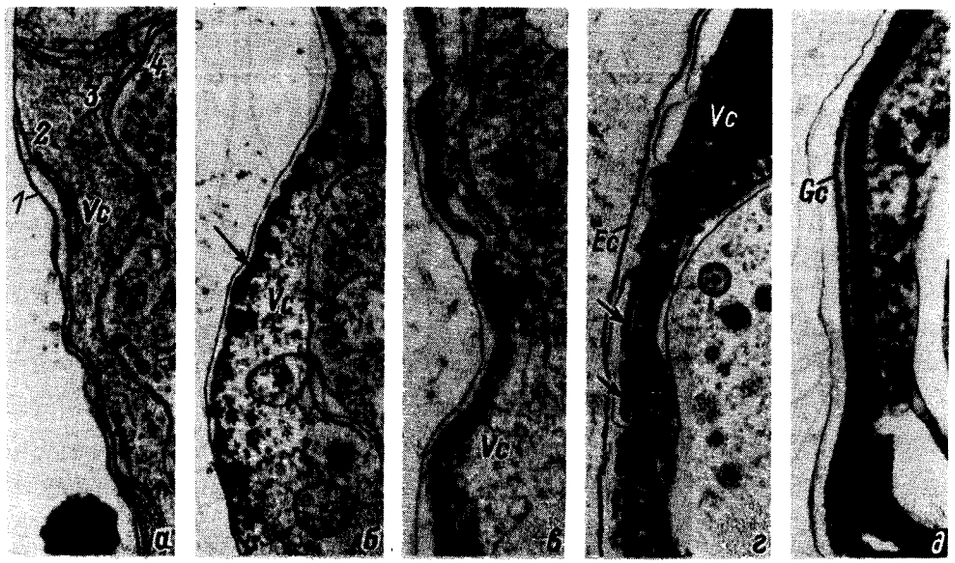
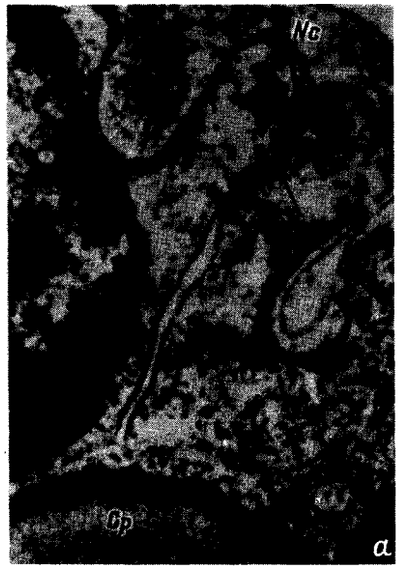


Рис. 127. Развитие створок *Thelohanellus nikolskii* (из: Desser et al., 1983b).

Vc — вальвогенная клетка, *Ec* — остатки панспоробласта. *а*: *1* — остатки мембран панспоробласта, *2–3* — уплощающаяся вальвогенная клетка, *4* — амебоидный зародыш; *б*: *стрелка* указывает на плотный материал, аккумулирующийся под периферической мембраной вальвогенной клетки; *в* — слияние плотного материала; *г* — уплотнение цитоплазмы вальвогенной клетки. *Светлые стрелки* указывают на гомогенные полосы, образующиеся непосредственно под мембранами вальвогенной клетки; *темные стрелки* указывают на сегменты плотного материала, возникающие над периферией электронно-плотной полосы и под мембраной вальвогенной клетки; *д* — створки зрелой споры. Обе гомогенные полосы расширены и становятся как бы двуслойными. Снаружи от этого слоя лежит электронно-плотная оболочка (*Gc*). Вальвогенная клетка окружена рыхлой иаружной мембраной, иногда и остатками панспоробласта.

1972б, 1984; Schubert et al., 1975; Current, Janovy, 1976, 1977; Desser, Paterson, 1978a, 1978b; Grassé, Lavette, 1978a, 1978b; Current, 1979; Current et al., 1979; Weidner, Overstreet, 1979; Siau et al., 1981, и др.).

По данным этих авторов, из гладкой эндоплазматической сети или из пузырьков аппарата Гольджи в цитоплазме капсулогенной клетки возникает зачаток в виде короткой и широкой трубки, локализованной в дистальной части капсулогенной клетки, которая соприкасается с вальвогенной (рис. 129). Уже на первых этапах развития этот зачаток дифференцируется на суженный в трубку дистальный конец и более вздутый проксимальный, который и является зачатком собственно капсулы. Все образование состоит из тонкогранулированного осмиофильного наружного слоя, более светлого внутреннего слоя и из скопления электронно-плотных гранул в средней части. Вокруг зачатка продольно располагается более 10 микротрубочек диаметром 19–25 нм. Суженная дистальная часть, так называемая наружная трубка, прикреплена своим дистальным концом к той части капсулогенной клетки, которая соединена с вальвогенной клеткой (рис. 129; 130). Здесь в будущем возникнет канал для экструзии полярной нити. Этот конец трубки покрыт мембраной, к которой примыкает скопление электронно-плотного материала – будущей пробочки (рис. 129–131). Она, по мнению Лома и Пюйторака (Lom, Puytorac, 1965b, 1965c), происходит от вальвогенной клетки. Наружная трубка имеет то же строение, что и капсулярный зачаток, с той только разницей, что все ее слои тоньше, а электронно-светлый слой развит заметно сильнее других. Развитие полярной капсулы проявляется в первую очередь в расширении капсулярного зачатка и удлинении наружной трубки. Во время роста зачаток окружен хорошо



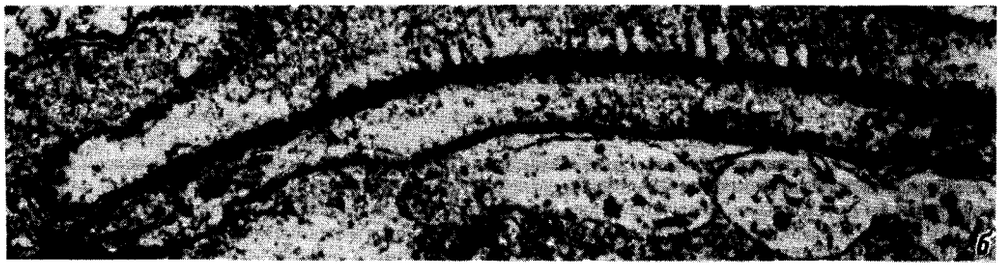


Рис. 128. Формирование шовного валика у *Thelohanellus nikolskii* (из: Desser et al., 1983b).

На поперечном разрезе (*а*) (ув. 70 300) *стрелка* показывает соединение между створками и расположенные внутри шовного валика поперечные срезы микротрубочек; *б* (ув. 49 700): видны продольные срезы через микротрубочки. *Nc* — цитоплазма панспоробласта, *Ср* — зачаток полярной капсулы, *М* — микротрубочки.

развитым гранулярным (шероховатым) эндоплазматическим ретикулумом с сильно раздутыми цистернами, наружная сторона которых усажена плотно расположенными рибосомами. Наружный слой будущей капсулы уплотняется, образуя электронно-плотную оболочку. Более светлый слой утолщается. Оба эти слоя снаружи ограничены мембраной. Центральная часть капсулярного зачатка и трубка концентрируются в плотный матрикс. Наружная трубка продолжает расти, ее витки пронизывают в разнообразных направлениях цитоплазму капсулогенной клетки. С ростом зачатка капсулы и наружной трубки ядро капсулогенной клетки все больше оттесняется к периферии. По мере удлинения наружной трубки расходуется темный матрикс внутри зачатка капсулы. В наружной трубке матрикс концентрируется и на более поздних стадиях образует электронно-плотный, мелкогранулированный тяж с собственной мембраной (рис. 132; 133). Внутри капсулы появляется скопление коротких фрагментов микротрубочек (рис. 130). Стенки наружной трубки имеют косую или поперечную исчерченность (рис. 130). Когда формирование наружной трубки заканчивается, микротрубочки исчезают (Grassé, Paterson, 1978a, 1978b; Grassé, Lavette, 1978a, 1978b; Current, 1979, и др.). В дальнейшем начинается формирование полярной нити. Ход этого процесса неодинаково трактуется разными авторами. По мнению одних (Lom, Puytorac,

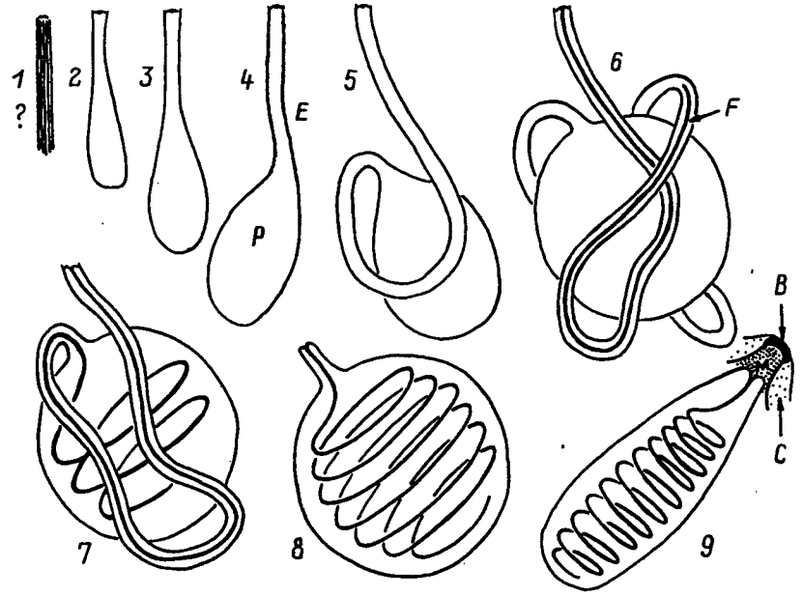


Рис. 129. Схема развития полярной капсулы (из: Lom, Puytorac, 1965b).

1 — микротрубочки, предположительно дающие начало полярной капсуле; *2—4* — формирование ретортовидного образования, состоящего из зачатка капсулы (*P*) и наружной клетки (*E*); *5* — удлинение наружной трубки; *6* — врастание филамента (*F*) в наружную трубку по направлению от дистального ее конца к зачатку капсулы; *7—8* — проникновение филамента внутрь капсулы, сопровождающееся укорочением наружной трубки; *9* — сформировавшаяся капсула со спирально свернутым филаментом. *М* — крышечка, которую Лом и Пюйторак называют плазматическим продолжением капсулогенной клетки; *В* — пробка; *С* — стенка створки.

1965b), от дистального конца наружной трубки в сторону капсулы начинает расти филамент, который, пройдя трубку, проникает внутрь капсулы (рис. 129). По мере роста филамента наружная трубка дегенерирует. При этом считается, что на определенном этапе развития наружная трубка отделяется от зачатка капсулы, а полярная нить начинает формироваться из матрикса полярной капсулы (Grassé, Lavette, 1978a, 1978b).

Успенская считает, что полярная нить образуется путем вворачивания наружной трубки внутрь капсулы. В пользу ее взгляда свидетельствует целый ряд фактов: прежде всего стенки полярной нити так же, как и стенки наружной трубки непосредственно переходят в стенки капсулы. Благодаря этому превращение трубки в полярную нить легче объяснить, чем вторичное прирастание нити к стенке полярной капсулы. Далее, длина наружной трубки соответствует длине полярной нити, и, наконец, стенки наружной трубки и полярной нити имеют одинаковое строение. Наблюдается только извращение слоев, что является закономерным следствием процесса вворачивания. Благодаря вворачиванию трубки полярная нить оказывается полой внутри, а ее наружный слой соответствует внутреннему электронно-светлому слою наружной трубки. Процесс вворачивания трубки протекает сравнительно быстро. Несмотря на это, все же имеются снимки, где полярная нить прослеживается одновременно и в капсуле, и в наружной трубке. Процесс отмирания наружной трубки не может быть столь быстрым, но при этом он на снимках не уловлен. Все эти факты заставляют нас отдать предпочтение взглядам Успенской.

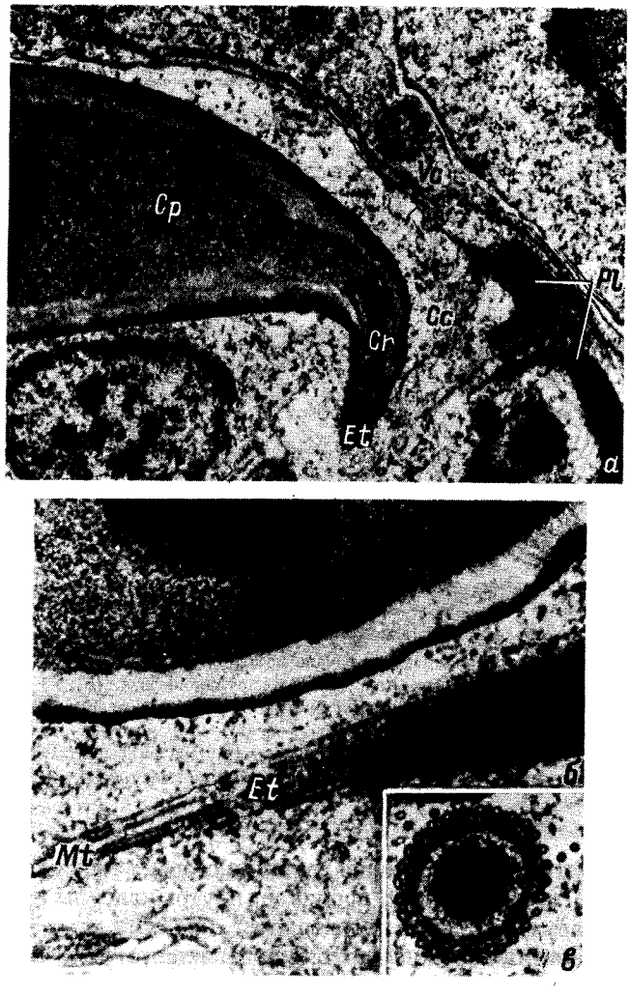


Рис. 130. Развивающийся зачаток полярной капсулы *Myxobolus* sp. (из: Desser, Paterson, 1978b).

а — шейка капсулярного зачатка; *б* — микротрубочки (*Mt*), окружающие наружную трубку на продольном срезе (ув. 39 900); *в* — микротрубочки, плотно окружающие наружную трубку на поперечном срезе (ув. 66 500). *Cc* — капсулогенная клетка; *Cp* — капсулярный зачаток; *Et* — наружная трубка; *Cr* — электронно-плотное кольцо на границе зачатка и наружной трубки; *PL* — электронно-плотные пластинки, сформированные вальвогенными клетками в месте прикрепления дистального конца наружной трубки (ув. 25 500).

По мнению некоторых авторов (Weidner, Overstreet, 1979), наружная трубка вворачивается внутрь капсулы, но здесь совершается перестройка ее в полярную нить. По-видимому, эта точка зрения, в какой-то степени примиряющая изложенные выше взгляды разных исследователей, наиболее близка к истине. Из части цитоплазмы капсулогенной клетки, окружающей ее дистальный конец, возникает крышечка, плотно внедренная в соответствующий канал створки. Этот канал, равно как и канал крышечки, заткнут „пробочкой" (рис. 133).

Таким образом, в капсулогенной клетке основное развитие получает ее часть — зачаток, превратившийся в полярную капсулу (рис. 134). Цитоплазма, ядро и другие клеточные органоиды в большей или меньшей степени дегенерируют, причем остатки ядер часто лежат в полости споры. Лишь в некоторых

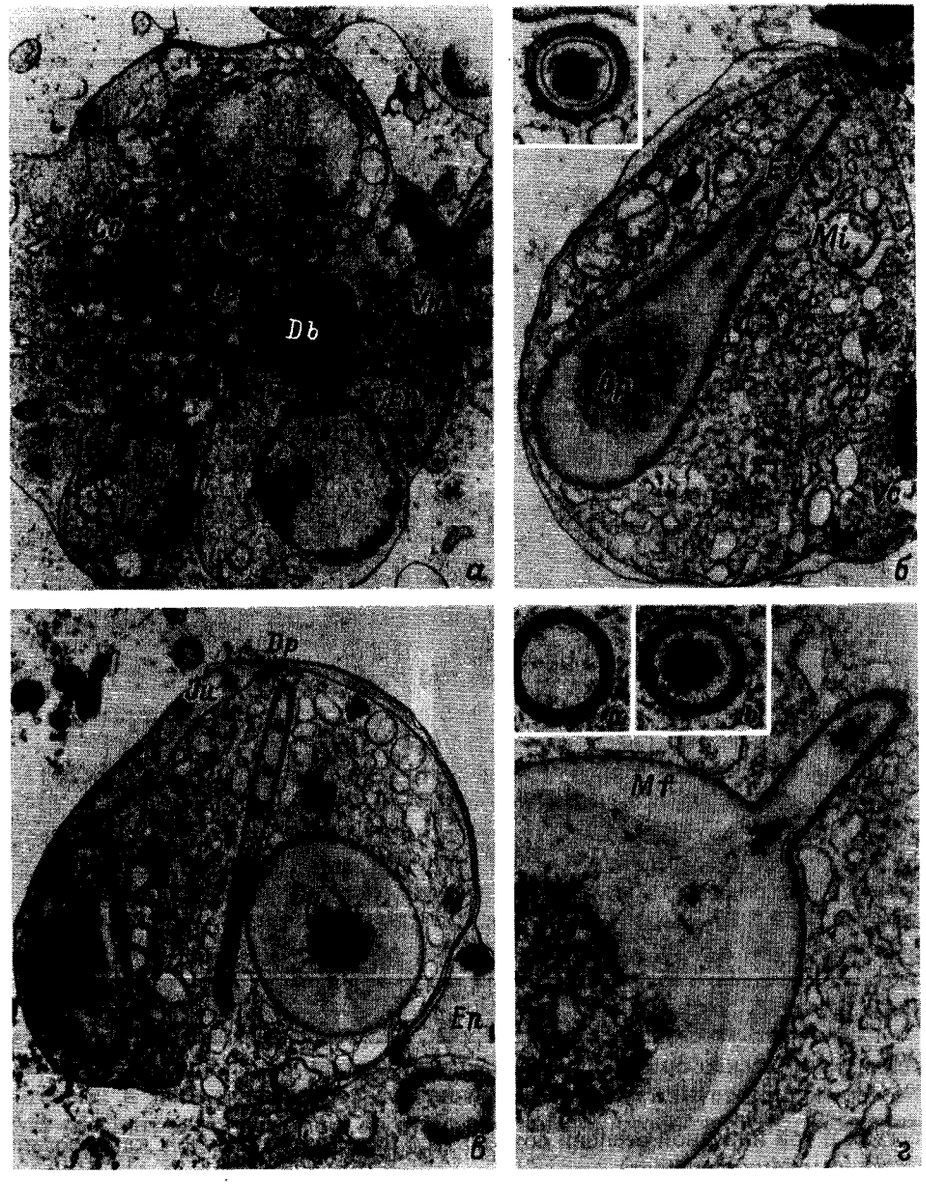


Рис. 131. Разные этапы развития полярной капсулы *Thelohanellus nikolskii* (из: Desser et al., 1983b).

а — споробласт с двумя капсулогенными клетками (ув. 8400), *б* — ранние стадии развития зачатка капсулы и наружной трубки (ув. 9900). *Вкладыш*: поперечный разрез через наружную трубку (ув. 36 100); *в—д* — дальнейшее развитие зачатка капсулы и наружной трубки (*г*, *а* и *г*, *b* — поперечные срезы через терминальную часть наружной трубки (ув. 37 200)) (*в* — ув. 9000, *г* — ув. 28 600, *д* — ув. 30 380), *Е—И* — формирование полярной нити. *Вкладыши*: *Ж* — терминальный конец наружной трубки с филаментами и электронно-плотными фибриллами (ув. 30 100); *И* — переход стенки полярной капсулы в стенку полярной нити (ув. 32 650) (*е* — ув. 18 700, *ж* — ув. 17 800, *з* — ув. 17 800, *и* — ув. 17 800). *En* — остаточные ядра паноспоробласта, *Go* — капсулогенная клетка, *Cp* — капсулярный зачаток, *Vc* — вальвогенная клетка, *Vn* — ядро вальвогенной клетки, *Et* — наружная трубка, *Mi* — митохондрии. *Ju* — соединение валовогенных клеток, *Dp* — электронно-плотная пластинка вальвогенной клетки у терминальной части наружной клетки, *St* — пробочка (стопер), *Dc* — канал створки, через который происходит экструзия полярной нити, *Db* — электронно-плотное тело, *Mf* — микрофиламенты.

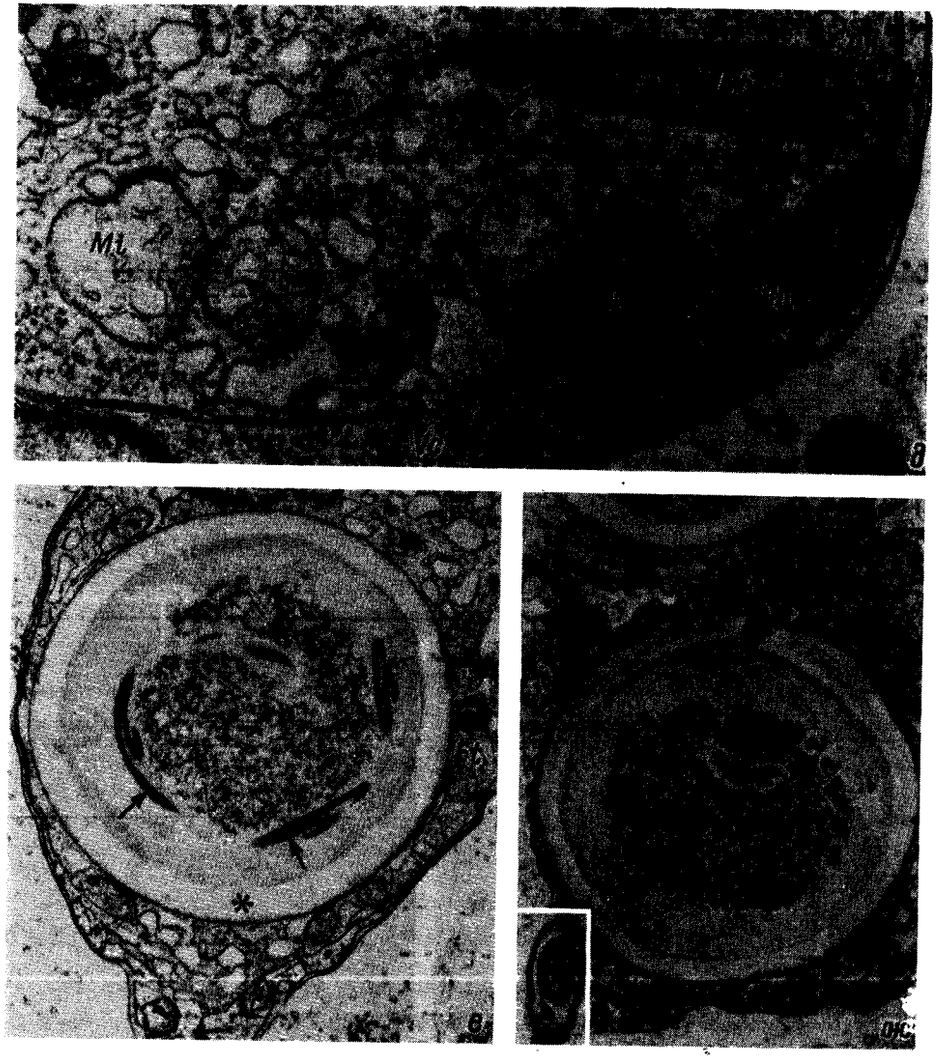


Рис. 131 (*продолжение*).

случаях в той или иной степени сохраняется цитоплазма с ядром капсулогенной клетки (сем. Myxoproteidae).

Наименьшие изменения претерпевает амебоидный зародыш – единственная нормально функционирующая клетка споры миксоспоридий (рис. 135). В нем сохраняются аппарат Гольджи, митохондрии и другие органоиды. Появляющаяся вначале цистерна шероховатого ретикулума впоследствии исчезает, а наличие многочисленных свободных рибосом делает цитоплазму амебоидного зародыша умеренно электронно-плотной. Наряду с различными органоидами в цитоплазме амебоидного зародыша встречаются электронно-плотные включения, окруженные мембраной неопределенного назначения. У видов, обладающих йодофильной вакуолью, последняя появляется лишь в конце созревания спор (рис. 136).

В процессе созревания споры происходят определенные изменения и перестройки в ядрах амебоидного зародыша. По наблюдениям Шульмана и Семенович (1973), ядра амебоидного зародыша *Myxidium lieberkuehni* в процессе созревания

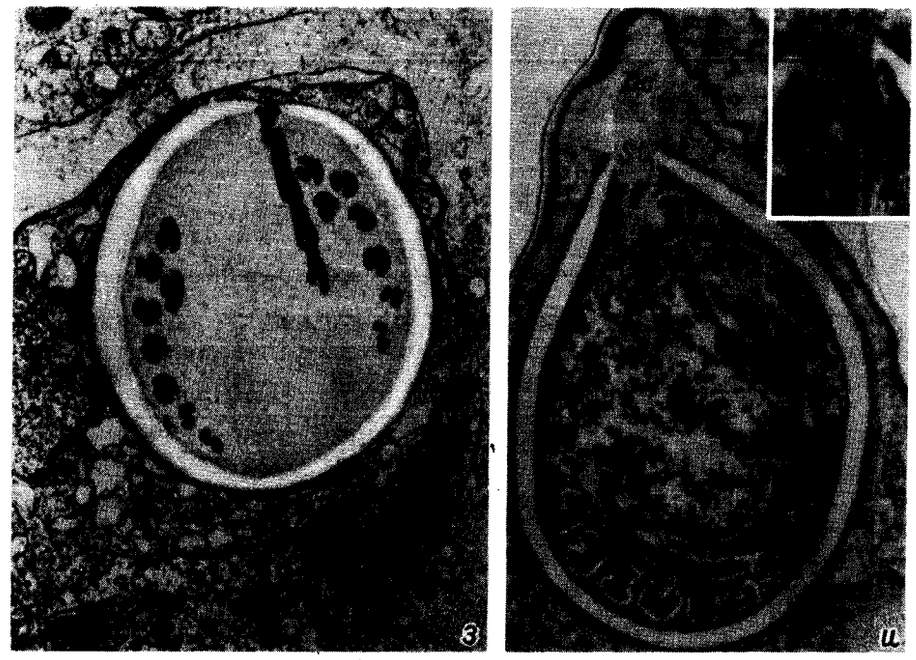


Рис. 131 (*продолжение*).

теряют ядрышко, окраска хроматина по Фёльгену становится более интенсивной. Затем окраска ослабевает, после чего происходит спирализация хромосом, благодаря которой в каждом ядре становится заметно по 2 хромосомы (рис. 137). Спирализацию хромосом наблюдали также и другие авторы (Georgévitch, 1937a; Noble, 1943). Последующие преобразования таких ядер неизвестны. Во всяком случае в гаметических ядрах амебоидного зародыша перед их слиянием, равно как и в зиготе, хромосомы деспирализованы. Слияние ядер происходит в разные сроки не только у разных видов, но иногда в пределах одного вида. Как уже отмечалось, зигота может образовываться как внутри споры, так и за ее пределами. Споры в двуспоровых панспоробластах обычно располагаются валетом, т. е. их полюса прямо противоположны друг другу.

Таким образом, половой процесс у миксоспоридий тесно связан с процессом спорогенеза, а весь процесс образования споры соответствует гаплофазе, что следует рассматривать как одну из существеннейших особенностей миксоспоридий. Спорогенез идет в общем по единому плану.

Интересно отметить, что уменьшение числа полярных капсул до 1 у родов *Thelohanellus* и *Unicapsula* не вызывает изменений в делении ядер во время образования спор. У многих видов наблюдаются 2 капсулогенных ядра, одно из которых, однако, дальше не развивается. Образование спор у других однокапсульных миксоспоридий (род *Coccomyxa*) пока что четко проследить не удалось. Во всяком случае вопрос о наличии или отсутствии у них второго капсулогенного ядра не получил должного разрешения.

Из всего сказанного следует, что, несмотря на большое разнообразие, принципиальных различий в характере бесполого размножения и спорообразования у разных представителей миксоспоридий нет. Нет и принципиальной разницы между моноспоровыми, диспоровыми и полиспоровыми формами. Поэтому мы подчас и встречаем все три способа образования спор у одного вида.

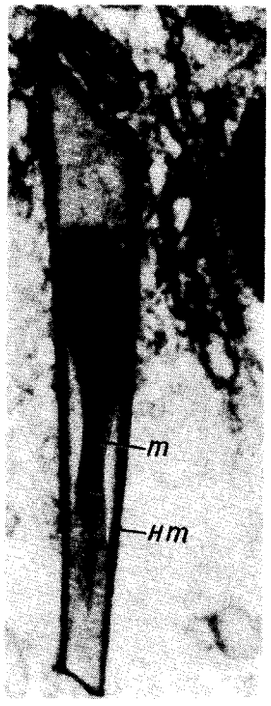


Рис. 132. Образование тяжа внутри наружной трубки (из: Успенская, 1984) (ув. 27 300).

нт — наружная трубка, *т* — тяж.

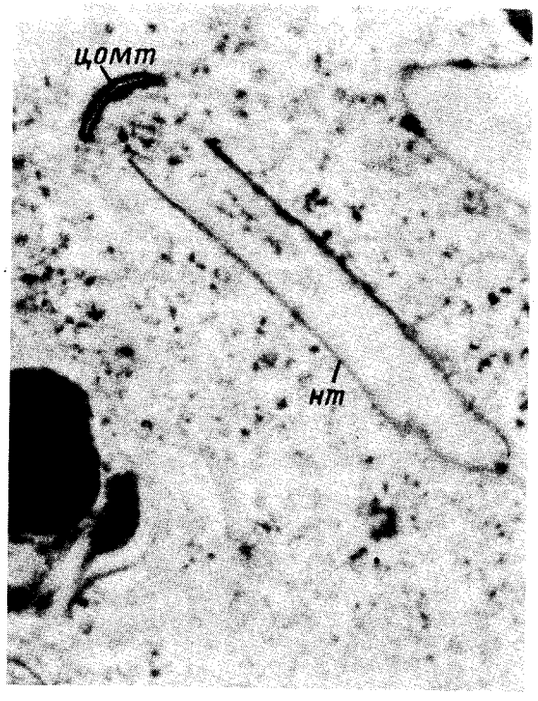


Рис. 133. Структура, напоминающая центр образования микротрубочек у конца наружной трубки стрекательной нити (из: Успенская, 1984) (ув. 46 500).

нт — наружная трубка стрекательной нити, *цомт* — центр образования микротрубочек.

Все описанные выше картины бесполого размножения, спорообразования и полового процесса происходят на фоне изменения образа жизни миксоспоридий, резкой смены условий окружающей среды и перехода из одного хозяина в другого. Спора, возникшая в вегетативной форме, служит для переноса амебоидного зародыша через внешнюю среду из одного хозяина в другого. Соответственно первая задача, стоящая перед паразитом, – обеспечение выхода споры во внешнюю среду. При паразитировании в полостях желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев, в боуменовых капсулах выход спор осуществляется через соответствующие протоки. При паразитировании в тканях, на жабрах, на коже, иногда в мышцах – через разрыв стенки цисты и ткани хозяина. В некоторых случаях, например при паразитировании в мышечных волокнах у Multivalvulida, используется полный гистолиз тканей хозяина после его гибели (*Kudoa histolytica*, *K. thyrsitis*, *K. musculiquefasciens* и др.). В других случаях разрыв цисты способствует перебросе спор к желчному пузырю или к почкам, откуда споры выходят, используя выводящие каналы. Иногда выходу наружу спор *Kudoa*, паразитирующих в мышечных волокнах, способствует деятельность хищных головоногих, разрывающих ткани рыбы при их поедании. Наконец, выход спор наружу часто обеспечивается гибелью зараженной рыбы. Например, гибель лососевых после нереста или при сильном заражении *Myxosoma cerebralis* способствует выходу спор из окостеневших участков тела.

У некоторых видов *Kudoa* (*K. nova*, *K. alliaria* и др.) выход спор наружу

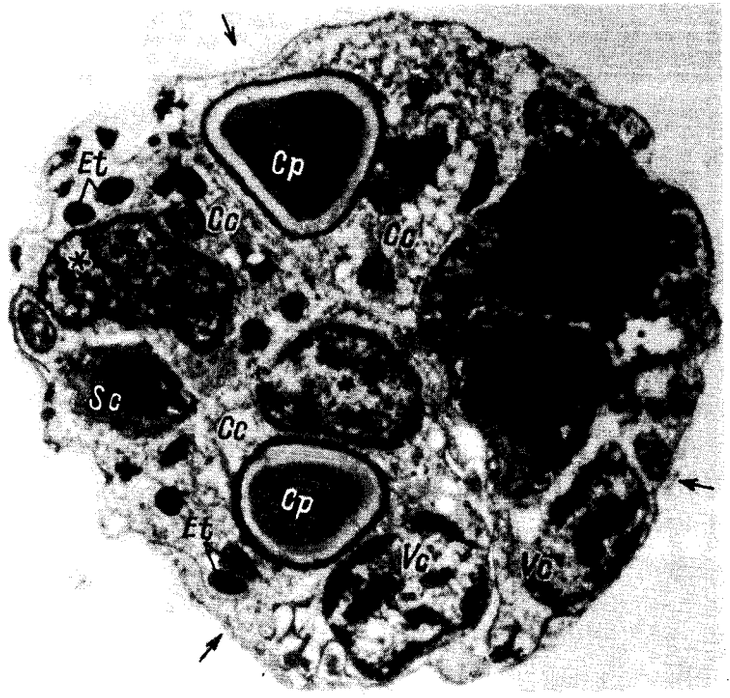


Рис. 134. Молодой диспоробластический панспоробласт с различными типами клеток (из: Desser, Paterson, 1978a).

Vc – вальвогенная клетка, *Et* – наружная трубка зачатка полярной капсулы, *Cp* – зачаток полярной капсулы, *Cc* – капсулогенная клетка, *Sc* – клетка амебоидного зародыша. *Звездочкой* обозначены ядра капсулогенной клетки, *стрелки* указывают на цитоплазму панспоробласта.

обеспечивается весьма интенсивным заражением рыб со сравнительно высокой естественной смертностью.

Из обзора всего жизненного цикла миксоспоридий видно, что нет принципиальной разницы между видами, паразитирующими в тканях, клетках или полостях; между видами с крупными или мелкими вегетативными стадиями; между малоспоровыми и многоспоровыми вегетативными формами. Все типы бесполого размножения также не имеют принципиальных отличий. Все связано с количеством делений, разными сроками существования тех или иных типов вегетативных форм, с размерами последних, а также со степенью отставания деления цитоплазмы вегетативных стадий от деления вегетативных ядер и генеративных клеток.

Таким образом, все разнообразие миксоспоридий, их жизненных циклов, даже, казалось бы, заметные качественные различия их связаны с количественным проявлением тех или иных процессов.

Успенская (1984) отмечает, что поскольку бесполое размножение миксоспоридий представляет собой плазмотомию, т. е. деление на многоядерные и многоклеточные участки, то в соответствии с взглядами Гартмана (1936) оно принципиально отличается от бесполого размножения одноклеточных животных – цитогонии и поэтому должно рассматриваться как вегетативное размножение.

Полностью соглашаясь с Успенской в этом вопросе, мы не можем принять ее оценку спорогенеза. По аналогии с растениями она рассматривает спорогенез как бесполое размножение. С этим можно было бы согласиться, если бы споры

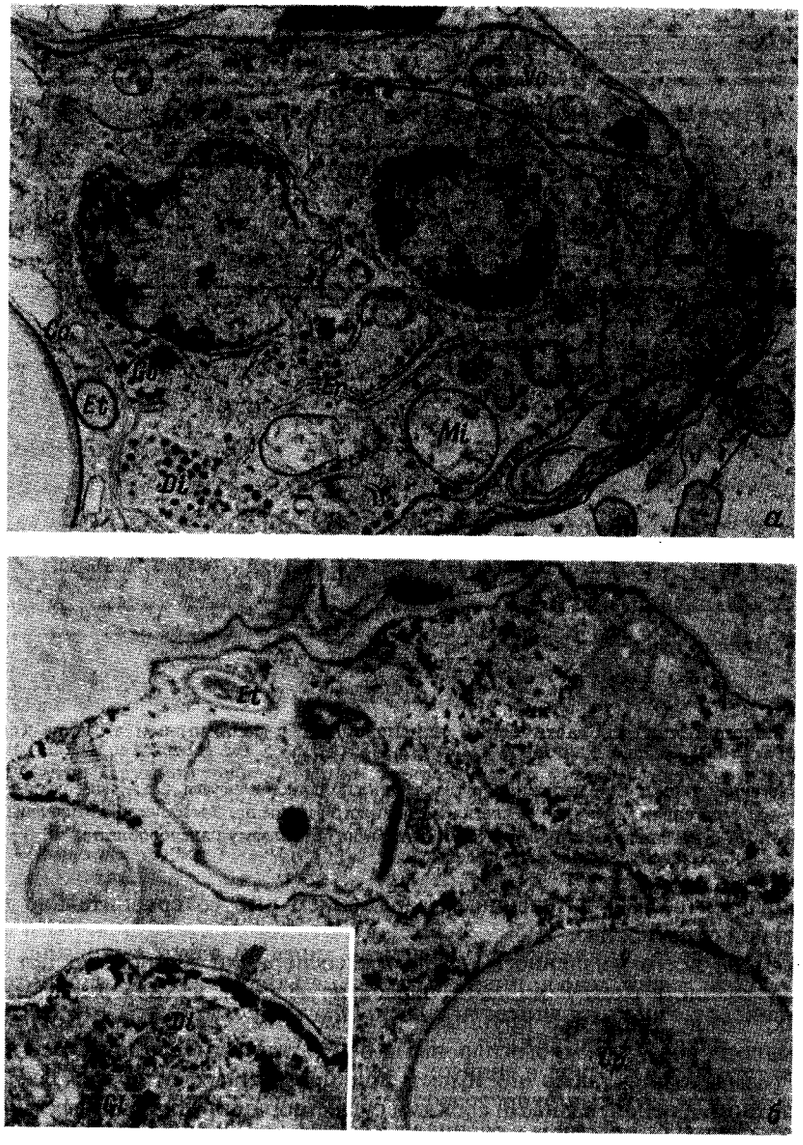


Рис. 135. Развитие амебоидного зародыша *Thelohanellus nikolskii* (из: Desser et al., 1983b) (ув. 14 850).

а, б – разные срезы. *Vc* – вальвогенная клетка, *Ju* – шов, *Cc* – капсулогенные клетки, *Et* – наружная трубка, *Er* – зернистый эндоплазматический ретикулум, *Mi* – митохондрии, *Go* – аппарат Гольджи, *Di* – сферические включения, *Cp* – полярная капсула, *Gl* – гликоген.

миксоспоридий были одноклеточные и увеличение их числа можно было бы рассматривать как цитогонию, т. е. размножение клеток. Поскольку споры миксоспоридий – многоклеточное образование, мы должны рассматривать у них спорогонию как один из вариантов вегетативного размножения на гаплоидной фазе. Эти термины имеют лишь теоретическое значение. Правильно понимая процесс вегетативного размножения у миксоспоридий, мы можем сохранить за ним прежнее название – бесполое размножение.



Рис. 136. Гликоген в спорах *Myxobolus* sp. (из: Desser, Paterson, 1978b).

а – продольный разрез через зрелую спору, *б* – скопление β-гликогена (ув. 74 100). *Pc* – полярная капсула. *Стрелка* указывает на йодофильную вакуоль в амебоидном зародыше (ув. 18 000).

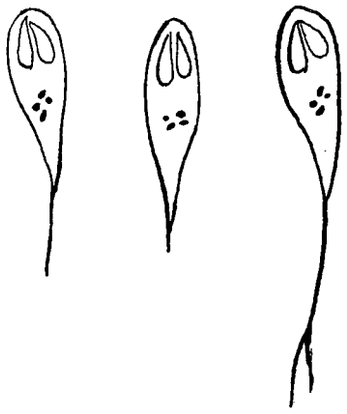


Рис. 137. Спирализация хромосом в ядрах амебоидного зародыша *Henneguya psorospermica* (окраска уксуснокислым кармином)
(рисунок В. Н. Семенович и С. С. Шульмана).

На этом можно было бы и завершить анализ жизненного цикла миксоспоридий, если бы сравнительно недавно не появились новые сенсационные данные, которые коренным образом могут изменить представление как о жизненном цикле миксоспоридий, так и о них самих.

В 1983 г. были опубликованы статьи (Lom et al., 1983b, 1983c), где в развернутом виде подводится итог всем работам, посвященным так называемым неопознанным паразитическим организмам (или UBO) из крови карповых и других рыб (Смирнова, 1971; Csaba, 1976; Кудряшова, Наумова, 1978; Molnar, 1980a; Bucsec, Csaba, 1981; Lom, Dykova, 1982).

Широко используя как световую, так и электронную микроскопию, авторы пришли к неожиданному выводу о том, что все великое многообразие паразитов следует рассматривать как наиболее ранние стадии жизненного цикла миксоспоридий, назначение которых – размножение в кровяном русле. По мнению Мольнера и большинства других упомянутых выше авторов, ранние стадии *Sphaerospora renicola*, каковыми они считают неопознанных кровепаразитов, являются возбудителями воспаления плавательного пузыря (ВПП) у карповых.

Основным доводом в пользу этой концепции служат часто встречающиеся совпадения находок этих неопознанных паразитов крови с сильной инвазией почек некоторыми миксоспоридиями (*Sphaerospora renicola* и *S. cyprini*), а также элементы сходства некоторых неопознанных кровепаразитов с миксоспоридиями. Одним из первых важных элементов этого сходства, по мнению авторов, является то, что и у этих неопознанных паразитов одна клетка может заключать в себе другую, способную к делению клетку.

Авторы считают это свойством, характерным только для *Cnidospora* (=*Myxosporea*) и *Paramyxea*. В качестве дополнительных элементов сходства они приводят отсутствие центриоли (у *Paramyxea* она имеется); наличие вблизи ядра пакетов или лент микротрубочек, которые отсутствуют у *Paramyxea*, но обнаружены в генеративных клетках и ядрах, образующих спору у *Sphaerospora renicola*, *Ortholinea polymorpha* и *Kudoa* sp.; большое количество рибосом; чрезвычайно неправильная форма ядра с мембранами, заходящими внутрь ядра (что встречается у некоторых миксоспоридий); и, наконец, сходство некоторых форм с перицитами (т. е. панспоробластами) миксоспоридий.

Далее, авторы считают, что в пользу миксоспоридной природы неопознанных кровепаразитов свидетельствуют большое разнообразие в характере их деления и отсутствие в них точной последовательности, а также картины, напоминающие почкование плазмодиев. Даже уникальный характер движения неопознанных кровепаразитов (с помощью тонкой складки плазмалеммы, напоминающей ундулирующую мембрану) почему-то рассматривается авторами как „хорошее доказательство" в пользу сближения их с миксоспоридиями, хотя таких образований у миксоспоридий нет.

Нетрудно видеть, что все отмеченные выше признаки можно скорее рассматривать как аналогию, связанную со слабой интеграцией организма или с особым физиологическим состоянием. Поэтому они могут конвергентно возникать у самых разнообразных одноклеточных организмов. Соответственно они не могут

рассматриваться даже как свидетельство систематической близости. Более того, на фотоснимке, иллюстрирующем митоз неопознанных кровепаразитов, мы видим 6 хромосом (Lom et al., 1983c, рис. 2–21), тогда как для диплоидного набора миксоспоридий достоверно установлено наличие 4 хромосом.

Прежде всего следует отметить, что паразитирование в крови – не обязательное звено в жизненном цикле миксоспоридий. Все виды миксоспоридий, паразитирующие в желчном пузыре и составляющие значительную часть их фауны, используют желчный проток, а не кровяное русло для попадания к месту паразитирования, что очень достоверно и убедительно подтверждено экспериментами (Thélohan, 1895; Auerbach, 1910c, 1910d, и др.). Кровяное русло используют, по-видимому, все виды, паразитирующие в других органах. Естественно, что первичные стадии амебоидного зародыша, вышедшего из споры, должны находиться в крови, где они и обнаруживаются. Не исключено, что в великом многообразии кровепаразитов, найденных в карпе, встречаются и ранние стадии плазмодиев миксоспоридий. Возможно, что именно они дают картину некоторого сходства неопознанных кровепаразитов с миксоспоридиями. Вместе с тем в кровяном русле карпа попадаются особи, совершенно непохожие на миксоспоридий, образование многих (до 8) клеток внутри одной клетки с единственным ядром, образование каких-то „остаточных телец", которые к тому же иногда делятся. Все это ни разу не встречалось у миксоспоридий, паразитирующих в желчном пузыре, жизненный цикл которых, благодаря работам многих исследователей (Thélohan, 1895; Auerbach, 1909b, 1909c, 1910c, и др.) сравнительно хорошо прослежен.

Даже основной довод авторов в пользу миксоспоридной природы кровепаразитов – временно́е совпадение зараженности рыб ими и миксоспоридиями – нельзя считать безупречным. По логике вещей в этом случае неопознанные кровепаразиты должны были встречаться в крови всех рыб, зараженных миксоспоридиями, которые используют кровяное русло для попадания в тот или иной орган или ткань хозяина. Исключение составляют только паразиты желчного пузыря. Между тем неопознанные кровепаразиты встречались преимущественно у карпов, в меньших количествах и очень редко у линя, пескаря и налима. Остается непонятным, почему у всех других рыб, обладающих богатой фауной миксоспоридий, зараженность которыми подчас очень высока, неопознанные кровепаразиты не обнаружены или во всяком случае встречаются редко и в небольших количествах.

Даже у карпов, у которых неопознанные кровепаразиты встречались в значительном числе, одновременное заражение ими и миксоспоридиями (основной довод в пользу миксоспоридной природы этих кровепаразитов) наблюдалось только в отношении двух видов – *Sphaerospora renicola* и *S. cyprini*. В отношении третьего паразита почек – *Hoferellus cyprini* – эта закономерность не подтвердилась. Более того, по данным самих авторов (Lom et al., 1983b, 1983c), одновременная зараженность миксоспоридиями *Sphaerospora* и неопознанными кровепаразитами наблюдалась только у сеголеток карпа и не имела места уже у годовиков.

Таким образом, пока нет достаточно убедительных доказательств того, что неопознанные кровепаразиты являются обязательной составной частью жизненного цикла большинства видов миксоспоридий. Все отмеченные выше авторы почему-то полностью исключают возможность случайных, а в некоторых случаях, по-видимому, вполне закономерных одновременных заражений рыб разными паразитами. Между тем только это и может объяснить все указанные выше несоответствия.

Самым уязвимым местом в концепции Лома с соавт. является тот факт, что им так и не удалось проследить превращение стадий развития неопознанных кровепаразитов в достоверные плазмодии миксоспоридий. Нет убедительного морфологического ряда, иллюстрирующего этот переход.

Экспериментальное заражение, по нашему мнению, также не доказало единой природы неопознанных кровепаразитов и миксоспоридий. В тех случаях, когда происходило заражение, сравнительно редко имело место наличие у зараженных реципиентов и кровепаразитов, и цист со спорами миксоспоридий. Однако даже случаи одновременного заражения и теми и другими ничего не доказывают, ибо в гомогенате, взятом из больной рыбы, они могли существовать независимо друг от друга. Более того, опыты Мольнара скорее свидетельствуют в пользу именно последней точки зрения. В крови некоторых рыб из контроля, как отмечает Мольнар, были обнаружены неопознанные кровепаразиты при полном отсутствии миксоспоридий. Если считать их начальными стадиями развития миксоспоридий, становится необъяснимым полное отсутствие их дальнейшего развития в контроле. Ведь за тот же период в реципиентах после введения гомогената наряду с кровепаразитами иногда обнаруживались и споры *Sphaerospora renicola* – здесь почему-то полное развитие миксоспоридий осуществлялось. При переливании крови от доноров, зараженных только кровепаразитами, у реципиентов ничего, кроме тех же кровепаразитов, обнаружено не было, что также не подтверждает предположения, что они – ранние стадии миксоспоридий. Это несоответствие легко объяснимо, если признать, что в контроле встречались рыбы, зараженные только кровепаразитами, но свободные от миксоспоридий, а реципиенты получали гомогенат плавательного пузыря от доноров со смешанным заражением. Чистоту и корректность постановки опыта можно соблюсти при заражении рыб миксоспоридиями лишь естественным путем, т. е. посредством скармливания рыбам инвазионных спор. Именно таким путем успешно осуществляли заражение ряд исследователей (Thélohan, 1895; Laveran, 1897, 1898a; Auerbach, 1909b, 1909c, 1910c; Успенская, 1955a, 1978б; Ahmed, 1973; Taylor, Lott, 1978; Юнчис, 1984a, 1984б, и др.). Таким образом, эксперимент Мольнара скорее опровергает, но уж во всяком случае не доказывает идентичность кровепаразитов и миксоспоридий. Также нуждается в проверке его предположение о том, что миксоспоридии являются возбудителями воспаления плавательного пузыря. Следует при этом учесть, что гибель хозяина до завершения жизненного цикла миксоспоридий, т. е. до образования спор, биологически не оправдана, так как не способствует устойчивости системы паразит–хозяин. Нельзя согласиться и с мнением Групчевой, Дыковой и Лома (Crupcheva et al., 1985) о том, что наблюдения над сезонным заражением карпа неопознанными кровепаразитами и *Sphaerospora renicola* якобы подтверждают идентичность этих форм. В случае их правоты вспышка зараженности кровепаразитами должна была бы предшествовать увеличению экстенсивности заражения более поздними стадиями жизненного цикла *S. renicola*. Между тем пики зараженности кровепаразитами в одном случае совпадали (июль 1981 г.), в другом случае не совпадали (сентябрь 1981 г.) и лишь в феврале–мае 1982 г. нарастание зараженности кровепаразитами действительно предшествовало увеличению зараженности сфероспорой. Однако это сравнительно небольшое нарастание плохо увязывается с последующим сильнейшим скачком зараженности сфероспорами. Соответственно мы и в этом случае не можем согласиться с мнением авторов о том, что сезонная динамика зараженности кровепаразитами и сфероспорой свидетельствует в пользу их гипотезы. Еще больший разнобой наблюдается при сопоставлении зараженности кровепаразитами и *Hofferellus cyprini*.

Еще более сенсационный характер носят выводы американских ученых (Markiw, Wolf, 1978, 1983a, 1983b; Wolf, Markiw, 1981, 1984). Отправным пунктом их гипотезы послужили прежде всего неудачи при экспериментальном заражении молоди форели спорами *Myxosoma cerebralis* (мы считаем это неудачей, поскольку, как мы увидим дальше, такого рода эксперименты некоторых исследователей дали положительный результат). Несмотря на то что авторы перед заражением молоди

форели выдерживали споры *M. cerebralis* в течение 3–4 мес для окончательного созревания, заражение мальков происходило лишь в тех аквариумах, где находились различные виды олигохет сем. Tubificidae. Зараженными оказались и те рыбы, которым искусственно скармливали тубифицид. На этом основании Вольф и Маркив пришли к выводу о двухххозяинном жизненном цикле *M. cerebralis*, где обязательными звеньями являются не только лососевые рыбы, но и тубифициды. Рыба, по их мнению, может лишь в том случае заразиться *M. cerebralis*, если она заглатывает тубифицид.

Для проверки этого предположения ими были подвергнуты исследованию и тубифициды. С помощью методов флуоресцентных антител для выявления антигена *M. cerebralis* были обнаружены на срезах тубифицид очаги, чувствительные к антигенам *M. cerebralis*, – какие-то „реактивные тельца", природу которых они, к сожалению, не смогли выявить. Скармливание мелким форелям тубифицид из этой партии вызвало их заражение. При исследовании тубифицид из стерильного грунта, куда были добавлены споры *M. cerebralis*, внутри них (локализация не указана) были найдены не споры *M. cerebralis*, а споры актиномиксидий из рода *Triactinomyxon*. Через 3.5 мес споры *Triactinomyxon* были обнаружены в воде.

По данным этих авторов, споры *Triactinomyxon* дают положительную реакцию при использовании метода флуоресцентных антител на антигены *M. cerebralis*. Это обстоятельство они сочли неопровержимым доказательством идентичности спор актиномиксидий и миксоспоридий, забывая при этом о полученной ими же однотипной иммунной реакции на представителей разных семейств инфузорий – *Ichthyophthirius multifiliis* и *Tetrahymena pyriformis*. И в этом и в другом случае, по нашему мнению, имеет место неспецифическая иммунная реакция, не дающая никаких поводов не только для идентификации, но и для признания их систематической близости. Еще не приступая к экспериментам по заражению мальков форели спорами *Triactinomyxon*, Вольф и Маркив сделали ряд далеко идущих выводов. По их мнению, споры *M. cerebralis* после попадания в воду заражают представителей сем. Tubificidae, где после сложного развития возникает спора *Triactinomyxon*. Форель же, наоборот, заражается вертежом лишь после поедания спор *Triactinomyxon*. В организме рыбы опять-таки протекает сложный процесс превращения актиномиксидной формы в миксоспоридную.

В связи с этим авторы предложили изменить название возбудителя вертежа форели с *M. cerebralis* на *Triactinomyxon gyro-salmo* и сохранить название *M. cerebralis* для организма, паразитирующего в тубифицидах. По их мнению, и все другие миксоспоридии (в первую очередь возбудители заболеваний прудовых рыб *Ceratomyxa shasta* и *Henneguya exilis*) тоже должны иметь промежуточных хозяев – олигохет. Следствием этого должно быть, во-первых, сведение воедино двух классов – Myxosporea и Actinomyxea; во-вторых, изменение методов борьбы с вертежом путем воздействия на олигохет.

Для подтверждения этой гипотезы были проведены дополнительные эксперименты (Markiw, 1985, 1986a, 1986b, 1989a, 1989b). Была предпринята попытка экспериментального заражения спорами. Споры актиномиксидии *Triactinomyxon ignotus* поместили в аквариум с форелью, и в этом случае произошло заражение форелей *Myxosoma cerebralis*. По наблюдениям Маркив, споры *Triactinomyxon* при контакте с форелью постепенно, после экструзии их полярных капсул, освобождались от амебоидных зародышей. При обследовании подопытных форелей в их крови и в клетках глотки, кожи и подкожной клетчатки были обнаружены клетки, трактуемые автором как неопознанные кровепаразиты. Поскольку Вольф и Маркив также считают их ранними стадиями развития миксоспоридий, они сочли все это доказательством заражения подопытных форелей вертежом при помощи спор *Triactinomyxon*. Внедрение амебоидных зародышей спор актиномиксидии, по их

мнению, происходит не только путем заглатывания через рот, но и непосредственно через стенку глотки и покровы. Таким образом, Вольф и Маркив для окончательного доказательства своей гипотезы использовали столь же недоказанную другую гипотезу.

Выводы Вольфа и Маркив, коренным образом меняющие представления об актиномиксидиях и миксоспоридиях, равно как и обо всем типе Cnidospora (=Myxozoa) в целом, – пожалуй, самая смелая из всех гипотез, возникших после 1881 г., когда Бючли (Bütschli, 1881a) дал первое научное обоснование миксоспоридий как самостоятельного таксона. За истекшие 10 лет возникла оживленная дискуссия по этому вопросу, которая продолжается и по сей день.

Ряд авторов признали трубочников в качестве промежуточных хозяев у целого ряда других видов миксоспоридий: *Ceratomyxa shasta* (Bartholomew et al., 1992), *Sphaerospora ictaluri* (Hedrick et al., 1990), *S. renicola* (Odening et al., 1989), *Myxobolus pavlovskii* (Kent et al., 1990, 1993; Ruidisch et al., 1991), *M. arcticus* (Kent et al., 1990, 1993), *Hoferellus cyprini* (Grosscheider et al., 1992; El-Matbouli et al., 1992), *H. carassii* (Hedrick et al., 1992) и др.

С другой стороны, значительная часть исследователей продолжает оставаться на своей прежней точке зрения, считая новейшие взгляды недостаточно аргументированными и доказанными, а часто и просто противоречивыми. Мы далеки от того, чтобы не признавать факты, изложенные сторонниками двухxозяинного жизненного цикла, или недооценивать их. Мы даже рады, что жизненным циклам уделено такое большое и серьезное внимание. Но нас пугает поспешность глобальных выводов. Для естествоиспытателя необходимы чрезвычайная тщательность наблюдений за каждым этапом жизненного цикла с учетом всех изменений морфологии, физиологии и поведения изучаемого объекта. Между тем во всех исследованиях сторонников двухxозяинного жизненного цикла четко не прослеживается переход от актиномиксидной формы к миксоспоридной и наоборот. Во всех работах суть этих процессов не раскрывается. Но именно они и только они должны служить неопровержимым доказательством двухxозяинного цикла. Непонятны и некоторые другие особенности, имеющие место в наблюдениях сторонников усложненного жизненного цикла, равно как непонятно, для чего эта усложненность нужна. Не ясны и детали жизненного цикла. Во всех работах, посвященных жизненному циклу миксоспоридий, Маркив и Вольф так и не приводят четких данных о том, какие изменения происходят в морфологии паразитов за длительные периоды их пребывания в обоих предполагаемых хозяевах. Нет ни одного конкретного морфологического ряда, а это фактически лишает основы их выводы и наблюдения.

Казалось бы, для подтверждения этой гипотезы, совершающей полный переворот всех ранее установленных взглядов и наблюдений и меняющей наше представление об экологии миксоспоридий и актиномиксидий, а также об их положении в системе животного царства, необходим тщательный морфологический анализ всех этапов жизненного цикла. Именно таким путем можно было бы доказать трудно объяснимый переход от спор одного плана строения к спорам, построенным по совершенно иному принципу. Как раз этого мы пока в данной гипотезе и не находим.

Вместо того чтобы попытаться объяснить результаты экспериментов и иммунных реакций, Вольф и Маркив, а также их последователи предпочли отказаться от всех ныне существующих представлений, построенных на основании почти столетних исследований и наблюдений. Данные работ ряда исследователей по заражению рыб миксоспоридиями полностью игнорируются. Между тем уже с самого начала эти эксперименты не только успешно проводились, но и сопровождались скрупулезными и конкретными наблюдениями за поведением и развитием паразитов и связанными с этим изменениями их морфологии. Для наблюдения за паразитами

рыбам скармливали пакетики из фильтровальной бумаги, наполненные спорами (Thélohan, 1895), или пропитанные ими кусочки сердцевины бузины (Auerbach, 1909b, 1909c, 1910c). Помещая эти кусочки в тот или иной участок пищеварительной системы и с помощью нитки изымая их оттуда же, авторы получали возможность наблюдать все сопутствующие изменения в состоянии спор, а также в развитии и поведении их амебоидных зародышей. Именно таким образом был неопровержимо доказан путь попадания в организм рыб миксоспоридий через рот и его глубокая связь с питанием и пищеварением (разделы 3.3.1 и 3.3.2). В дальнейшем этот метод заражения был многократно и успешно использован другими исследователями для ряда видов. Не составляла исключения и *Myxosoma cerebralis*, о чем свидетельствуют работы Успенской (1955б, 1957б), Тейлора и Лотта (Taylor, Lott, 1978), Приходы (Prihoda, 1983). Во всех случаях с той или иной степенью точности достоверно прослежено развитие миксоспоридий. Особенно хорошо изученными оказались, как уже указывалось, паразиты желчного пузыря, менее четко изучены все другие паразиты, использующие для попадания в нужные органы кровеносное русло. Что касается описания двухxозяинного жизненного цикла, то там неясны даже некоторые важнейшие его детали. Для примера остановимся на наиболее четкой схеме жизненного цикла, предложенной Эль-Матбоули и Хофманом (El-Matbouli, Hoffmann, 1991). Первые споры *Myxosoma cerebralis* были обнаружены в полости кишечника олигохет (*Tubifex tubifex*) на 22-й день после начала эксперимента. Через 25 дней, т. е. еще через 3 дня, произошла экструзия полярных капсул. Некоторые из них находились в непосредственной близости к стенке кишечника, значительная часть спор лежала в просвете кишечника. В спорах при этом отсутствовал и амебоидный зародыш. О поведении и судьбе амебоидного зародыша не сообщается. Очевидно, авторы не наблюдали ни выхода его из споры, ни внедрения в эпителиальные клетки. Далее следует почти 60-дневный перерыв, во время которого амебоидный зародыш нигде обнаружен не был. Лишь через 2 мес неизвестно чей амебоидный зародыш появляется в клетках эпителия кишечника. Между тем за это время могло произойти новое заражение, – возможно, именно актиномиксидными спорами, ибо миксоспоридные амебоидные зародыши, судя по изложению авторов, никак себя не проявили. Спорогенез, продолжавшийся 30 дней, привел к образованию спор актиномиксидий (*Triactinomyxon*). Уже на этом отрезке времени видно, что ни выхода зародышей из споры, ни внедрения его в клетки эпителия авторы не наблюдали. В связи с этим изображенные на схеме рисунки, показывающие вторичный выход в полость кишечника и вторичное внедрение в клетки эпителия, являются не результатом наблюдений, а лишь ничем не обоснованной догадкой. Куда делся амебоидный зародыш миксоспоридий, мы не знаем, как и не могут знать при таком способе наблюдений и авторы. Еще менее доказательно утверждение авторов о том, как развивается актиномиксидная клетка в рыбе и как она превращается в плазмодий, дающий споры миксоспоридного типа. Вместо хорошо увязанного процесса приводятся отрывочные данные. На фоне такого рода наблюдений значительно более убедительно выглядят эксперименты Телоана (Thélohan, 1893) и особенно Ауербаха (Auerbach, 1909b, 1909c, 1910c), где исследователь тщательно прослеживал именно судьбу конкретных спор и амебоидных зародышей.

По-видимому, сторонники двухxозяинного жизненного цикла не учитывают сложности условий, определяющих возможность развития миксоспоридий в организме рыбы. Опыты Юнчиса (1974, 1984б) особенно ярко показали, что одного попадания спор даже в специфичного хозяина недостаточно для нормального развития миксоспоридий. Большую роль здесь играют и другие факторы. В одних случаях это необходимость дозревания (aging) спор во внешней среде, в других – соответствующая температура, в-третьих – возраст рыбы, определяющий, с одной

стороны, возможность заглатывания споры, с другой – строение стенки кишечника; наконец, – определенный химизм его содержимого (обусловленного питанием рыбы) и многое другое. Так, заражение щуки специфичными паразитами *Myxidium lieberkuehni* и *Myxosoma anurum* возможно лишь при переходе к питанию рыбой, а заражение карповых рыб *Chloromyxum fluviatile* и *Myxobolus pseudodispar* – лишь при питании планктонными раками. Возможно, что питание молоди форели тубифицидами создает необходимый для развития *M. cerebralis* химизм пищеварительного тракта. Опыты некоторых исследователей (Taylor, Lott, 1978) показали, что состояние, необходимое для нормального развития спор, по-видимому, может быть обеспечено и другими факторами, например прохождением спор *M. cerebralis* через кишечник утки и кряквы или наличием на дне аквариума ила. Естественно, что и эти эксперименты далеко не исчерпывают всего многообразия и сложности условий, обеспечивающих развитие *M. cerebralis* в рыбе. Многое нам еще неизвестно, однако именно это обстоятельство требует особой осторожности в выводах.

Предположение о том, что жизненный цикл всех видов миксоспоридий обязательно должен проходить через олигохет, лишен и экологического обоснования. Значительное число видов миксоспоридий паразитируют в планктофагах и хищниках, не имеющих пищевых связей с олигохетами. Огромное число самых разнообразных видов широко распространено в морских и океанических просторах, где не только пищевая связь с олигохетами, но и пространственная близость пелагических рыб и крупных спор актиномиксидий весьма проблематична. Если принять точку зрения Маркив и Вольфа, становится непонятной адаптация спор миксоспоридий к образу жизни и способу питания хозяев-рыб, поскольку, по их концепции, споры миксоспоридий должны быть адаптированы к олигохетам, а не к рыбам. Все это свидетельствует о неправомерности предположений этих авторов, касающихся наличия обязательного промежуточного хозяина у миксоспоридий. Это подтверждается и экспериментами, поставленными английскими исследователями (Hamilton, Canning, 1987). Они установили, что заглоченные тубифицидой (*Tubifex tubifex*) споры *Myxosoma cerebralis* не развивались в ней. К тому же в условиях Англии не наблюдалось корреляции и между появлением *T. dubium* и заражением *M. cerebralis.*

Скопление опустошенных спор в кишечнике трубочников, представленное на фотографиях Эль-Матбоули и Хофмана (El-Matbouli, Hoffmann, 1991), может служить иллюстрацией, подтверждающей их наблюдения.

Сторонники двухxозяинного цикла миксоспоридий фактически полностью отказались от всех ранее установленных взглядов, основанных на огромном числе наблюдений и экспериментов. Между тем три главы настоящей монографии (гл. 4–6) содержат богатейший материал, свидетельствующий о том, что форма и строение спор есть результат не только их адаптации к сохранению и защите амебоидного зародыша во внешней среде, но и совершеннейший аппарат для попадания в своего основного хозяина – рыбу, где большую роль играет способность спор к ускоренному или замедленному опусканию на дно или к парению на определенном уровне, который соответствует месту пребывания его хозяев – пелагических или батипелагических рыб. Поэтому трудно было бы предполагать, что медленно опускающиеся или парящие споры, специфичные для щуки, которая берет пищу из толщи воды, адаптированы к попаданию не в своего хозяина, а в живущего на дне трубочника, которым щука никогда не питается.

Вольф и Маркив, а также все сторонники их гипотезы не сумели пока еще столь же подробно и убедительно проследить развитие амебоидных зародышей спор *M. cerebralis* до образующих споры вегетативных стадий актиномиксидий, подобно тому, как это уже было сделано Телоаном, Ауербахом и другими исследователями. Недостаток такого рода наблюдений компенсируется использованием еще не доказанных гипотез и смелыми предположениями. Не учитывается также возможность неспецифических иммунных реакций. В связи с этим необходимо прежде всего тщательное изучение жизненного цикла не только *M. cerebralis*, но и представителей других видов миксоспоридий, относящихся к разным таксонам. Уже имеющиеся примеры успешного прямого заражения рыб миксоспоридиями (в том числе и *M. cerebralis*), по нашему мнению, пока еще не дают нам возможности принять на веру гипотезу Вольфа и Маркив. Будем надеяться, что дальнейшие исследования жизненного цикла миксоспоридий, направленные на непосредственное наблюдение за изменением морфологии и поведения паразита, позволят в недалеком будущем объяснить непонятные моменты в жизненном цикле *M. cerebralis.*

Даже если принять на веру, что трубочники играют некую, очень важную роль в существовании всех видов миксоспоридий, то и в этом случае не следует забывать, что пока число исследованных в этом направлении видов миксоспоридий очень невелико (всего 12 видов + 3 неопределенных вида). Сами же исследования находятся лишь на первых этапах постижения истины.

Из всего сказанного видно, что нет достаточных оснований, для того чтобы предполагать обязательное наличие промежуточных хозяев у всех миксоспоридий. Однако не исключено, что их отдельные виды могут факультативно использовать других животных. Так, вероятность прохождения спор *Myxosoma cerebralis* через кишечник водоплавающих птиц может способствовать широкому географическому распространению этого вида; с другой стороны, факультативный транзит спор этого паразита через кишечник олигохет, по-видимому, может заметно увеличить вероятность их попадания в рыб, питающихся олигохетами. То же можно предполагать и для других видов миксоспоридий. Все это требует специальной экспериментальной проверки.

Крайне важно понять, для чего необходимо усложнение жизненного цикла и наличие двух следующих друг за другом половых процессов: ведь у актиномиксидий отсутствует бесполое размножение. Даже если в некоторых случаях и имеет место какая-то связь между миксоспоридиями и актиномиксидиями, то очень опасно распространять на всех миксоспоридий (более 1100 видов!) результаты исследования 15 видов. Гипотеза усложненного жизненного цикла миксоспоридий может быть нами принята лишь в том случае, когда будет четко показан переход от одного типа спор к другому, объяснено, почему споры миксоспоридного типа адаптированы к попаданию в рыбу, а не в тубифицид, а также указано, каким образом происходит заражение рыб, никогда не имеющих пищевой и пространственной связи с олигохетами.

ГЛАВА 4

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИИ И ФИЗИОЛОГИЯ

4.1. Вегетативные стадии

Основные функции вегетативных стадий – питание, рост, бесполое размножение и спорогенез. Именно эти процессы, проходящие на фоне сложных взаимоотношений как с отдельными тканями и органами, так и со всем организмом хозяина, определяют размер, форму, структуру и другие особенности вегетативных стадий.

4.1.1. Питание

Сведения о питании миксоспоридий, к сожалению, еще весьма скудны. Прежде всего, по-видимому, для всех вегетативных стадий миксоспоридий характерно внеклеточное дистантное переваривание. Давно известно, что мелкие амебоидные плазмодии *Myxosoma cerebralis* осуществляют ферментативное расщепление основного вещества хряща лососевых, активно передвигаясь в полостях, возникших в результате этого расщепления (рис. 212) (Hofer, 1903; Plehn, 1924; Halliday, 1976; Успенская, 1979б, 1981б, 1984, 1987б, 1988). То же наблюдается у *M. cartilaginis*. Небольшие трофозоиты *Henneguya plasmodia*, паразитирующие в эпителии жабр *Ictalurus punctatus*, активно двигаются в создаваемых ими лакунах (Davis, 1922). По мнению Грэвен (Greven, 1956), миксоспоридии родов *Myxobolus* и *Henneguya* из жаберных лепестков питаются кровью, в первую очередь эритроцитами, а возможно, и другими клетками. При этом вначале происходит гемолиз эритроцитов, что трудно представить без воздействия каких-нибудь химических реагентов, выделяемых паразитами. Находящийся внутри мышечного волокна крупный плазмодий *Kudoa quadratum*, по данным Успенской (1981в, 1982а, 1984), лизирует фибриллы мышечного волокна (рис. 28). То же самое отмечено и для плазмодиев *Unicapsula muscularis* из мышечных волокон палтуса (Davis, 1923). У многих Multivalvulida гистолизу подвергаются не только миофибриллы, но и плазмалемма мышечных волокон, причем высвободившиеся плазмодии окружаются соединительнотканной капсулой хозяина. Некоторые виды рода *Kudoa* подвергают частичному гистолизу даже ткани, находящиеся вокруг этой капсулы. Наконец, у многих видов (*Kudoa thyrsitis, K. histolytica, K. musculiquefasciens* и др.) гистолизу подвергается как соединительная, так и вся мышечная ткань зараженной рыбы. По нашим данным, у зараженного снека (*Thyrsites atun*) в конечном итоге происходит полный гистолиз тканей, причем неоднократное многомесячное замораживание рыбы лишь временно останавливает этот процесс, возобновляющийся каждый раз после дефростации (Ковалева и др., 1979). По данным А. В. Лосевой (1973, 1976) и Лосевой и Кизеветтер (1976), такая деструкция тканей связана с тем, что под влиянием ферментов паразита в мышечной ткани зараженной рыбы образуются высокоактивные пептидгидролазы, вызывающие полный гистолиз.

Несколько сложнее проявляется внеклеточное переваривание у плазмодиев *Myxidium lieberkuehni*. Их округлые плазмодии, возникающие при почковании,



Рис. 138. Разрез через стенку мочевого пузыря щуки с прикрепившимся к ней плазмодием *Myxidium lieberkuehni* (из: Успенская, 1966б).

свободно плавают в полости мочевого пузыря. Удлиненные же плазмодии прикрепляются своим проксимальным концом к стенке мочевого пузыря. По наблюдениям ряда авторов (G. Bauer, 1921; Успенская, 1966а, 1966б, 1984), плазмодии частично разрушают эпителий стенок мочевого пузыря, причем разрушаются в основном межклеточные контакты. Сами же клетки остаются неповрежденными. На срезах видно, что от проксимального участка удлиненных плазмодиев отходят отростки, внедряющиеся между клетками эпителия хозяина (рис. 138). Эта часть плазмодия, или ножка, как показали исследования Успенской, не принимает участия в пищеварении и всасывании пищи, о чем свидетельствует отсутствие фосфатазной активности (рис. 139). Она выделяет фермент, лизирующий мукополисахариды межклеточников стенки мочевого пузыря. Попытки выявить у *M. lieberkuehni* гиалуронидазу не увенчались успехом. В ней в данном конкретном случае нет необходимости, ибо гиалуроновая кислота отсутствует в веществе, соединяющем клетки мочевого пузыря рыб (Гинецинский, 1963). Ее заменяют

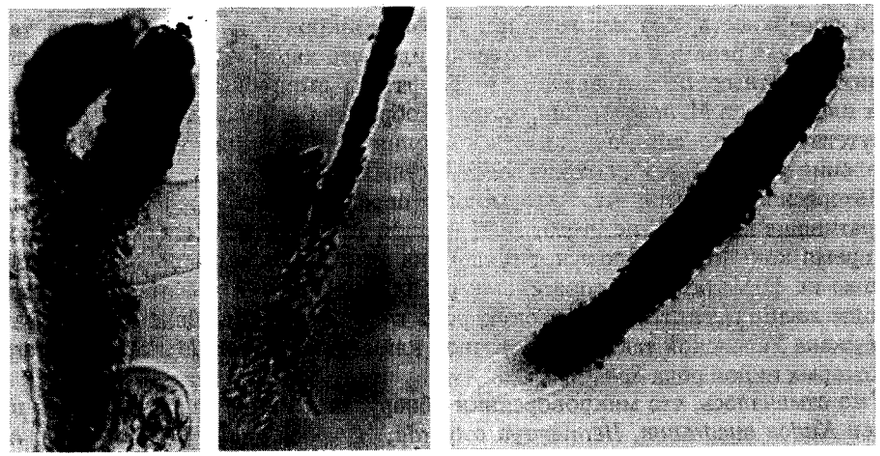


Рис. 139. Микрофотография плазмодия *Myxidium lieberkuehni* (из: Успенская, 1966б).

другие мукополисахариды, которые, по мнению Успенской, растворяются ферментами, продуцируемыми *M. lieberkuehni*. Возможно, что продукты лизиса обогащают мочу питательными веществами. В этом случае становится понятной постоянная высокая интенсивность заражения щуки *M. lieberkuehni*. Только при наличии большого числа крупных плазмодиев обогащение содержимого мочевого пузыря может быть эффективным. Разрушение эпителиальных клеток производят и другие полостные виды, например *Leptotheca informis* из желчного пузыря морских рыб, *Chloromyxum truttae* из желчного пузыря форели и некоторых других лососевых, *Ch. leydigi* и близкие к нему виды из желчного пузыря акуловых рыб и т. п.

Можно предположить, что для плазмодиев многих видов, живущих в желчном и мочевом пузырях, а также в мочеточниках и мочевых канальцах, служат пищей не столько содержимое полостей этих органов, сколько в той или иной степени переваренные элементы окружающих тканей хозяина. В этом случае наружное внеклеточное переваривание приобретает особое значение. Такой способ переваривания не менее важен и для тканевых паразитов. К сожалению, данные по этому вопросу еще весьма ограничены.

Усвоение частично или полностью переваренной пищи в дальнейшем осуществляется через наружную мембрану. Об этом свидетельствуют многочисленные пиноцитозные пузырьки и каналы, пронизывающие эктоплазму различных исследованных плазмодиев (Lom, Puytorac, 1965a, 1965b; Успенская, 1966–1984; Schubert, 1968; Desser, Paterson, 1978a, 1978b, и др.) (рис. 140).

При этом, по-видимому, в большинстве случаев осуществляется пристеночное, контактное или мембранное пищеварение. Этому процессу, по всей вероятности, способствует наличие у некоторых тканевых плазмодиев различных надмембранных образований: гранулярный слой у *Henneguya lobosa* из жабр щуки (Успенская, 1982a, 1984), у *H. adiposa* и *H. excillis* (Current, Janovy, 1978; Current, 1979a, 1979b), особый сложно устроенный надмембранный слой у *Myxobolus disparoides* (Успенская, 1982a, 1982в, 1984); синцитиальные стенки, ограниченные двумя мембранами, у *Myxobolus* sp. (Desser, Paterson, 1978a, 1978b).

С помощью гистохимических методов пристеночное пищеварение у *Myxidium lieberkuehni* выявлено Успенской (1966a, 1966б, 1984) (рис. 141). Вся поверхность удлиненных плазмодиев этого паразита, кроме проксимального участка, покрыта сосочкообразными выростами – микроворсинками, на наружной поверхности которых обнаружены кислая и щелочная фосфатазы – ферменты, принимающие участие в пристеночном пищеварении. У округлых плазмодиев, свободно плавающих в содержимом мочевого пузыря, такими сосочкообразными выростами покрыта вся поверхность, без исключения. В зоне микроворсинок отмечалась также положительная реакция на мукополисахариды, что характерно для гликокаликса высших животных. Весьма важно, что фосфатазы выявлены в той части поверхности плазмодиев *M. lieberkuehni*, которая обращена в полость мочевого пузыря, и отсутствуют в проксимальной части, выполняющей функцию внедрения. Налицо разделение функций между отдельными частями плазмодия.

Интересно отметить, что плазмодии, переполненные зрелыми спорами и прекратившие питаться, не имеют фосфатазной активности на своей поверхности, в то время как молодые почки, сидящие на этом же плазмодии, дают активную реакцию на фосфатазу. Следовательно, различные участки плазмодиев в разные периоды жизни играют неодинаковую роль в пищеварении. Щелочная фосфатаза обнаружена Успенской также на щеточной кайме плазмодиев *Myxidium gasterostei* и некоторых видов рода *Sphaeromyxa*.

Уже отмечалось, что микроворсинки обнаружены также на поверхности плазмодиев *Kudoa quadratum*, *Henneguya oviperda*, *Myxobolus talievi*, *Zschokkella nova*, *Chloromyxum cristatum* и других видов. Особенно крупные и густо расположенные



Рис. 140. Пиноцитозные каналы и пузырьки в плазмодии *Myxobolus* sp. (из: Desser, Paterson, 1978b) (ув. 57 000).

Нс – клетка хозяина.



Рис. 141. Микрофотография разреза через плазмодиум *Myxidium lieberkuehni* (из: Успенская, 1966б).

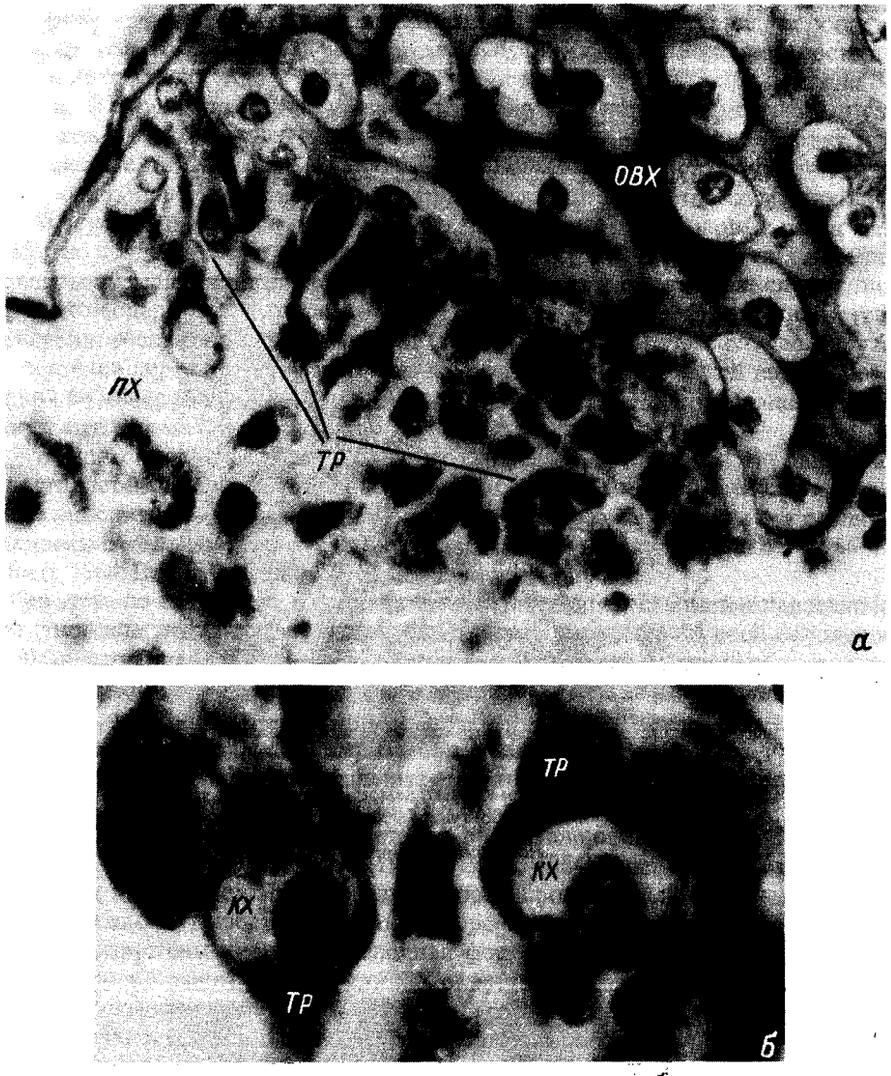


Рис. 142. Плазмодии *Myxosoma cerebralis* в хрящевой ткани форели (из: Успенская, 1979б).

а — плазмодии *Myxosoma cerebralis* в образованной ими полости хряща, *б* — плазмодии паразита, фагоцитирующие хрящевые клетки (ув. 8000). *кх* — хрящевые клетки, *овх* — основное вещество хряща, *пх* — полость хряща, *тр* — плазмодии паразита.

микроворсинки встречены у *Chloromyxum trijugum*, *Myxidium gasterostei*, *M. perniciosum*, *M. kudoi*, *M. bellum* и других, а также у всех видов, относящихся к родам *Sphaeromyxa*, *Meglitschia* и *Auerbachia*, т. е. у полостных миксоспоридий, обладающих крупными плазмодиями. При этом у представителей *Sphaeromyxa* и некоторых *Myxidium* микроворсинки образуют густую переплетенную и анастомозирующую щеточную кайму, которая сильно увеличивает всасывающую поверхность плазмодия. Одновременно они играют роль пористого катализатора (Уголев, 1962, 1972, 1985). Все это свидетельствует о наличии у миксоспоридий пристеночного пищеварения, осуществляемого ферментами, фиксированными на клеточной мембране на границе внеклеточной и внутриклеточной среды.

Об интенсивных пищеварительных процессах, происходящих в области щеточной каймы, образуемой микроворсинками, свидетельствует обилие пиноцитозных вакуолей, отшнуровывающихся от мембраны у основания микроворсинок. По мнению Шульмана (1966), именно такая интенсификация пристеночного пищеварения обеспечила возникновение гигантских плазмодиев у ряда полостных миксоспоридий.

Что касается тканевых миксоспоридий, то увеличению размеров плазмодиев способствовало обилие легко усвояемого пищевого материала и усиление пиноцитозной активности поверхностной мембраны, о чем свидетельствует множество пиноцитозных каналов (Lom, 1973, 1977; Mitchell, 1977; Current, 1979; Current et al., 1979).

Сравнительно реже у миксоспоридий встречается явление фагоцитоза. Успенская (1979б) наблюдала фагоцитоз у мелких амебоидных плазмодиев *Myxosoma cerebralis*. С помощью псевдоподий они захватывают хрящевые клетки, которые затем перевариваются в фагоцитарных вакуолях (рис. 142). Фагоцитоз хрящевых клеток, по-видимому, имеет место и у *M. cartilaginis*.

Уже отмечалось, что предполагается наличие питания эритроцитами у жаберных паразитов *Myxobolus* и *Henneguya* (Greven, 1956). Было показано, что крупные амебоиды *Myxobolus ranae*, паразитирующие под кожей лягушки, с помощью гигантских плазмодиев активно отторгают отдельные клетки и заглатывают их (Guyenot, Naville, 1922). Наконец, плазмодии *Kudoa quadratum* фагоцитируют пучки микрофибрилл (Успенская, 1981в, 1982б).

Таким образом, у миксоспоридий установлены все возможные типы клеточного питания: внеклеточное (дистантное), мембранное пищеварение с последующим активным транспортом, пиноцитоз и фагоцитоз с последующим активным перевариванием (Успенская, 1984). У разных видов имеет место сочетание тех или иных типов пищеварения, причем наименьшее развитие получил фагоцитоз.

4.1.2. Дыхание

Вопрос о дыхании вегетативных стадий миксоспоридий еще очень слабо разработан. Естественно ожидать, что миксоспоридии, паразитируя в самых разнообразных тканях и органах рыб и находясь при этом в разных по содержанию кислорода условиях, должны по-разному осуществлять обмен: в одном случае используя аэробный, в другом – анаэробный типы дыхания.

Успенская (1982а, 1984) сделала первый шаг по пути выявления типа обмена у разных видов миксоспоридий. С этой целью она определяла запас гликогена и экскреторного жира, в больших количествах встречающихся при анаэробных процессах. Ею была выявлена сукцинатдегидрогеназная активность – индикатор цикла Кребса, свидетельствующий о наличии аэробного типа обмена.

Петрушевский (1932б) первым обнаружил жир и гликоген в плазмодиях *Ceratomyxa longispina* из желчного пузыря керчака (рис. 36; 37). Успенская (1979б) выявила в плазмодиях *Myxosoma cerebralis* из хрящевой ткани форели крупные гранулы полисахарида, который дает положительную PAS-реакцию, нацело убирается слюной и α-амилазой, плохо растворяется в холодной воде и заметно медленнее, чем гликоген многоклеточных, в горячей воде. Жидкостью Люголя этот полисахарид окрашивается в коричневых цвет. По-видимому, это одна из форм гликогена. С помощью реакции на нейтральный жир (Судан-3, жидкость Шампи с Na_2S) она установила наличие капель нейтрального жира и пришла к выводу о преобладании у данного паразита анаэробного дыхания. В качестве источника энергии для такого процесса используется гликоген, который паразит получает путем переваривания богатого полисахаридами основного вещества хряща. Значительное

количество гликогена и нейтрального жира, по-видимому экскреторного характера, было обнаружено в вегетативных формах мышечных паразитов *Kudoa quadratum* (из керчака) и *Myxobolus musculi* (из леща). Выявление сукцинатдегидрогеназной активности у этих паразитов дало отрицательный результат. Все это свидетельствует о преобладании у данных паразитов анаэробных процессов. Такие результаты в отношении паразитов мышечной ткани закономерны, ибо для преобладающей у рыб белой мускулатуры характерны анаэробные условия.

Значительное количество гликогена и нейтрального жира содержится в цитоплазме плазмодиев паразитов желчного пузыря – *Myxidium gasterostei* из колюшки, *M. incurvatum* из керчака и разных видов *Sphaeromyxa* из морских рыб. Для этих же паразитов характерно слабое проявление сукцинатдегидрогеназной активности (у *M. gasterostei*) или полное отсутствие ее.

В отличие от упомянутых выше видов в плазмодиях *Myxobolus disparoides* из жаберных лепестков маринки и *Henneguya lobosa* из щуки выявлена хорошо выраженная сукцинатдегидрогеназная активность. В их цитоплазме практически нет гликогена. Все это свидетельствует об отсутствии у плазмодиев данных видов анаэробных процессов, что обусловлено их близким расположением как к капиллярам, так и к внешней среде, от которой они отделены лишь тонким слоем жаберного эпителия.

Недостаточно ясные результаты дало исследование *Myxidium lieberkuehni* из мочевого пузыря щуки. С одной стороны, в его плазмодиях обнаружено большое количество гликогена, а также присутствие крупных капель нейтрального жира, что свидетельствует о наличии анаэробных процессов. С другой стороны, плазмодии обладают высокой сукцинатдегидрогеназной (СДГ) активностью. По мнению Успенской (1981а, 1984), эта активность связана с другими процессами, а именно с регуляцией ионов натрия.

Это предположение было подтверждено работой Хари (1987), обнаружившей у плазмодиев *M. lieberkuehni* дегидрогеназы основных путей энергетического обмена: НАД-зависимые изоцитрат- (ИДГ), малат- (МДГ) и глутаматдегидрогеназы (ГДГ), лактатдегидрогеназу (ЛДГ) и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназу (Г6ФДГ) (табл. 1).

У прикрепленных плазмодиев была выявлена высокая активность МДГ, ИДГ, ГДГ, ЛДГ. Заметно слабее была выражена реакция Г6ФДГ. Реакция на ферменты трикарбонового (ИДГ, ГДГ) и дикарбонового (СДГ, МДГ) отрезков цепи окисления свидетельствует о наличии полного цикла Кребса. Обращает на себя внимание сильная реакция ИДГ, лимитирующей весь цикл, и большая активность ЛДГ – гликолитического фермента, характерного для аэробов. По-видимому, данная миксоспоридия получает достаточное количество кислорода за счет постоянной фильтрации жидкости через мочевой пузырь. Активность же СДГ у живущих в мочевом пузыре миксоспоридий, возможно, обусловлена регуляцией ионов натрия, в то время как активность МДГ служит для использования обратной цепочки реакций в цикле Кребса: от фосфоенолпирувата к сукцинату. Проявление активности Г6ФДГ свидетельствует о наличии пентозофосфатного пути. Плавающие формы плазмодиев со зрелыми спорами были или лишены активности ЛДГ, Г6ФДГ, ИДГ и МДГ, или показывали разную интенсивность дегидрогеназной активности ИДГ, ГДГ, МДГ. По мнению Хари, эти различия связаны или с другими путями обмена, или с деградацией неприкрепленных плазмодиев при завершении спорогенеза.

Наши многократные наблюдения над разрушением плавающих форм плазмодиев после спорообразования свидетельствуют в пользу второго предположения.

На основании этого делается вывод, что миксоспоридии могут обладать набо-

Таблица 1

Сравнительная оценка интенсивности реакций ферментативной активности в плазмодиях *Myxidium lieberkuehni* (из: Хари, 1987)

Дегидрогеназы (ДГ)	Плазмодии	
	прикрепленные	плавающие
Малат-ДГ (НАД-зависимая) (МДГ)	3	1–3
Изоцитат-ДГ (НАД-зависимая) (ИДГ)	2–3	0–2
Глутамат-ДГ (НАД-зависимая) (ГДГ)	2	0–1
Лактат-ДГ (ЛДГ)	2	0
Глюкозо-6-фосфат-ДГ (Г6ФДГ)	1	0

Примечание. Интенсивность реакции: 0 – отрицательная, 1 – слабоположительная, 2 – положительная, 3 – наибольшая ферментативная активность.

ром ферментов как аэробного, так и анаэробного обмена. Соответственно их нельзя отнести ни к облигатным аэробам, ни к облигатным анаэробам. Как и всех других паразитов внутренних органов, их можно считать аноксибионтами, способными длительное время жить при малом количестве кислорода или вовсе без него. В пользу этого вполне правдоподобного предположения свидетельствует наличие видов, которые могут жить в разных тканях и органах как в аэробных, так и в анаэробных условиях. По-видимому, в каждом конкретном месте паразитирования создаются разные соотношения аэробных и анаэробных процессов. Кроме того, разные стадии развития миксоспоридий могут иметь и разные типы обмена.

4.1.3. Зависимость формы и размеров плазмодиев от места паразитирования

Характер воздействия хозяина и его тканей и органов на паразита тесно связан прежде всего с самим паразитом, с особенностями его морфологии и физиологии и направлением адаптаций, определяющих вместе характер паразито-хозяинных отношений. Именно поэтому разные виды миксоспоридий даже в пределах одного органа могут иметь разные по форме вегетативные стадии. Нельзя забывать, что и мелкие подвижные плазмодии *Ceratomyxa* и *Leptotheca*, и гигантские плазмодии *Sphaeromyxa*, *Auerbachia* и представителей других родов живут в одном органе – желчном пузыре. Гигантские плазмодии пошли по пути интенсификации пристеночного пищеварения. Они мало подвижны, в то время как многие мелкие плазмодии отличаются достаточно хорошей подвижностью и имеют многочисленные разнообразные псевдоподии, что обусловливает большое разнообразие их формы тела. Плазмодии тех полостных паразитов, которые свободно плавают в полости желчного или мочевого пузырей, имеют чаще всего вид округлых тел шаровидной, овальной или близкой к ним формы. Они почти лишены псевдоподий (*Myxidium tzudae*, *M. oviforme*, *M. scorpii*, *Sphaerospora angulata*, *Chloromyxum koi*, *Ch. esocinum*, *Sinuolinea sinuosa* и др.) или имеют небольшие тупые псевдоподии. Иногда (*Myxoproteus caudatus*) имеется единственная нитевидная ложноножка (рис. 1, *Г*). В случаях большей подвижности амебоидов размеры и число псевдоподий увеличиваются, благодаря чему заметно меняется форма плазмодиев, принимающих часто неправильное очертание. Так, у *Myxidium theragrae*, *Chloromyxum cyprini*

наблюдается одна тупая псевдоподия, у *Myxidium bergense, Sinuolinea murmanica* их несколько, у *Zschokkella hildae* имеются лобоподии и нитевидные псевдоподии и т. п.

Сильно меняется форма плазмодиев в зависимости от характера прикрепления их к стенке желчного или мочевого пузырей. Мы уже отмечали, что свободноплавающие малоподвижные плазмодии *Myxidium lieberkuehni* имеют округлую форму, а прикрепленные к стенке мочевого пузыря – вытянутую и несколько древовидно расщеплены на дистальном полюсе. У *Ceratomyxa coris* одна сторона, которой паразит прикрепляется к стенке мочевого пузыря морской рыбы *Coris julus*, уплощена. На противоположной стороне развиваются длинные разветвленные псевдоподии, которые, по мнению Штемпеля (Stempell, 1919), служат для всасывания пищи (рис. 143). Оба вида могут служить примером дифференцировки отдельных частей трофозоита, причем адаптация плазмодия *Ceratomyxa coris* пошла по пути увеличения поверхности всасывания за счет создания многочисленных длинных ветвящихся псевдоподий, а у *Myxidium lieberkuehni* – за счет выработки на поверхности плазмодия большого количества сосочков. Возможно, для увеличения поверхности служат удлиненная форма плазмодиев и различные нитевидные псевдоподии у представителей *Leptotheca, Ceratomyxa* и других родов. Наиболее сильно это выражено у *Ceratomyxa ramosa*, плазмодии которых имеют систему древовидно разветвленных анастомозирующих псевдоподий, отходящих от одного корня (рис. 1, *Ж*; 144).

Даже плазмодии одного вида могут в зависимости от локализации менять свою форму. Так, плазмодии уже неоднократно упоминавшегося *Myxidium lieberkuehni* могут иногда встречаться не только в мочевом пузыре щуки, но и в просветах мочеточников, мочевых канальцах и даже в мальпигиевых клубочках. В последнем случае образуется типичная циста, что характерно уже для тканевых паразитов (Debaisieux, 1920). Такое же явление наблюдается у *Sphaerospora elongata*, паразитирующей одновременно в мочевых канальцах и в тканях почек *Lepomis cianellus*, и у *Wardia lucii* – паразита мочевых канальцев, мальпигиевых клубочков и тканей почек *Esox reticulatus* (Kudo, 1918b, 1921a). Ярким примером зависимости формы плазмодиев от состояния хозяина может служить *Myxobilatus legeri*. У взрослых карповых рыб плазмодий, живущий в сравнительно крупных мочевых пузырях, имеет округлую форму, иногда с короткими тупыми лобоподиями. У мальков плотвы в возрасте 10–14 дней эти плазмодии, не умещающиеся в мочевом пузыре, располагаются вдоль мочеточников, приобретая удлиненную форму (Кулемина, 1969а).

У миксоспоридий, паразитирующих в тканях, форма и размеры плазмодиев также в значительной степени зависят от характера тканей, в которых они находятся. Прежде всего тканевые паразиты отличаются от большей части полостных своими крупными плазмодиями, что, по-видимому, связано с более питательной средой обитания. Исключение составляют паразитирующие в хрящах *Myxosoma cerebralis* и *M. cartilaginis*. Их вегетативные стадии имеют вид мелких подвижных амебоидов, активно передвигающихся в лакунах, созданных ими внутри хряща, и непосредственно питающихся этим хрящом. Нам кажется, что небольшие размеры трофозоитов в данном случае связаны с необходимостью сохранения их подвижности. Так же почти неотличимы от полостных плазмодиев трофозоит *Henneguya plasmodia*, паразитирующий в эпителии жабр *Ictalurus punctatus*, где он активно двигается, создавая лакуны (Davis, 1922), и плазмодии *Ceratomyxa shasta*.

По данным того же автора (Davis, 1923), трофозоиты *Myxosoma ovalis*, живущие в жаберных капиллярах *Ictobius bubalis* и *I. cyprinella*, на ранних малоядерных стадиях очень напоминают вегетативные формы полостных миксоспоридий. По мере роста они становятся эллипсоидными, вытягиваясь вдоль капилляра и

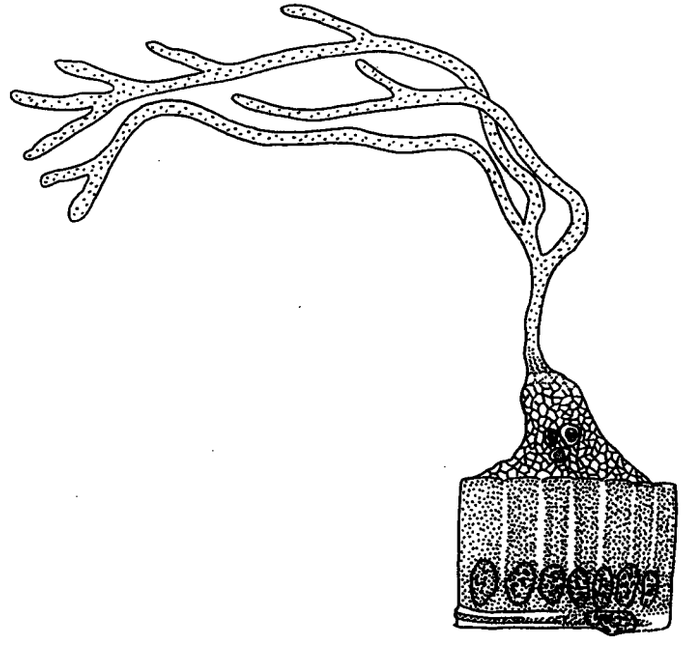


Рис. 143. Плазмодии *Ceratomyxa coris* (из: Stempell, 1919).

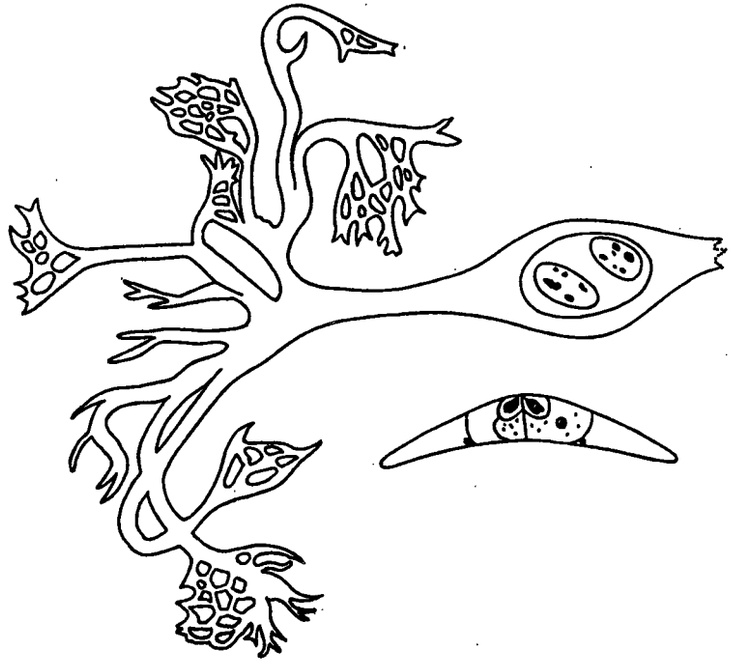


Рис. 144. Вегетативная форма *Ceratomyxa ramosa* (из: Аверинцев, 1907).

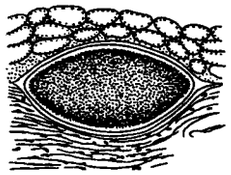


Рис. 145. Вегетативная форма *Myxosoma dermatobia* (из: Ishii, 1915a).

постепенно увеличиваясь в размерах, растягивают его стенки, так что последние становятся еле заметными. При этом плазмодии теряют подвижность, превращаясь в цисту, не выходящую за пределы кровяного русла. Сохраняют мелкие размеры и внутриклеточные паразиты из отряда Multivalvulida. Лишь для *Kudoa quadratum*, как отмечалось выше, характерны сравнительно крупные плазмодии, занимающие почти все мышечное волокно.

Иначе выглядят взрослые плазмодии большинства других тканевых миксоспоридий. Прежде всего они заметно крупнее. Однако крупный трофозоит *Myxobolus ranae*, паразитирующий под кожей лягушки и активно нападающий на ткань хозяина, сохраняет облик амебоида (Guyenot, Naville, 1922).

Чаще всего тканевые трофозоиты во взрослом состоянии неподвижны. В связи с этим эктоплазма, играющая большую роль в образовании псевдоподий, выражена слабее. В тех случаях, когда плазмодии находятся внутри клетки, внутри нервной ткани, в хряще, мозгу или в полости кровеносных сосудов, единственной их оболочкой является плазмалемма. При этом если они находятся в жаберных кровеносных сосудах, как например *Henneguya* sp. из жаберных кровеносных сосудов окуня, по данным Телина (Thélin, 1956), или *Myxobolus cheisini* (по нашим данным), то легко могут менять свою форму. Цисты, расположенные внутри мышц, как уже упоминалось, не имеют соединительнотканной оболочки (рис. 8; 40). Однако, по данным Заварзина (1938), вокруг них могут образовываться кольцевые фибриллы, препятствующие увеличению размеров паразита.

Миксоспоридии, паразитирующие в других органах и тканях, особенно те, что занимают просветы между элементами ткани, большей частью окружаются соединительнотканной оболочкой, возникновение которой является следствием реакции хозяина на инородные тела. В одних случаях, например у *Myxobolus gigas* (рис. 12), это простое обрастание, в других – соединительнотканные капсулы, что нельзя не рассматривать как более совершенную реакцию организма хозяина. В некоторых случаях (*Myxosoma dermatobia*) миксоспоридии, находясь в жаберном эпителии, не обрастают соединительной тканью хозяина, а просто лежат под эпителием (рис. 145).

Наконец, гигантские цисты *Thelohanellus notatus* размером от 2 до 12 мм, находящиеся под кожей плотвы, окружены оболочкой из эпителиеобразных клеток (Debaisieux, 1925a). Эта оболочка образует складки, вдающиеся внутрь цисты. В складках находится соединительная ткань хозяина, пронизанная кровеносными сосудами или лакунами. Такое строение оболочки несомненно способствует питанию плазмодиев (рис. 22).

Мы уже упоминали об образовании различных надмембранных слоев, возникающих у тканевых паразитов и несущих, по-видимому, определенную трофическую функцию. Весьма своеобразен надмембранный слой у *Myxobolus disparoides*, (рис. 24; 25), где равномерно располагаются конусовидные образования, состоящие из трех слоев электронно-плотного вещества. Их наличие, по-видимому, увеличивает эластичность оболочки трофозоита (Успенская, 1984).

Форма и размеры цист также часто зависят от типа ткани. Так, например, *Myxidium rhodei* (рис. 146), а возможно и другие миксоспоридии, развивающиеся в боуменовых капсулах почек, никогда не достигают крупных размеров.[1] С другой стороны, паразиты жабр, мышц, печени, стенки кишечника и других органов

[1] Некоторые виды (*Myxosoma subthecalis* и др.), паразитируя в боуменовых капсулах, разрушают их, после чего плазмодии могут достигать больших размеров.

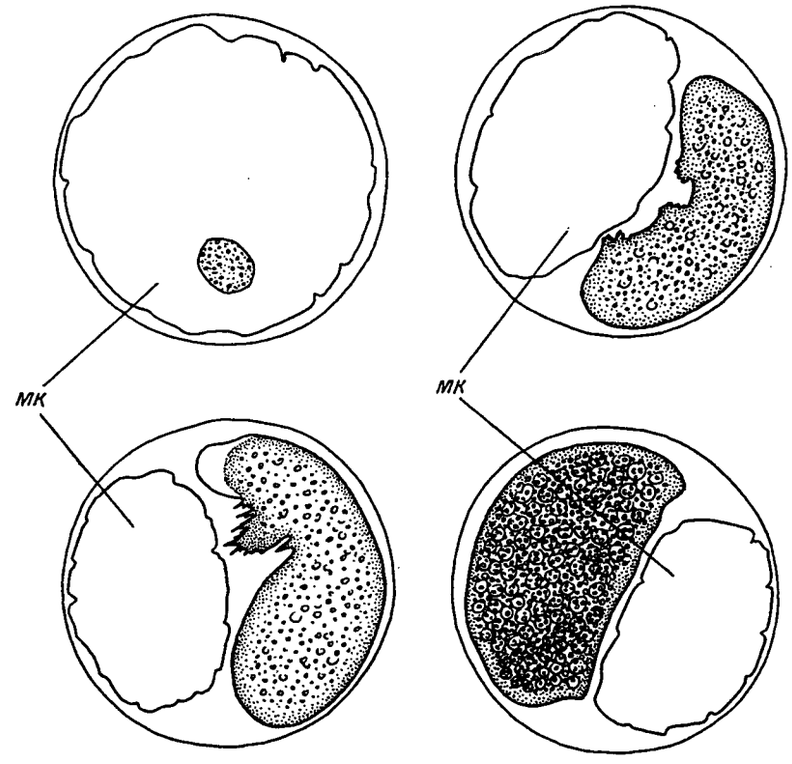


Рис. 146. Вегетативные формы *Myxidium rhodei* из боуменовой капсулы (из: Miaczynski, 1956).
мк – мальпигиевый клубочек.

достигают больших размеров и часто хорошо видимы невооруженным глазом. Цисты, располагающиеся в мышцах, в глубине стенки кишечника, обычно имеют веретеновидную форму. Цисты, располагающиеся на брыжейке, поверхности стенки кишечника, жаберных дугах и в эпителии имеют чаще всего округлую форму. Миксоспоридии, паразитирующие в стекловидном теле, принимают правильную шаровидную форму. Уже в главе о морфологии вегетативных стадий упоминалось, что один и тот же паразит может в разных органах иметь различные формы. Например, *Myxobolus ellipsoides* и *Myxobolus* sp. на жабрах линя дают правильные цисты, окруженные соединительнотканной капсулой, в других же органах, например в почках, они таких цист не образуют, а занимают просветы между разрушенными ими же элементами ткани хозяина (так называемая диффузная инфильтрация).

При паразитировании в жидкой среде на поверхности вегетативных форм по аналогии с крупными полостными плазмодиями могут возникать тонкие нитевидные выросты в виде сосочков. Такого же рода ворсинки мы наблюдали у трофозоитов *Henneguya oviperda*, паразитирующих в икринках щуки (рис. 29), Заика (1964) – у *Myxobolus talievi* из стекловидного тела байкальских Cottidae, Успенская (1981в, 1984) – у *Kudoa quadratum* из мышечных волокон керчака.

Ярким примером влияния места паразитирования на трофозоита могут служить уже упоминавшиеся плазмодии *Myxidium lieberkuehni*, образующие цисту в боуменовых капсулах. Такое же явление наблюдали и на *Sphaerospora elongata*, паразитирующей одновременно и в мочевых канальцах, и в ткани почек *Lepomis*

cyanallus, и на *Wardia lucii*, паразитирующей в мочевых канальцах и в мальпигиевых клубочках и ткани почек *Esox reticulatus* (Kudo, 1918b, 1991a).

Несмотря на большое количество примеров зависимости вегетативных стадий от их локализации, нельзя, однако, утверждать, что это – единственный фактор, влияющий на их форму. Уже упоминалось, что один и тот же трофозоит на разных стадиях своего развития может принимать различные формы. Примером может служить *Myxobolus pfeifferi*, который в первое время – внутримышечный паразит с единственной оболочкой – эктоплазмой, в дальнейшем разрывает мышечные волокна и окружается соединительнотканной капсулой или вызывает так называемую инфильтрацию. Трофозоит *M. nemachili* вначале внедряется в клетку соединительной ткани, где живет, не будучи окруженным новообразованиями тканей хозяина, и увеличивается в размерах вместе с клеткой в 3–4 раза; затем он покидает клетку и превращается в типичную цисту, окруженную тонкой однослойной соединительнотканной оболочкой хозяина. При этом разрушенная исходная клетка хозяина остается внутри цисты в виде остаточного тела (Weiser, 1949a).

Henneguya otolithi, паразитирующая на индийской рыбе *Otolithus*, сначала развивается между фибрами мышц в стенке луковицы аорты, где она не окружается соединительной тканью хозяина. Более старые трофозоиты, после того как в результате контакта происходит разрушение фиброзной ткани, окружаются стенкой из нескольких слоев соединительной ткани (Ganapati, 1941). Целая группа паразитов – представителей Multivalvulida (*Kudoa*, *Hexacapsula*), паразитируя в мышцах, не образует характерных для большинства мышечных паразитов цист, окруженных плотной соединительнотканной оболочкой. В отличие от большинства тканевых форм они разжижают мышцы и другие ткани хозяев, превращая их в желеобразную массу, в которой лежат сформировавшиеся споры (Perard, 1928a, 1928b; Meglitsch, 1947; Arai, Matsumoto, 1953; Matsumoto, Arai, 1954, и др.). Характерно, что это свойство плазмодиев представителей отряда Multivalvulida широко отражено даже в их названиях – *Kudoa hystolitica*, *K. musculiquefaciens* и др. С другой стороны, *Unicapsula muscularis* и многие виды *Kudoa* не разрушают инвазируемые ими мышечные волокна, сарколемма которых служит как бы оболочкой для вегетативных форм (рис. 8).

Таким образом, можно заключить, что форма и характер вегетативных стадий миксоспоридий зависят в основном от двух типов факторов: с одной стороны, от состояния, экологии и физиологии паразита, с другой – от локализации этого паразита, формы и структуры инвазированного органа или ткани и характера реакций этой ткани на паразита. Плазмодии одного и того же вида паразита в разных хозяевах, в разных органах одного хозяина, на разных этапах заражения, наконец, при различном состоянии хозяина могут принимать ту или иную форму, оставаясь во всех случаях многоядерными плазмодиями с вегетативными ядрами, генеративными клетками и с более или менее усложненной поверхностной мембраной.

4.1.4. Размножение

Процесс размножения подробно изложен в специальной главе. Здесь только отметим, что сильное увеличение размеров плазмодия и связанное с этим усиление нуклеогонии влечет за собой переход от плазмотомии к наружному и внутреннему почкованию и далее к образованию панспоробластов, которых можно считать аналогами органов размножения у многоклеточных (рис. 110; 116).

В процессе эволюции у большинства вегетативных стадий наблюдается тенденция к увеличению размеров, что осуществляется двумя различными путями: переходом к тканевому паразитизму или интенсификацией пристеночного

пищеварения. Увеличение размеров влечет за собой усиление нуклеогонии, а также усиление процессов бесполого размножения и спорогонии. Конечным результатом этого является образование крупных плазмодиев с панспоробластами. Число спор, образующихся в вегетативных стадиях, при этом может достигать несколько сот тысяч и более.

Большинство трофозоитов, подобно амебам, не имеют симметрии и дифференцировки на отделы. Только у некоторых форм, прикрепляющихся к эпителиальной стенке желчного или мочевого пузырей, появляется дифференцировка на проксимальный, прикрепительный конец, и дистальный, ведающий питанием и размножением.

Таким образом, форма вегетативных стадий есть результат сложного взаимодействия специфических особенностей организма паразита, а также направления и характера адаптаций его к хозяину и защитных реакций последнего. Соответственно разные виды миксоспоридий могут занимать разные ниши даже в одном и том же органе хозяина.

4.2. Споры

Основное назначение спор миксоспоридий – обеспечение попадания амебоидного зародыша в нового хозяина и защита этого зародыша от вредного воздействия внешней среды. Именно этим в основном определяются строение и форма спор и их многочисленные адаптивные приспособления. Поскольку в этом процессе основная роль отводится единственному „продолжателю рода" – амебоидному зародышу, ради существования которого возникают все адаптивные приспособления всех клеток, составляющих спору, мы в первую очередь рассмотрим именно его.

4.2.1. Амебоидный зародыш

Как это ни странно, в настоящее время наиболее изученной оказалась единственная слабо специализированная, нормально устроенная и нормально функционирующая клетка споры – амебоидный зародыш. Между тем именно эта клетка служит продолжателем жизненного цикла слизистых споровиков.

4.2.1.1. Роль амебоидного зародыша в онтогенезе

Эта основная роль амебоидного зародыша не нуждается в доказательствах, так как с амебоидного зародыша начинается онтогенез миксоспоридий. Весь процесс онтогенеза уже изложен в гл. 3. Поэтому здесь мы лишь подчеркнем, что с амебоидным зародышем связан процесс образования зиготы. У большинства видов происходит слияние 2 гаплоидных ядер, находящихся в одном амебоидном зародыше. В этих случаях самооплодотворение идет по типу ацитогамной автогамии.[2] Лишь у небольшого числа видов в споре возникают 2 одноядерных амебоидных зародыша. В таких случаях слиянию ядер предшествует слияние амебоидных зародышей, т. е. имеет место цитогамная автогамия. Есть все основания предполагать, что первоначально было 2 амебоидных зародыша с 1 ядром в каждом. Образование 2-ядерного зародыша есть результат закрепления одной из фаз слияния 2 клеток гамет. Эта фаза, возникшая в результате запаздывания слияния ядер от слияния цитоплазмы, как уже отмечалось выше, носит название дигаплофазы. Последняя является одним из самых характерных признаков большинства миксоспоридий. На электронограммах хорошо заметны диктиосомы

[2] Термины заимствованы из Книпа (Kniep, 1928).

аппарата Гольджи (рис. 78). Так как этот органоид связывают с секреторной деятельностью, можно с большой долей вероятности предположить, что сильное развитие этого аппарата обусловлено необходимостью выработки ферментов, нужных амебоидному зародышу для предстоящего внедрения в эпителий кишечника. Необходимость дальнейшего развития до многоядерного и многоклеточного состояния, по-видимому, способствовала появлению ряда своеобразных особенностей амебоидного зародыша. Так, для него характерно обилие свободных рибосом, благодаря которым амебоидный зародыш становится почти непрозрачным. Обращает на себя внимание большое количество разнообразных капелек и гранул питательных веществ: липидов, гликогена и прочих. В трех семействах (Myxobolidae, Myxobilatidae, Neomyxobolidae) амебоидный зародыш имеет йодофильную вакуоль.

4.2.1.2. Йодофильная вакуоль

Этот органоид выполняет две функции. Во-первых, она выступает в качестве депо запасных питательных веществ амебоидного зародыша, а во-вторых, выполняет гидростатическую роль.

4.2.1.2.1. Депо запасных питательных веществ

Во многих случаях, как уже упоминалось, гликоген концентрируется в определенном месте, образуя так называемую йодофильную вакуоль. Изучение этого органоида имеет почти полуторавековую историю. Она была обнаружена еще Мюллером (Müller, 1841a, 1841b, 1841c), однако только Телоану (Thélohan, 1889) удалось приблизиться к правильному толкованию ее природы: он установил, что йодофильная вакуоль содержит вещество, близкое по характеру окраски различными химическими реагентами к гликогену. Эти данные были в дальнейшем подтверждены работами других исследователей (Kudo, 1991b, и др.).

Большинство авторов (Gurley, 1894; Догель, 1932a, 1932в, 1951; Bond, 1940; Ахмеров, 1960; Шульман, 1966; Galinsky, Meglitsch, 1970, и др.) склоняются к мнению, что йодофильная вакуоль представляет собой депо запасных питательных веществ амебоидного зародыша. Некоторые исследователи в связи с этим придавали йодофильной вакуоли большую роль в эволюции миксоспоридий (Gurley, 1894; Tripathi, 1948).

Галинский и Меглич (Galinsky, Meglitsch, 1970) впервые обратили внимание на то, что различные споры *Henneguya exilis* по-разному окрашиваются жидкостью Люголя. Они показали, что по прошествии определенного времени уменьшается количество спор с четко окрашенной йодофильной вакуолью и увеличивается количество спор с диффузно окрашивающимся жидкостью Люголя амебоидным зародышем. Это свидетельствует в пользу транспорта гликогена из йодофильной вакуоли в амебоидный зародыш и о его расходовании. Процесс транспорта веществ из йодофильной вакуоли при низкой температуре замедлен. На 6–9-й день все споры, содержавшиеся при комнатной температуре, теряют йодофильную вакуоль.

Такое же исследование провел на нескольких представителях рода *Myxobolus* Подлипаев (1974). Прежде всего была доказана реальность существования йодофильной вакуоли. У таксонов, представители которых лишены йодофильной вакуоли, всегда имеется гликоген, распределяющийся по всему амебоидному зародышу. В отличие от них у миксоспоридий семейств Myxobolidae, Neomyxobolidae и Myxobilatidae всегда присутствует йодофильная вакуоль как место, где может накапливаться гликоген. Здесь меняется только количественное содержание гликогена. Уже давно было отмечено (Keysselitz, 1908), что йодофильная

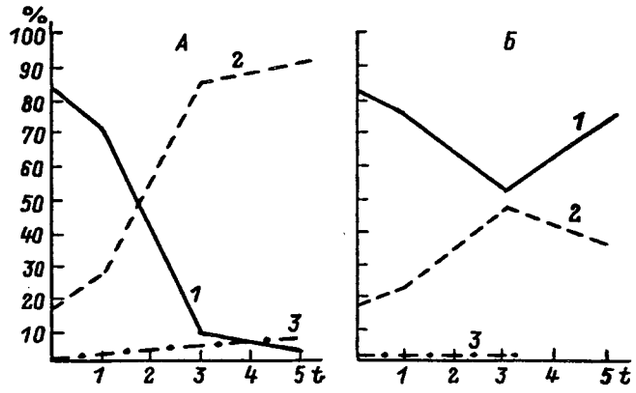


Рис. 147. Изменение характера окраски амебоидного зародыша жидкостью Люголя у спор из молодой цисты *Myxobolus albovae* (из: Подлипаев, 1974).

А — при t = 18 °С, *Б* — при t = 5 °С. *1* — количество спор с окрашенной йодофильной вакуолью, *2* — число спор с диффузной окраской цитоплазмы амебоидиого зародыша, *3* — число неокрашенных спор. *По оси абсцисс* — время, сут; *по оси ординат* — число спор, %.

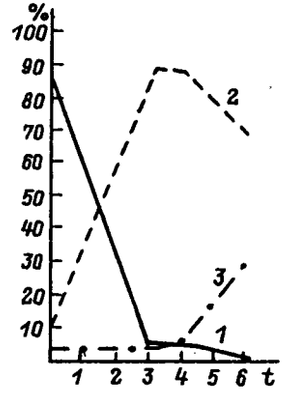


Рис. 148. Изменение характера окраски амебоидного зародыша жидкостью Люголя у спор из молодой цисты *Myxobolus muelleri* при t = 8 °С (из: Подлипаев, 1974).

Обозначения как на рис. 147.

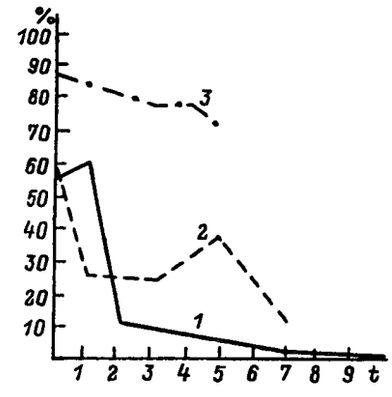


Рис. 149. Изменение спор с интенсивно окрашенной йодофильной вакуолью из цист *Myxobolus muelleri* (из: Подлипаев, 1974).

1 — из зрелых цист при t = 18 °С, *2* — из зрелых цист при t = 3 °С, *3* — из молодых цист при t = 3°С. Остальные обозначения как на рис. 147.

вакуоль возникает на последнем этапе спорообразования. Соответственно при исследовании спор и сравнительно молодых цист на первых этапах наблюдается некоторое увеличение числа спор, йодофильная вакуоль которых хорошо окрашивается жидкостью Люголя. Обычно же количество такого рода спор у всех видов постепенно снижается и через 5–6 дней сходит на нет. Одновременно почти в той же пропорции увеличивается число спор, у которых гликоген диффузно распределен в амебоидном зародыше. Соответственно окрашивается вся его цитоплазма, как правило, менее интенсивно, чем йодофильная вакуоль. Это свидетельствует о транспорте гликогена из йодофильной вакуоли в амебоидный зародыш. К концу эксперимента начинает возрастать число обычно редко встречающихся неокрашивающихся спор. Их количество особенно сильно увеличивается в тех случаях,

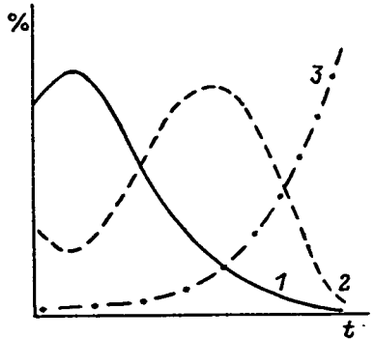


Рис. 150. Общая картина изменения содержания гликогена в спорах Myxobolidae по мере созревания цист (из: Подлипаев, 1974).

1 — количество спор с окрашеиной йодофильной вакуолью, *2* — количество спор с диффузной окраской амебоидиого зародыша, *3* — количество иеокрашенных спор. Остальные обозначения как иа рис. 147.

когда начинает снижаться и численность спор с диффузным распределением гликогена. Налицо полное использование запасов гликогена йодофильной вакуоли. Общий ход этого процесса представлен на рис. 147–150. Следует при этом заметить, что даже с исчезновением гликогена йодофильная вакуоль как органоид не исчезает. Пустая йодофильная вакуоль хорошо выявляется при помощи фазово-контрастной микроскопии. Как видно из рис. 147 и 148, процесс расходования гликогена заметно замедляется при температуре 4 °С. После полного расходования гликогена споры в эксперименте погибали. Это плохо согласуется с данными других авторов о чрезвычайной устойчивости спор в естественных условиях. По-видимому, последние в чем-то не совпадают с условиями эксперимента, который тем не менее четко показывает роль йодофильной вакуоли как депо запасных питательных веществ. Однако, поскольку значительная часть видов (663) обходится без йодофильной вакуоли, возникло предположение, что этот органоид выполняет еще какую-то важную функцию.

4.2.1.2.2. Гидростатическая роль

Представители родов *Myxobolus* и *Thelohanellus* (сем. Myxobolidae) приурочены главным образом к рыбам, берущим пищу со дна водоема (Донец, 1964). Естественно предположить, что споры этих миксоспоридий приспособлены к быстрому опусканию. Крупные размеры спор и особенно полярных капсул способствуют этому процессу. С другой стороны, линзообразная форма спор менее выгодна для их быстрого опускания, чем шарообразная, в силу большей относительной поверхности. Можно предположить, что быстрому опусканию спор в данном случае способствуют какие-то еще не учтенные предыдущими исследованиями факторы. Характерная особенность спор сем. Myxobolidae – наличие в амебоидном зародыше йодофильной вакуоли, содержащей β-гликоген или очень близкое к нему по химическому составу вещество. Напрашивается предположение, что она имеет иную плотность, чем цитоплазма амебоидного зародыша. Вопрос заключается в том, увеличивает или уменьшает плотность споры йодофильная вакуоль. Хотя этот вопрос был поставлен Шульманом еще в 1966 г., возможностей для его разрешения в то время не было.

С целью выяснения соотношений плотностей йодофильной вакуоли и цитоплазмы амебоидного зародыша был проведен ряд экспериментов, предварительные результаты которых изложены в работах Донец и Подлипаева (1974) и Донец и Соломатовой (1979). Поскольку споры миксоспоридий обычно не превышают 15–20 мкм, то выяснить это представлялось возможным лишь с помощью центрифугирования. В первую очередь необходимо было узнать, как будут при центрифугировании ориентироваться споры, т. е. какой полюс у них более тяжелый. Для этого споры рассматривали под микроскопом в наполненных водой, вертикально ориентированных плоско-параллельных капиллярах. Выяснилось, что споры ряда представителей родов *Myxobolus*, *Henneguya* и *Myxosoma* опускаются вниз

Таблица 2

Положение йодофильной вакуоли в амебоидном зародыше *M. ellipsoides* при центрифугировании

Номер опыта	Общее количество спор		Положение йодофильной вакуоли	Количество спор с различными положениями йодофильной вакуоли, в %	
	Контроль	Опыт		Контроль	Опыт
I	130	120	Переднее	33.8	60.0
			Среднее	30.8	16.7
			Заднее	35.4	23.3
II	180	180	Переднее	33.3	51.15
			Среднее	20.6	7.78
			Заднее	46.1	41.07
III	230	145	Переднее	30.4	48.3
			Среднее	16.5	16.6
			Заднее	53.1	35.1
IV	169	120	Переднее	36.1	50.8
			Среднее	17.2	17.5
			Заднее	46.7	31.7
Всего:	739	565	Переднее	31.8	52
			Среднее	19	14
			Заднее	44.6	34

передними полюсами, в которых расположены полярные капсулы. Таким образом, стало ясным, что при центрифугировании споры будут в большем числе ориентированы к периферии именно передним концом. В дальнейшем было проведено центрифугирование в воде спор *Myxobolus ellipsoides* (вида, обладающего крупной, четко очерченной йодофильной вакуолью), длившееся от 15 мин до 3 ч при скоростях от 500 до 5000 об./мин. Наилучшие результаты были получены при центрифугировании в течение 40–50 мин, при 3500–4500 об./мин.

Споры, подвергавшиеся центрифугированию, окрашивали жидкостью Люголя и рассматривали под микроскопом. По положению йодофильной вакуоли в амебоидном зародыше их делили на три группы: 1) споры с йодофильной вакуолью, прилегающей к передней части амебоидного зародыша, 2) споры с йодофильной вакуолью, занимающей среднее положение, и 3) споры с йодофильной вакуолью, занимающей заднее положение (табл. 2). Было установлено, что при центрифугировании йодофильная вакуоль имеет тенденцию к смещению в сторону полярных капсул. Это свидетельствует о том, что она имеет более высокую плотность, чем окружающая ее цитоплазма, а следовательно, увеличивает общую массу споры и скорость ее погружения. Йодофильная вакуоль отличается индивидуальной изменчивостью: в разных спорах она часто имеет неодинаковые размеры. Кроме того, она изменяется и в процессе онтогенеза. Поскольку содержание гликогена в йодофильной вакуоли нестабильно, одна и та же спора на разных этапах развития может менять скорость погружения в воде. Такая лабильность йодофильной вакуоли несомненно в еще большей степени позволяет паразитам занять разные экологические ниши и расширить круг хозяев.

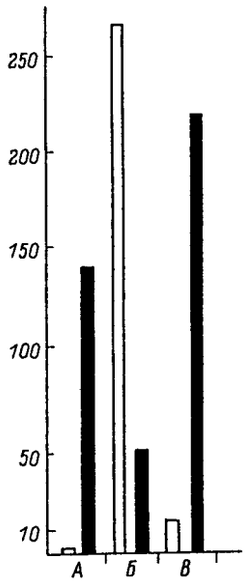


Рис. 151. Распределение видов, обладающих йодофильной вакуолью и без нее, в трех разных подотрядах Bivalvulida (из: Подлипаев, 1974 с изменениями).

А — Bipolarina, *Б* — Platysporina, *В* — Eurysporina. *Черные столбики* — виды с йодофильной вакуолью, *белые столбики* — виды без йодофильной вакуоли. *По вертикали* — число видов.

Итак, йодофильная вакуоль, ускоряющая опускание спор на дно, прежде всего способствует их попаданию в хозяина, берущего пищу со дна. Она возникла в пресных водах, по-видимому, как адаптация к образу жизни большинства карповых рыб. Расцвет и широкая радиация карповых привела к аналогичному расцвету и радиации миксоспоридий, обладающих йодофильной вакуолью (рис. 151). Это не исключало перехода таких миксоспоридий на других пресноводных рыб. Лабильность йодофильной вакуоли обусловила широкое распространение миксоспоридий (442 вида) среди пресноводных рыб и сыграла значительную роль в адаптации к рыбам с различным спектром питания, прежде всего к бентофагам.

4.2.2. Полярные капсулы

4.2.2.1. Экструзия полярной нити

Функции полярных капсул довольно однообразны: выстреливание (экструзия) полярных, или стрекательных, нитей. Предположение о реактивном движении споры во время экструзии нитей и связанным с этим ее сближением со стенками кишечника лишено основания. Во-первых, при выстреливании под действием пищеварительных ферментов спора может быть повернута задним полюсом в противоположную от стенки кишечника сторону, во-вторых, у Bipolarina полярные капсулы, расположенные на противоположных сторонах споры, взаимно уравновешивают друг друга. В этом случае никакой речи о реактивном движении при выстреливании полярных капсул быть не может.

Нет никаких доказательств того, что полярные нити, внедряясь в эпителий кишечника, заякориваются там и таким путем служат для прикрепления споры. Скорее всего, полярные капсулы способствуют прикреплению спор к стенке кишечника путем приклеивания (Lom, 1964), а главным образом, путем запутывания длинных и тонких полярных нитей в ворсинках кишечника (Юнчис, 1984б). Перекрещивающиеся полярные нити, выстреленные из расположенных рядом капсул, имеют больше шансов запутаться, чем нити, выстреленные из капсул, расположенных на противоположных полюсах. Возможно, именно поэтому мы в каждом отряде и во всех подотрядах наблюдаем в большей или меньшей мере выраженную тенденцию к перемещению полярных капсул на один полюс.

Электронно-микроскопические исследования позволили установить ряд деталей строения полярной капсулы, дающих возможность понять механизм выстреливания полярной нити. Как уже отмечалось, полярная нить – полая внутри, а ее стенки являются продолжением стенки переднего полюса полярной капсулы (см. гл. 2). При экструзии полярная нить выворачивается наружу. У многих видов она спирально закручена вокруг своей оси. На переднем полюсе полярной капсулы расположена крышечка, которая плотно обхватывает передний конец полярной

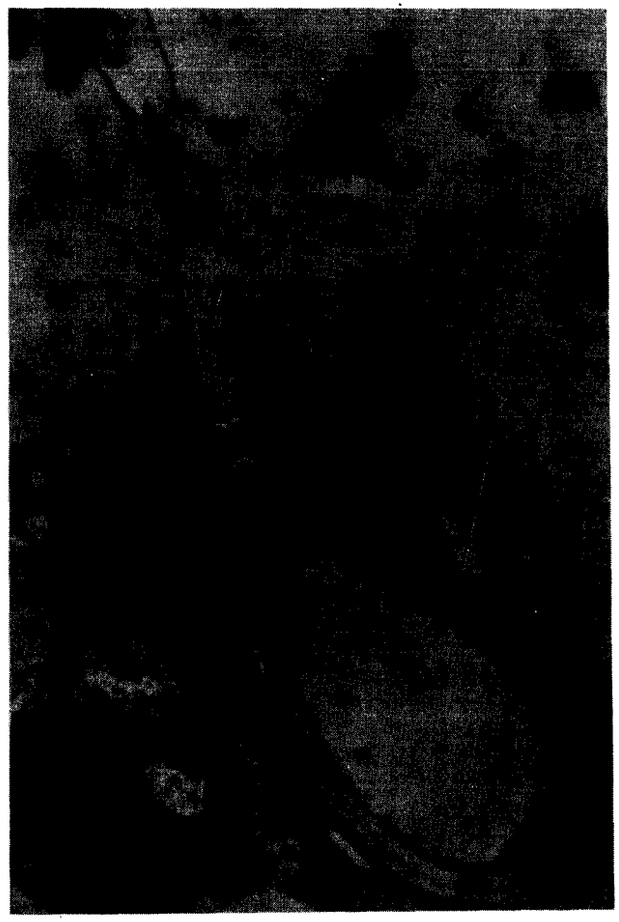


Рис. 152. Косой продольный срез через передний участок споры *Myxobolus magnus* с выстрелен-ной полярной нитью (ув. 18 000) (из: Шульман, 1966).

1 — шовный валик, *2* — шов, *3* — стенка полярной капсулы, *4* — крышечка, *5* — полярная нить.

капсулы. Вершина крышечки или сужена, или после сужения снова расширяется. Эта часть крышечки внедрена в створку, чаще всего в шовный валик. Сердцевина крышечки образует так называемую пробочку, плотно закрывающую вход в полярную капсулу. Под воздействием различных химических реагентов, вызывающих экструзию полярной нити, растворяется только пробочка. При этом полярная нить выворачивается через образовавшееся в крышечке отверстие (рис. 152–154).

Что касается химических реагентов, вызывающих экструзию, то они очень разнообразны: желчь, слабые растворы KOH и NaOH, углекислый калий и углекислый натрий, 5 %-ный фенол, 30 %-ная перекись водорода, концентрированный раствор мочевины и пр. Вместе с тем желудочный сок, пепсин, пепсин с соляной кислотой при разных pH не вызывают экструзии. Экструзия происходит также и под влиянием механического воздействия – при надавливании. Естественно, что в жизненном цикле миксоспоридий в природных условиях играет роль лишь воздействие пищеварительных энзимов, поскольку выстреливание полярных нитей и раскрытие створок в норме происходит только после заглатывания спор рыбой.



Рис. 153. Продольный срез через передний участок споры *Myxobolus magnus* с выстреленной полярной нитью (ув. 33 500) (из: Шульман, 1966).

1 — остаток панспоробласта, *2* — стенка створки, *3* — шовный валик, *4* — стенка полярной капсулы, *5* — крышечка, *6* — основание выстреленной полярной нити (манубриум), *7* — срезы через выстреленную полярную нить.

Более подробные данные по морфологии спор, полученные с помощью электронной микроскопии, позволили несколько лучше представить себе механизм действия полярных капсул. Однако и в настоящее время мы далеки от окончательного решения этой проблемы.

По мнению Шульмана (1966), химические реагенты растворяют пробочку внутри крышечки и лишь после этого становится возможным выворачивание полярной нити. Неясными остаются причина и способ этого выворачивания. Лом (Lom, 1964) считает, что осмотическое давление не играет никакой роли в процессе выстреливания полярной нити, чему противоречат его же наблюдения, свидетельствующие о том, что после выбрасывания полярной нити стенки капсулы слегка спадаются. Это всегда улавливается и под световым микроскопом. Следовательно, какое-то более высокое давление внутри капсулы до экструзии полярной нити несомненно имеет место.



Рис. 154. Выстреленная полярная нить споры *Myxobolus magnus* (ув. 47 500) (из: Шульман, 1966).

Интересные результаты в выявлении причин экструзии получены Успенской (1972а, 1976б, 1977, 1984). Ею были приготовлены глицериновые модели зрелых спор, после чего под воздействием раствора ЭДТА[3] (наиболее благоприятная концентрация 2.10^{-3} моль/л) происходила экструзия полярной нити. Отмывая модель спор от ЭДТА[3] и помещая ее в раствор, содержащий $CaCl_2$ (концентрация не менее 2.10^{-4} моль/л) и АТФ[4] (концентрация 2.10^{-3} моль/л), она добивалась сгибания или сокращения нити (если конец ее был закреплен). Использование одной АТФ без ионов Ca^{2+} к таким результатам не приводило. С помощью гистохимических методов на уровне световой и электронной микроскопии ею был выявлен кальций внутри полярной нити, а также обнаружено наличие АТФ-азной активности внутри капсулы. На основании этих данных Успенская пришла к выводу, что экструзия полярной нити – активный процесс, в котором большую роль играют ионы Ca^{2+}. При этом наличие данных ионов необходимо для процесса вворачивания наружной трубки и превращения ее в полярную нить, тогда как для экструзии нити необходимо их отсутствие. Это обстоятельство позволяет предполагать участие в механизме действия стрекательного аппарата миксоспоридий сократительных белков. Их роль, по-видимому, сводится к втягиванию наружной трубки внутрь при ее вворачивании в капсулу. Не совсем ясно только место нахождения сократительных белков. По предположению Успенской (1984), роль втягивающего аппарата играет особый, ограниченный собственной мембраной тяж, развивающийся внутри наружной трубки (рис. 132). Он, по-видимому, состоит из сократительных белков. Однако для того чтобы принять эту точку зрения, необходимы данные о том, что этот тяж расположен не только внутри наружной трубки, но и внутри полярной капсулы, где он должен быть обязательно закреплен. Об этом, к сожалению, Успенская ничего не сообщает. Как бы то ни было, но вворачивание наружной

[3] Этилдиаминтетраацетат.

[4] Аденозинтрифосфорная кислота.



Рис. 155. Экструзия полярных нитей спор *Myxobolus obesus* в гипотоничном растворе КОН (k = = 0.5 %) (из: Донец, Соломатова, 1979).

трубки, по всей вероятности, происходит именно при участии сократительных белков. При этом имеет место очень важный для полярной капсулы процесс энергизации системы, т. е. накопления потенциальной энергии для осуществления обратного процесса – экструзии.

При осуществлении этого процесса возможно, однако, воздействие комплекса факторов.

Электронно-микроскопические исследования выявили парадоксальную картину: толщина стенок полярных капсул заметно (в несколько раз) превышает толщину створок, которые успешно защищают полярные капсулы от воздействия внешней среды. Было отмечено, что при воздействии концентрированного раствора мочевины створки несколько сморщиваются, однако полярные капсулы остаются без изменения (Lom, 1964). Следовательно, толщина стенок полярных капсул определяется необходимостью сдерживания какого-то давления не снаружи, а изнутри полярных капсул. Такое давление может производить туго свернутая полярная нить. Однако у представителей рода *Sphaeromyxa* не наблюдается скручивания полярной нити. При этом стенки капсулы еще более толстые, а экструзия полярной нити происходит. Можно предположить, что стенки сдерживают высокое внутреннее осмотическое давление и что выворачивание полярной нити происходит также и под влиянием высокого осмотического давления внутри капсулы. Толстые стенки полярной капсулы, а также крышечка, замыкающая ее передний полюс, сдерживают давление до тех пор, пока не будет растворена пробочка внутри крышечки.[5] С целью проверки этого предположения были

[5] Экструзия полярной нити при механическом надавливании также свидетельствует о наличии в полярной капсуле определенного осмотического давления. Искусственное увеличение его вызывает даже выталкивание пробочки.

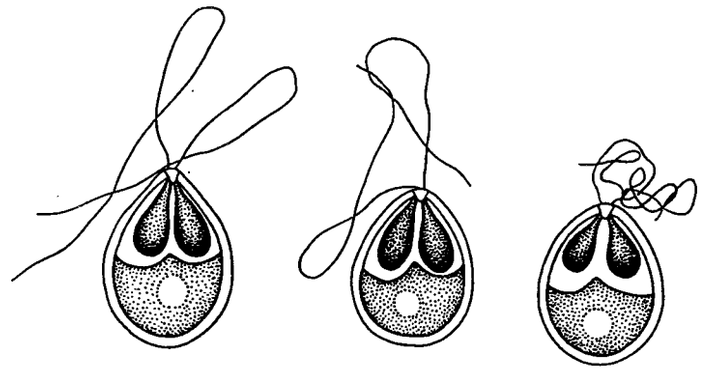


Рис. 156. Экструзия полярных нитей спор *Myxobolus obesus* в изотоничном растворе КОН (k = = 3.5 %) (из: Донец, Соломатова, 1979).

проведены опыты над живыми спорами: *Myxobolus obesus, M. muelleri, M. bramae, M. exiguus, M. permagnus* (Донец и др., 1970; Донец, 1971; Донец, Соломатова, 1979). В качестве реактивов, вызывающих экструзию полярных нитей, использовали растворы щелочей NaOH и KOH в концентрациях: 0.25, 0.5, 1.0, 2.0, 3.0, 4.0, 5.0, 5.5, 8.0 %.

Опытами установлено, что под действием щелочей самых низких концентраций выстреливание нитей или совсем не имело места, или экструзия происходила по прошествии длительного времени, от получаса до полутора. По-видимому, слабые растворы щелочей или совсем не растворяли пробочку, или это растворение происходило за сравнительно длительный промежуток времени (до часа и более). В тех случаях, когда выстреливание полярных нитей имело место, последние были полностью раскрученными и прямыми, что свидетельствовало о высоком тургоре как внутри полярной капсулы, так и внутри нити (рис. 155). Это в свою очередь указывает на то, что растворы низких концентраций щелочей гипотоничны по отношению к содержимому вакуоли полярных капсул. Постепенное повышение концентрации щелочей прежде всего заметно увеличивает скорость экструзии полярной нити. В конечном итоге она становится мгновенной, что несомненно связано с более интенсивным растворением пробочки. Полярные нити в определенных пределах концентрации по-прежнему остаются полностью раскрученными. Это свидетельствует о высоком тургоре внутри последних и о гипотоничности раствора щелочи по отношению к внутрикапсулярной жидкости. При дальнейшем повышении концентрации раствора в конце концов наступает такой момент, когда полярные нити после экструзии образуют легкие свободные петли, что указывает на отсутствие тургора или на очень слабый тургор (рис. 156). В это время осмотическое давление раствора изотонично (вернее, чуть-чуть ниже) осмотическому давлению внутрикапсулярной жидкости. Если дальше повышать концентрацию, экструзия нити происходит также очень быстро, однако нити в ряде случаев не выворачиваются полностью и всегда свернуты в слабые, часто запутанные спирали (рис. 157), так как при воздействии

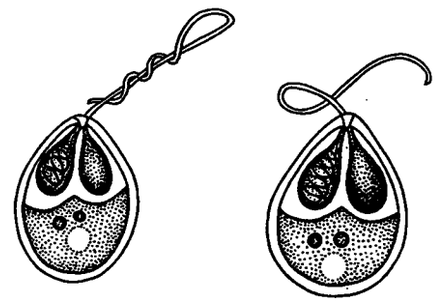


Рис. 157. Экструзия полярных нитей спор *Myxobolus obesus* в гипертоничном растворе КОН (k = 8 %) (из: Донец, Соломатова, 1979).

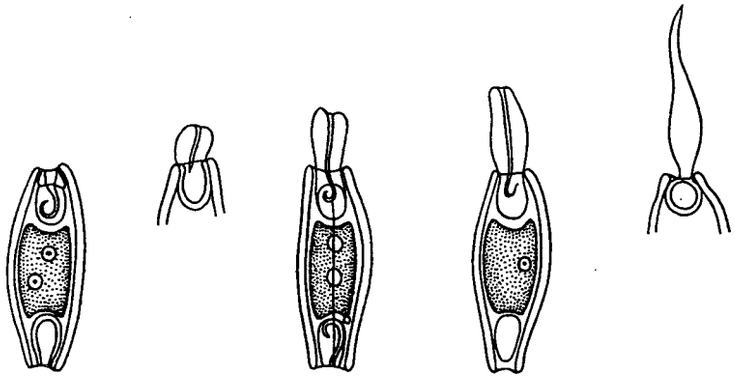


Рис. 158. Процесс экструзии полярной нити у споры *Spheromyxa balbianii*.

концентрированных растворов тургор внутри полярной капсулы и нити полностью отсутствует. Такое состояние резко меняется при сильном уменьшении концентрации раствора. Когда к 10 %-ному раствору NaOH, в котором находились споры *Myxobolus ellipsoides*, добавляли воду, свернутые в петли полярные нити медленно распрямлялись и приходили в состояние, имеющее место при экструзии нитей под воздействием низких концентраций.[6] Следовательно, концентрированные растворы гипертоничны по отношению к внутрикапсулярной жидкости. В этих случаях полностью снимается действие осмотического давления как фактора, вызывающего экструзию. Остаются и соответственно более ярко проявляются другие факторы.

Действие сократительных белков у многих видов усиливается тем, что упругая полярная нить туго свернута по своей продольной оси и в связи с этим обладает дополнительной потенциальной энергией. У представителей примитивного рода *Sphaeromyxa*, у которых на электронограммах не наблюдается закручивания полярных нитей вокруг своей оси, этот способствующий экструзии фактор полностью отсутствует. Здесь выстреливание нити происходит только за счет сократительных белков и внутрикапсулярного осмотического давления (рис. 158). Значительное внутрикапсулярное давление необходимо также и для большей устойчивости стенок полярной капсулы, на которую опирается выворачивающаяся полярная нить.

Наибольший интерес представляет изотоническая концентрация реагентов, поскольку именно при ней происходит резкое изменение характера экструзии полярной нити. Кроме того, определение этой концентрации дает возможность установить величину осмотического давления внутрикапсулярной жидкости подопытных видов миксоспоридий.

Как видно из табл. 3, такое изменение у каждого вида происходит при строго определенных концентрациях NaOH и KOH. При этом концентрации обоих реагентов не совпадают. Последнее указывает на то, что на процесс экструзии влияют не только концентрация растворов, но и некоторые другие связанные с нею факторы. Одним из таких факторов в первую очередь может быть осмотическое давление реагента, являющегося в то же время и средой, в которой пребывают исследуемые споры. Для выяснения осмотического давления (P) при каждой концентрации

[6] Многократно повторяемые (до 6 раз) изменения концентрации щелочей неизменно сопровождались изменением состояния полярных нитей: они то сворачивались в кольца, то снова выпрямлялись. Это не подтверждает предположения о деструктивном влиянии высоких концентраций щелочей на полярную нить.

Таблица 3

Концентрация и осмотическое давление растворов щелочей, изотоничных содержимому полярных капсул спор миксоспоридий

Вид миксоспоридий	KOH		NaOH	
	концентрация, в %	осмотическое давление	концентрация, в %	осмотическое давление
Myxobolus obesus	3.5	34.92	2.5	35.52
M. muelleri	5.0	50.25	3.5	50.45
M. bramae	5.5	57.52	4.0	57.75
M. exiguus	7.5	77.86	5.5	78.53
M. permagnus	8.2	83.15	6.0	85.52

щелочи использовалась формула, применяемая для сильных электролитов: $P = \nu QCRT$, где ν – число ионов, на которое распадается электролит, Q – практический осмотический коэффициент для сильного электролита, C – молярная концентрация, R – универсальная газовая постоянная, T – абсолютная температура.

Полученные данные прежде всего дают возможность определить внутрикапсулярное осмотическое давление для каждого вида (табл. 3). Как выяснилось, давление внутрикапсулярной жидкости у разных видов неодинаково и колеблется от 35 атм у *Myxobolus obesus* до 85.5 атм у *M. permagnus*. У *M. muelleri* осмотическое давление внутрикапсулярной жидкости равно 50.25–50.45, у *M. bramae* 57.5–57.75, у *M. exiguus* 78.5–78.8 атм.

То обстоятельство, что для каждого вида миксоспоридий характерно свое строго определенное давление внутри полярной капсулы, позволяет использовать эти данные в качестве дополнительного диагностического признака, особенно в тех случаях, когда морфологические различия тех или иных видов незначительны. Так, например, *M. bramae* и *M. muelleri* слабо отличаются по морфологическим признакам, что вызвало у некоторых исследователей сомнения в видовой самостоятельности *M. bramae* (Шульман, 1962). Однако в осмотическом давлении жидкости полярных капсул обоих видов имеются значительные различия: у *M. muelleri* 50.25–50.45, у *M. bramae* 57.5–57.75 атм. Эти сведения неоспоримо подтверждают видовую самостоятельность данных миксоспоридий.

Вторым важным результатом этих экспериментов следует считать установление факта, что расчеты изотонического осмотического давления по KOH и NaOH давали одинаковые или очень близкие результаты, хотя их концентрации не совпадали. Если бы задержка экструзии была бы связана не с высоким осмотическим давлением внешней среды, а с деструктивным действим концентрированных растворов щелочей, экструзия была бы связана именно со степенью этой концентрации, а не с осмотическим давлением. Между тем экструзия изменялась при определенном уровне осмотического давления, что убедительно свидетельствует в пользу существенной роли при экструзии полярных нитей внутрикапсулярного давления, полностью проявляющейся лишь в гипотонической среде.

Лом (Lom, 1964) вызывал экструзию полярной нити у *M. muelleri* с помощью концентрированного раствора мочевины, дающего осмотическое давление около 255 атм (!). Он отмечает, что экструзия полярной трубки микроспоридий в отличие от миксоспоридий не происходит при осмотическом давлении выше 50 атм. Столь же высокая концентрация NaCl и мочевины не вызывает экструзии и у миксоспоридий. Если к концентрированной мочевине добавить раствор высокой концентрации NaCl, экструзия также не происходит. Полярная нить выворачивается лишь

в том случае, когда разбавление концентрированного раствора NaCl снижает осмотическое давление до 70 атм. Из этих экспериментов Лом делает правильный вывод о том, что концентрированная мочевина вызывает разрушение протеиновой крышечки[7] и что высокое осмотическое давление внешней среды задерживает экструзию. Вслед за этим он, однако, приходит к совершенно неожиданному выводу о том, что внутрикапсулярное осмотическое давление не играет никакой роли в выстреливании полярной нити. Опыты Донец и Соломатовой (1979) фактически подтверждают данные Лома о том, что при высоком осмотическом давлении экструзия полярной нити затруднена. Однако она все же происходит, поскольку кроме осмотического давления, действие которого отключается при высоких концентрациях во внешней среде, оказывают воздействие и другие упомянутые выше факторы: сократительные белки, а в ряде случаев – потенциальная энергия туго скрученной полярной нити.

При меньших концентрациях той же щелочи, при наличии тех же ионов экструзия происходит нормально. По-видимому, Лом не учитывает того, что процесс экструзии распадается на две следующие друг за другом фазы: 1) растворение пробки в крышечке; 2) непосредственная экструзия нити, вызываемая внутрикапсулярным давлением и высвобождением потенциальной энергии полярной нити путем изъятия ионов Ca^{2+}. У большинства видов полярная нить туго закручена и поэтому еще сильнее напряжена.

Сильно концентрированная щелочь и другие реагенты хорошо обеспечивают первый этап экструзии, но, создавая гипертоническую среду, они отключают действие осмотического давления внутрикапсулярной жидкости. Именно поэтому экструзия не срабатывает на втором этапе.

Признавая ведущую роль ионов Ca^{2+} в экструзии полярной нити, мы не склонны сбрасывать со счета и роль внутрикапсулярного осмотического давления, которое не может не проявиться при создании подходящих условий для выворачивания нити.

Мы не можем согласиться и с утверждением Успенской (1984), что при участии осмотического давления в экструзии нити должно происходить насасывание жидкости в капсулу. Наоборот, осмотическое давление играет меньшую роль именно потому, что капсула и нить, ограниченные, по-видимому, очень стойкими к агрессивным жидкостям стенками, представляют единую замкнутую систему. Именно поэтому полярная нить при изменениях концентрации то выпрямляется, то снова сворачивается в петли. Этого не могло бы произойти, если бы сворачивание было связано с разрушающим (деструктивным) действием щелочей. Мы уже подчеркивали исключительную устойчивость створок и капсулярных стенок к агрессивным жидкостям. Споры устойчивы к ним до тех пор, пока не произойдет растворение пробочки.

Итак, в пользу наличия осмотического давления внутри полярных капсул свидетельствуют:

а) эксперименты Донец и Соломатовой (1979) и Лома (Lom, 1964);

б) закономерно повторяющееся скручивание полярных нитей под воздействием концентрированных щелочей и выпрямление их при последующем разбавлении щелочи водой;

в) совпадение результатов при вычислении осмотического давления разных концентраций KOH и NaOH, вызывающих одинаковый эффект экструзии;

г) наличие толстой стенки у полярной капсулы (значительно толще створок), хорошо изолированной створками от воздействия внешней среды, которое можно

[7] По наблюдениям Шульмана (1966), растворяется не крышечка, а пробочка, закрывающая находящийся внутри крышечки канал.

объяснить лишь необходимостью противодействовать внутрикапсулярному давлению. Последнее необходимо не только для усиления и упорядочения экструзии полой полярной нити, но и для создания прочного ее основания. Ведь при отсутствии тургора внутри капсулы стенки ее попросту деформировались бы.

Как мы уже отмечали, вопрос о роли полярных капсул в жизненном цикле миксоспоридий еще окончательно не решен. Было показано (Auerbach, 1910c, 1910e), что выстреливание полярных нитей и раскрытие створок у спор *Myxidium bergense* происходит в кишечнике рыбы только под воздействием желчи, т. е. в тот момент, когда споры достигают желчного протока. Это позволяет амебоидному зародышу непосредственно по желчному протоку проникнуть к месту своего постоянного паразитирования – желчному пузырю. Очевидно, полярные нити предназначены для строгой фиксации споры в нужном для данного вида месте. Эта фиксация, по мнению Лома (Lom, 1964), обеспечивается клейкостью нитей. Она часто осуществляется путем запутывания длинных и тонких полярных нитей в ворсинках кишечника. Так как экструзия полярной нити у разных видов происходит подчас под влиянием разных реагентов и при неодинаковых концентрациях, можно предположить, что выстреливание полярной нити происходит соответственно у каждого вида в различных участках пищеварительного тракта с оптимальным режимом для его амебоидного зародыша. Именно поэтому в одних случаях оптимально действующим реагентом является желчь, в других щелочь, в третьих кислота. Уже отмечалось, что щелочь одной и той же концентрации вызывает у разных видов неодинаковую ответную реакцию, следовательно, и требования разных видов к концентрации этой щелочи различны.

Поскольку химизм среды в разных отделах пищеварительного тракта неодинаков, мы вправе ожидать, что экструзия полярных капсул будет происходить в разных его участках. Это подтверждается очень интересными экспериментами Юнчиса (1979б, 1984б).

По его данным, проникновение амебоидных зародышей в стенки кишечника происходит только после прикрепления спор к ворсинкам кишечника с помощью стрекательных нитей. Он предполагает, что длина стрекательных нитей определяет расстояние, которое должен преодолеть амебоид, вышедший из споры в просвет кишечника. Юнчисом установлено, что экструзия полярных нитей происходит у спор разных видов миксоспоридий в разных, но строго определенных участках пищеварительного тракта. Это связано с приуроченностью каждого вида к определенному химическому составу с определенным диапазоном осмотического давления. Данные о несовпадении внутрикапсулярного осмотического давления в полярных капсулах разных видов миксоспоридий подтверждают выводы Юнчиса. Далее автор отмечает, что у некоторых видов рыб заражение характерными для них миксоспоридиями происходит лишь в случае перехода к свойственному им питанию: хищничество у хищников, планктофагия у планктофагов и т. д. Возможно, что и это косвенным образом связано с определенным для каждого вида внутрикапсулярным осмотическим давлением. Лишь при наличии характерного для данного хозяина химизма пищеварительного тракта экструзия полярной нити произойдет в соответствующем для данной миксоспоридии участке.

Все сказанное свидетельствует о том, что полярные капсулы играют большую роль в жизненном цикле миксоспоридий. При сравнительном анализе миксоспоридий оказалось, что в эволюции последних усовершенствование и расположение полярных капсул прошло ряд сложных последовательных этапов. Первым шагом было усовершенствование полярных капсул и нитей. У самых примитивных представителей рода *Sphaeromyxa*, например *S. sabrazesi*, полярные капсулы грубо устроены, а их нити настолько толстые, что их даже нельзя называть нитями. На рис. 158 представлены различные этапы выворачивания широкой полярной

нити у *Sphaeromyxa balbiani*. Выворачивание здесь простое, так как невыстреленная полярная нить не скручена, а свободно и неупорядоченно располагается в полярной капсуле. И по электронно-микроскопическим данным (Lom, 1969а; Успенская, 1971, 1972б, 1984), полярные нити *Sphaeromyxa* не закручены вокруг своей оси и соответственно не обладают связанной с этим дополнительной механической потенциальной энергией. У более совершенных видов происходит утончение полярной нити и упорядочение ее положения внутри капсулы. Полярная нить спирально закручивается (часть *Sphaeromyxa*, *Myxidium*, *Zschokkella* и др.). При этом ось витков вначале перпендикулярна продольной оси капсулы, а сами витки располагаются параллельно этой продольной оси. У представителей большинства других родов наблюдается дополнительное скручивание полярной нити вокруг своей оси, что увеличивает механическую упругость нити. Это вызывает постепенное смещение оси закручивания и поворот ее в конечном итоге на 90°. Ось витков начинает совпадать с продольной осью полярной капсулы, а сами витки соответственно располагаются перпендикулярно ей. Наряду с усовершенствованием полярной нити, хотя в большинстве случаев и с некоторым запозданием, наблюдается и эволюция расположения полярных капсул. Как показал Шульман (1966), эволюция спор миксоспоридий шла по следующей схеме: от расположения полярных капсул на разных полюсах до расположения их на одном полюсе. Очевидно, последнее обеспечивает более надежную фиксацию спор – в этом случае полярные нити легче запутываются в ворсинках кишечника. По-видимому, определенную роль играет у миксоспоридий и длина полярной нити. Среди миксоспоридий наблюдается тенденция как к увеличению (до 4, реже 3, 5 и даже 6), так и к уменьшению числа полярных капсул (до 1). В тех случаях, когда происходит уменьшение размеров спор, а соответственно и полярных капсул и их нитей, наблюдается увеличение числа полярных капсул (*Chloromyxum*, *Agarella* и все представители отр. Multivalvulida). В данном случае уменьшение длины полярных нитей компенсируется увеличением их числа. С другой стороны, уменьшение числа полярных капсул до 1 (*Thelohanellus*) сопровождается резким удлинением полярной нити. Таким образом, имеет место функциональная зависимость между длиной полярной нити и числом полярных капсул.

4.2.2.2. Гидростатическая роль

Кроме своей основной функции полярные капсулы играют немаловажную роль еще в одном процессе. Как показали Донец и Подлипаев (1974), споры различных видов миксоспоридий в стеклянных капиллярах всегда опускаются полярными капсулами вниз. Следовательно, они – самый тяжелый компонент в споре. Соответственно они утяжеляют спору. В тех случаях, когда споры адаптированы к быстрому опусканию, полярные капсулы играют безусловно положительную роль, особенно если обладают крупными размерами. При адаптации спор к парению (*Henneguya* и др.) неадекватное воздействие полярных капсул в сторону утяжеления спор компенсируется уменьшением размеров споры или изменением ее формы, уменьшением размеров йодофильной вакуоли и образованием крупных капель экскреторного жира (Подлипаев, 1972). Все это наглядно подчеркивает существенную роль полярных капсул в эволюции миксоспоридий.

4.2.3. Створки

Одним из важнейших образований, служащих для защиты амебоидного зародыша и обеспечения его попадания в рыбу, являются створки.

4.2.3.1. Защита амебоидного зародыша

Прежде всего створки обеспечивают механическую защиту амебоидного зародыша. Химический состав створок пока еще точно неизвестен. Однако, судя по ряду наблюдений, они обладают значительной прочностью. Так, споры сравнительно трудно раздавить, когда они находятся под покровным стеклом. Нам не удавалось разрушить споры *Myxobolus bramae* и *M. ellipsoides* даже при длительном протирании содержимого цисты с самым мелким кварцевым песком. Прочности створок кроме характера материала, из которого они построены, в значительной мере способствует их форма. Почти во всех случаях створки имеют сводчатую форму, что, как известно, позволяет выдерживать большую нагрузку в момент приложения силы с выпуклой стороны (рис. 159). Это свойство сводов широко используется в архитектуре. В настоящее время архитекторы, учитывая свойства оболочек, создают огромные, лишенные промежуточных опор купола с оболочкой сравнительно ничтожной толщины, заменяющей собой стропила, фермы. Форму зрительного зала, напоминающую спору *Myxobolus rotundus*, использовали, например, при построении зданий цирков в Казани, Краснодаре, Душанбе и других городах (рис. 160).

Широко распространены сводчатые конструкции и в природе. Мы ограничимся здесь только примером яйца птиц, где благодаря сводчатой конструкции тонкая и хрупкая яичная скорлупа обладает сравнительно большой прочностью.

Форма арки, как видно из рис. 161, позволяет перевести нагрузку на изгиб в усилие на сжатие.. При этом на краевые участки арки действует усилие, стремящееся оттолкнуть их друг от друга, – сила горизонтального распора. Купол же, как видно из рис. 162, представляет собой комбинацию арок. Так как усилие, действующее на него в какой-нибудь точке, передается большему числу участков, расположенных рядом, то он соответственно может выдержать гораздо большую нагрузку, чем любая из составляющих его арок. Это создает возможность значительного уменьшения толщины свода. Поскольку в основании купола возникают силы горизонтального распора, создается необходимость их уравновешивания. Строители противопоставляют силам горизонтального распора либо горизонтальные металлические растяжки внутри купола, либо металлические обручи, охватывающие его основание. Нетрудно видеть, что у створок спор миксоспоридий роль такого обруча выполняет утолщенный шовный валик, который в некоторых случаях выражен очень сильно (рис. 78–80). Таким образом, шовный валик возник в тех участках створки, где создается наибольшее напряжение.

У многих спор, особенно у представителей *Myxobolus*, *Myxosoma*, толщина стенок створок чрезвычайно мала и иногда не достигает даже 0.1 мкм (Хейсин и др., 1961). У *Fabespora* и у всего отряда Multivalvulida они еще тоньше. В этом случае прочность споры обеспечивается наличием мощного шовного валика, толщина которого в несколько десятков раз превышает толщину стенки створок. Шовный валик образует мощное кольцо жесткости, на которое опирается свод с чрезвычайно тонкой стенкой. У разных родов и видов миксоспоридий прочность створок все же выражена по-разному. Так, шаровидные или линзообразные споры в меньшей степени подвержены усилию на изгиб, чем створки вытянутой формы.

Мы знаем, что шов между створками является наиболее уязвимым местом в отношении прочности, так как именно по этой линии может произойти раскрывание споры. О наличии десмосом, какого-то вещества, плотно связывающего обе створки, и микротрубочек уже говорилось. Разрастание шовного валика, благодаря чему увеличивается поверхность скрепления двух створок, также препятствует раскрыванию створок.

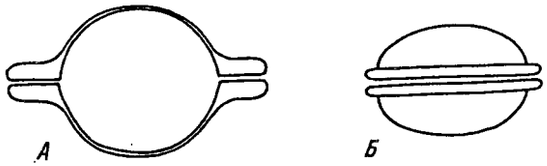


Рис. 159. Схема створок споры с развитым шовным валиком.

А — разрез, *Б* — общий вид (из: Шульман, 1966).

Однако и сама форма створок может облегчить или, наоборот, затруднить раскрывание споры (рис. 163). Так, если мы возьмем спору, имеющую шаровидную форму, то плечо рычага при раскрывании створок будет равняться радиусу шара, *r* (рис. 163, *А*). Если спору сплющить в направлении, перпендикулярном плоскости шва, то плечо рычага у образовавшейся линзы (линза I типа) заметно уменьшится. Если же шар превратить в такую же линзу, сплющивая в направлении плоскости шва, то длина рычага у такого рода линзы II типа заметно увеличится (рис. 163, *Б*). Если в обоих случаях размеры радиуса уменьшились, например, в 2 раза, то

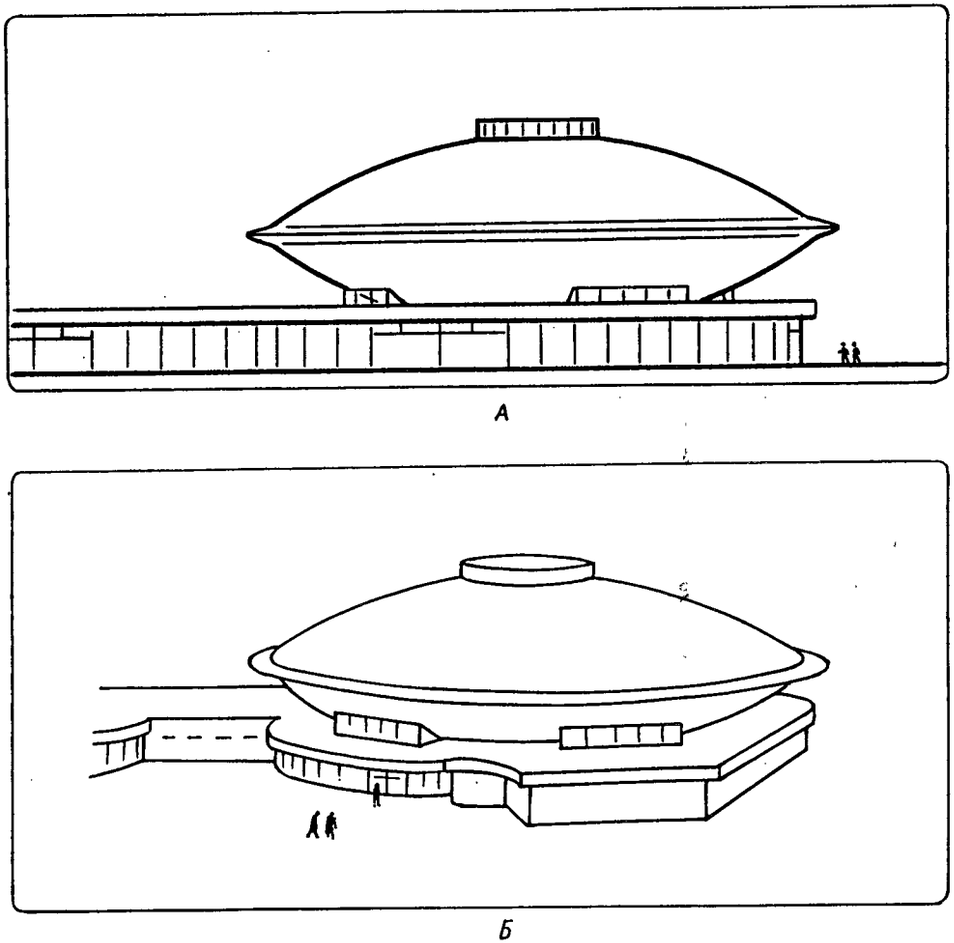
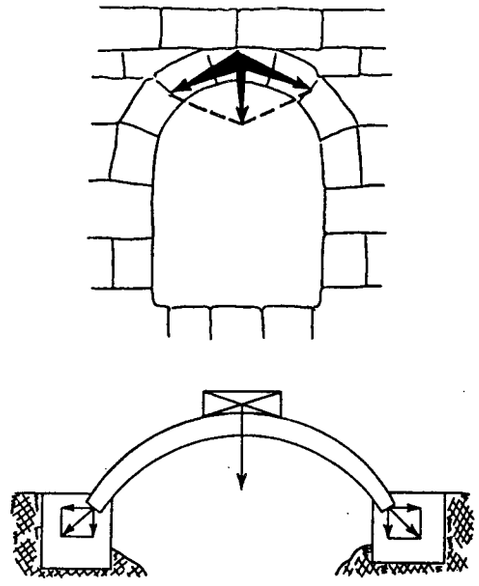


Рис. 160. Цирк в Казани.

А — вид сбоку, *Б* — вид спереди.

Рис. 161. Схема перевода в арке нагрузки на изгиб в усилие на сжатие и в конечном итоге в силу горизонтального распора (из: Шульман, 1966).



у линзы I типа длина рычага будет равна 0.5 *r*, а у линзы II типа 1.6 *r*. Так как усилие, которое надо приложить для раскрывания споры, обратно пропорционально длине рычага, то становится ясным, что наиболее устойчивой в отношении раскрывания будет линза I типа, а наименее устойчивой – линза II типа. Форма шара в данном случае будет занимать промежуточное по прочности положение.

Казалось бы, с этой точки зрения форма сигары столь же устойчива к раскрыванию, как и линза I типа. Однако, как видно из рис. 163, *В*, при малейшем перекресте лежащих рядом спор каждая из них будет испытывать усилие на изгиб. При этом у нее, как и у всех стержней, подвергающихся изгибу, края одной створки будут сжиматься, а другой – растягиваться, что будет способствовать раскрыванию споры. Таким образом, форма линзы I типа является наиболее прочной, форма шара или сигары удовлетворительной, а форма линзы II типа наименее удовлетворительной.

К сказанному следует добавить, что большинство представителей подотряда Bipolarina имеют форму, соответствующую или близкую сигаре, подотряда Platysporina – линзе I типа, а бóльшая часть Eurysporina и некоторые представители Bipolarina – шару. Представители родов *Ceratomyxa* и *Leptotheca* из подотряда Eurysporina имеют форму, приближающуюся к линзе II типа в том отношении, что их диаметр в плоскости шва заметно меньше диаметра, перпендикулярного этой плоскости. У спор представителей *Ceratomyxa*, сильно вытянутых в направлении, перпендикулярном плоскости шва, длина рычага еще более увеличивается, что заметно облегчает раскрывание споры под влиянием механического воздействия.

Особняком стоит вопрос о прочности спор у представителей отряда Multivalvulida. С одной стороны, у них створки менее вытянуты, чем у *Ceratomyxa*, от которых они произошли, благодаря чему длина рычага несколько уменьшается. С другой стороны, наличие не двух, а нескольких створок увеличивает жесткость конструкции, что способствует укреплению споры. Всю спору *Hexacapsula*, например, можно сравнить с куполом, которому для упрочнения придали дополнительную кривизну путем гофрировки. Благодаря созданию дополнительных арок – нервюр, на которые опираются эти вторичные своды, создается возможность противостоять силам распора при более облегченной конструкции (рис. 164). Возможно, что наличие ребрышек на поверхности створок (*Chloromyxum*, *Sphaerospora* и др.) также способствует увеличению прочности створок.

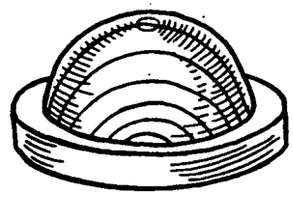


Рис. 162. Схема купола как комбинация многих арок (см: Шульман, 1966).

Ахмеров (1960) сделал попытку объяснить строение и форму спор миксоспоридий условиями существования в тех или иных органах. Так, например, шаровидную форму типа *Chloromyxum* или *Sphaerospora* он объяснял

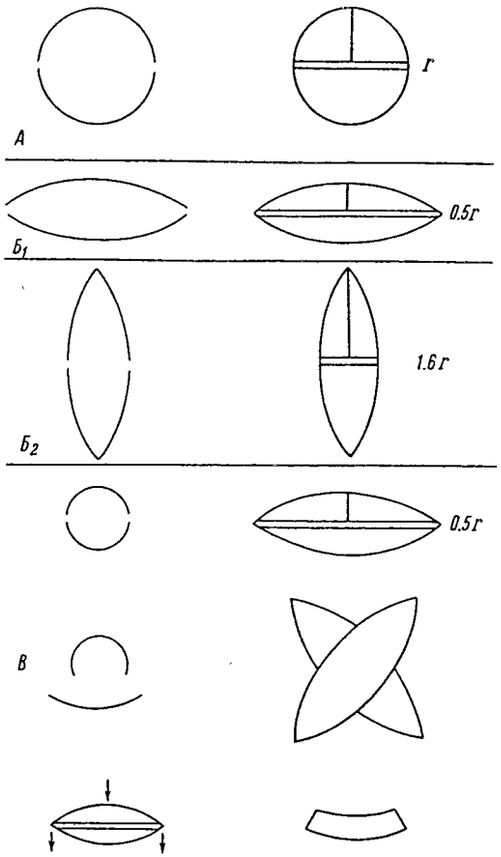


Рис. 163. Схема, иллюстрирующая устойчивость спор различной формы к раскрыванию.

А – шар, $Б_1$ – линза первого типа, $Б_2$ – линза второго типа, *В* – сигара (из: Шульман, 1966).

условиями существования в желчном или мочевом пузыре, где споры, по его словам, испытывают одинаковое давление со всех сторон. С другой стороны, удлиненная форма споры типа *Myxidium* связана, по его мнению, с условиями существования в трубчатых органах – мочеточниках и мочевых канальцах. Однако на деле получается иная картина. В роде *Sphaerospora* 19 видов живут в мочеточниках и мочевых канальцах и лишь 14 видов – в пузырях (4 в желчном, 10 в мочевом). У *Chloromyxum* большинство видов действительно живет в пузырях (58 в желчном, 6 в мочевом), однако все же 2 вида паразитируют в мочеточниках и мочевых канальцах. Что же касается *Myxidium*, которому Ахмеров приписывает возникновение в мочеточниках, то здесь имеет место как раз противоположная картина – в желчном пузыре паразитирует 75 видов, в мочевом 11 (всего 86 видов), и только 7 видов живет в мочеточниках и мочевых канальцах. Если же взять род *Sphaeromyxa*, у которого споры тоже веретеновидной формы, но более примитивно устроены, то окажется, что все его представители (27 видов) живут только в желчном пузыре. Уже Леже (Léger, 1931a) отмечал, что форма спор у представителей рода *Myxidium* не зависит от их локализации.

Мы согласны с утверждением Ахмерова, что условия жизни в том или ином органе должны оказывать влияние на морфологию паразита. Однако он не учел, что формой существования миксоспоридий в организме хозяина являются плазмодии. Именно на них, как было показано выше, и влияют условия существования в том или ином органе. Между тем споры являются формой существования миксоспоридий во внешней среде, и поэтому их морфология в основном связана с последней.

Лишь некоторые свойства спор, а именно их прочность, могут оказывать влияние на возможность паразитирования миксоспоридий в тканях. Однако эта связь является не прямой, а опосредованной. Любая форма спор

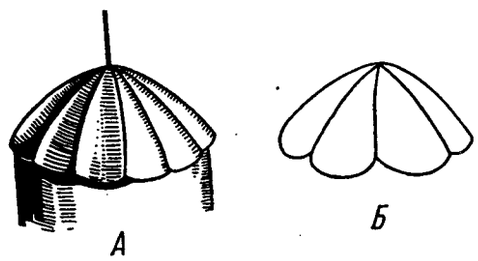
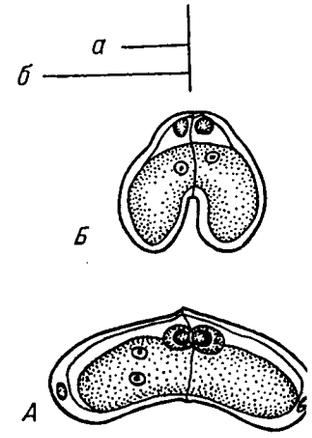


Рис. 164. Сравнение споры *Hexacapsula* (*Б*) с куполом, снабженным нервюрами (*А*) (из: Шульман, 1966).

Рис. 165. Пример уменьшения длины рычага у зрелой споры *Ceratomyxa shasta* (из: Noble, 1950).

А – молодая спора, *Б* – зрелая спора. *а* – длина рычага у молодой споры, *б* – длина рычага у зрелой споры.



обладает надлежащей прочностью для того, чтобы обеспечить сохранность амебоидного зародыша во время пребывания споры в воде или в просветах желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев. Иное положение создается у большинства тканевых паразитов. Рост вегетативных стадий у тканевых форм встречает сильное противодействие тканей хозяина в виде образования соединительнотканных капсул, кольцевых миофибрилл и т. п. Это создает повышенное давление и внутри цист, переполненных многочисленными спорами. Споры могут подвергаться сильному давлению со стороны тканей хозяина и после разрыва цист. Поэтому наиболее прочные формы спор мы встречаем в первую очередь у тканевых паразитов.

Не случайно почти все миксоспоридии подотряда Platysporina (кроме 3 видов), имеющие наиболее выгодную с точки зрения прочности форму спор (линза I типа), являются тканевыми паразитами. Среди миксоспоридий со спорами шаровидной формы (*Chloromyxum*, *Sphaerospora*, *Wardia*, *Caudomyxum*) или в виде сигары (*Myxidium*), занимающими промежуточное положение в отношении прочности, число тканевых паразитов сравнительно невелико. Споры с высокими створками, менее удовлетворительные в отношении прочности (*Ceratomyxa*, *Leptotheca* и др.), почти не встречаются в тканях. Исключение составляет только *Ceratomyxa shasta*, паразитирующая в лососевых рыбах. Однако и в данном случае у зрелых форм происходит сильное изгибание створок назад, благодаря чему заметно уменьшается длина рычага (рис. 165). Таким образом и это исключение – подтверждение общего правила.

Достаточно хорошо створки предохраняют амебоидный зародыш от воздействия различных химических реагентов, в несколько меньшей степени – от высыхания. Ауербах (Auerbach, 1910c) высушивал споры *Myxobolus aeglefini* из тресковых на предметном стекле частично при комнатной температуре, частично при температуре –15° (срок хранения при этой температуре не превышал одного дня). Однако через 2 года при помещении в воду эти споры ничем не отличались от нормальных и сохраняли свойства живых: полярные капсулы выстреливали, а йодофильная вакуоль амебоидного зародыша окрашивалась йодом. Независимо от того, сохранилась ли инвазионность у данных спор, сам факт, что при таком длительном высушивании осталось неизменным содержимое споры, свидетельствует о достаточно хорошей приспособленности к высушиванию (более подробно об этом см. гл. 6). Так, было отмечено (Keysselitz, 1908a), что даже при кратковременном высушивании спор *Myxobolus pfeifferi* лишь немногие из них сохраняют свою жизнеспособность, да и вообще стойкость спор миксоспоридий к высушиванию у большинства видов не сильно выражена, поскольку это биологически не всегда оправдано – миксоспоридии весь свой жизненный цикл проводят в воде.

Сильнее выражена у спор стойкость к различным химическим реагентам. Об этом свидетельствует уже тот факт, что споры миксоспоридий прокрашиваются лишь немногими красками. Даже в том случае, когда удается прокрасить содержимое споры, последняя и красится, и дифференцируется значительно позже, чем окружающие спору ткани.

Споры могут выдерживать очень длительное пребывание в воде. Срок этого пребывания у различных видов неодинаков: от 2 недель до нескольких месяцев и даже больше. При этом, по-видимому, соленость воды для спор некоторых пресноводных видов не играет большой роли.

По некоторым данным (Linton, 1891b), споры *Myxobolus lintoni* могут без ущерба для себя в течение 10 дней находиться в морской воде. Целый ряд типичных пресноводных паразитов (*Myxobolus exiguus, M. macrocapsularis, Myxosoma branchialis, Zschokkella nova*) могут жить в море только у эвригалинных видов (колюшки, кефаль, лобан, сингиль, угай), которые поддерживают в своем организме более или менее постоянный осмотический режим. Поэтому можно с большой долей вероятности предполагать, что основным лимитирующим фактором для миксоспоридий при изменении солености является недостаточная стойкость вегетативных стадий, что исключает возможность существования их в других, более стеногалинных рыбах. Сами же споры, судя по зараженности морских рыб, по-видимому, легко переносят пребывание в морской воде. Некоторые паразиты настолько приспособились к соленой воде, что стали морскими видами. Таким видом является паразит тресковых *Myxobolus aeglefini*, споры которого, как уже отмечалось выше, вообще отличаются большой стойкостью не только к осолонению, но и к высыханию, и сильному охлаждению. Аналогичная картина наблюдается и у морских миксоспоридий. В сильно опресненной восточной Балтике морские солоноватоводные виды (*Myxobolatus platessae, M. gesterostei, M. medius*) сохраняются только на эвригалинных хозяевах: первый – на речной камбале, легко переносящей опреснение, другие – на трехиглой и десятииглой колюшках, могущих жить и в пресных, и в морских, и в солоноватоводных водоемах. С другой стороны, некоторые споры, приспособившись к осолонению, стали хуже переносить пребывание в пресной воде. Так, споры *Myxobolus aeglefini* гибнут после 24-часового пребывания в пресной воде.

По-разному у различных видов миксоспоридий проявляется стойкость их спор к существованию в гниющем материале. Нам приходилось наблюдать сохранение жизнеспособности у спор (*Myxobolus kawabatae, M. gigi* и *M. uniporus*) после 2-месячного нахождения в гниющих почках и других внутренних органах рыбы. По данным некоторых авторов (Auerbach, 1909a, 1909c, 1910c; Успенская, 1957б), споры *Myxosoma cerebralis* сохраняют жизнеспособность и инвазионность после годичного пребывания в гниющих остатках рыбы. Споры *Myxobolus aeglefini* могут в течение длительного времени выдерживать влияние пищеварительных соков кишечника (Auerbach, 1909b, 1909c). Споры *Myxosoma cerebralis* могут в течение длительного срока (до 56 ч) находиться в желудке форели без экструзии полярных капсул (Plehn, 1906a, 1906b; Успенская, 1957б). То же наблюдалось при помещении спор в кислоты и аптечный желудочный сок. Более того, они сохраняют инвазионность, пройдя транзитом через пищеварительный тракт водоплавающих птиц (Taylor, Lott, 1978).

Об устойчивости створок спор к воздействию химических веществ свидетельствует тот факт, что удавалось растворить створки спор *Myxidium lieberkuehni* только после двукратного воздействия концентрированной серной кислотой (Bütschli, 1881). Створки *Henneguya zschokkei* (= *H. salminicola*) не растворяются в слабом растворе серной кислоты и при кипячении в 35 %-ном растворе едкого калия (Kudo, 1921b). При содержании и кипячении в концентрированной азотной кислоте они разбухают, при этом содержимое споры тоже бывает затронутым этой кислотой. При содержании и кипячении в концентрированной соляной кислоте створки только частично растворяются. При помещении в концентрированную серную кислоту они заметно истончаются и становятся ломкими (особенно хвостовые отростки), наконец, при кипячении в этой же кислоте полностью растворяются.

Отмечена большая устойчивость спор к воздействию трипсина и пепсина: створки спор удалось растворить в 30 %-ном KOH после 9 мин кипячения и при щелочном гидролизе в NaOH в автоклаве (Lom, 1964). Успенской (1984) не удалось растворить створку пепсином, трипсином, аптечным желудочным соком, проназой, лизоцимом, додецилсульфатом. В той же работе она сообщает, что в экспериментах, проведенных ею совместно с В. И. Гельфандом, створки не растворялись в 0.1 %-ном растворе дитиотрептола в течение часа.

Все это свидетельствует о том, что как створки, так и вещество, скрепляющее их в области шва, достаточно хорошо обеспечивают функцию сохранения амебоидного зародыша от вредного воздействия различных факторов внешней среды.

4.2.3.2. Гидростатическая роль

Что касается второй основной функции створок – обеспечения попадания амебоидного зародыша в нового хозяина, то это достигается путем увеличения или уменьшения размеров, изменения формы в сторону максимального отступления от шарообразной, возникновения различных отростков, килей и мембран. Однако, поскольку увеличение или уменьшение скорости опускания спор на дно большей частью осуществляется путем комбинированного действия всех клеток, составляющих споры, мы на этом вопросе остановимся в специальном разделе (5.1).

Таким образом, мы видим, что споры миксоспоридий являются хотя и небольшим, но сложным образованием, состоящим из нескольких клеток, каждая из которых сильно специализирована и несет свою определенную функцию. Створки служат для защиты амебоидного зародыша и для обеспечения попадания его в нового хозяина, полярные капсулы – для фиксации споры вблизи стенки кишечника и для утяжеления споры. Амебоидный зародыш – наименее специализированное образование, назначение которого ясно видно из его названия. Именно в нем происходит слияние гаметических ядер и образование зиготы, от которой берет начало новое поколение миксоспоридий. Кроме того, он иногда снабжен органоидом, утяжеляющим спору. Соответственно единство многоклеточной организации споры обеспечивает ей определенную интеграцию, позволяющую не только дифференцировать свои действия, но и участвовать в выполнении одной и той же задачи.

В процессе эволюции у спор совершенствуются створки по линии еще большего увеличения прочности или в направлении еще более совершенного парения или, наоборот, быстрого опускания. В зависимости от основной потребности вида то или иное направление преобладает, а иногда они даже совпадают друг с другом.

Усовершенствование полярных капсул выражается прежде всего в утончении полярной нити, увеличении ее упругости и запаса потенциальной энергии путем сильного закручивания сначала простой спиралью, затем вокруг собственной оси. Функция полярных капсул усиливается или удлинением полярной нити (которое иногда сопровождается уменьшением числа полярных капсул), или увеличением числа полярных капсул. Налицо также тенденция к переходу полярных капсул с двух противоположных полюсов на один.

Эволюция амебоидного зародыша шла в основном по пути перехода от существования двух самостоятельных амебоидов – гамет к одному амебоидному зародышу с 2 гаметическими ядрами. В разных подотрядах в пресных водах возникает тенденция к появлению йодофильной вакуоли, что обеспечивает ускоренное опускание споры.

От радиальной симметрии споры переходят к двубоковой, реже винтовой симметрии или дисимметрии. Иногда (отр. Multivalvulida) имеет место вторичный переход от двубоковой симметрии к радиальной.

ГЛАВА 5

АДАПТАЦИЯ СПОР К ПОПАДАНИЮ В ХОЗЯИНА И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ

5.1. Гидростатические свойства спор

Мы уже указывали, что в регуляции скорости опускания спор принимают участие все составляющие их клетки, что свидетельствует о большой роли этой адаптации.

Остановимся несколько более подробно на данном явлении. Как известно, парение – это явление переходного характера от плавания к погружению, при котором скорость погружения равна нулю. Хотя плотность спор всегда несколько выше плотности воды и настоящего взвешенного состояния благодаря этому никогда не наступает, скорость опускания на дно может иногда заметно уменьшиться. Сильное замедление опускания спор в значительной степени обеспечивается также турбулентностью воды. Состояние, близкое к парению, широко распространено как в животном, так и в растительном мире. Однако наиболее близки в этом отношении к миксоспоридиям различные водоросли, также имеющие неподвижные споры.

Существует несколько формул, отражающих скорость погружения тел в жидкости. При этом надо оговориться, что эти формулы в природе редко могут быть применимы в чистом виде, поскольку всегда имеет место воздействие каких-нибудь конкретных дополнительных факторов. Все же мы считаем нужным привести одну из этих формул для облегчения понимания явления парения. В наиболее общей форме скорость погружения шаровидного тела в жидкости выражается формулой Стокса:

$$v = \frac{2}{9} g R^2 \left(\frac{d - d_0}{\eta} \right),$$

где v – скорость погружения, R – радиус тела, d – плотность тела, d_0 – плотность жидкости, g – ускорение силы тяжести, η – коэффициент вязкости.

Из этой формулы видно, что скорость погружения тела прямо пропорциональна его радиусу, т. е. размеру, его плотности и обратно пропорциональна коэффициенту вязкости жидкости. Далее видно, что скорость погружения зависит в определенной степени и от плотности, а следовательно, и от плотности самой жидкости – с увеличением последней скорость уменьшается.

Мы знаем, что плотность воды находится в зависимости от ее температуры и солености. Поэтому погружение тела в пресной воде идет заметно быстрее, чем в морской. Что же касается небольших различий солености воды в тех или иных пресноводных водоемах, то они настолько незначительны, что не имеют биологического значения.

Влияние температуры на плотность воды сказывается также достаточно сильно. К этому же прибавляется увеличение вязкости жидкости при уменьшении температуры, что, как видно из формулы Стокса, тоже сильно влияет на быстроту

Таблица 4

Зависимость вязкости воды от температуры и солености (по: Gessner, 1955, с изменениями)

Температура, в °С	Вязкость воды при солености (в ‰)			
	0	10	20	30
0	100.0	101.7	103.2	104.5
10	63.6	64.9	66.2	67.9
20	56.2	57.4	58.6	59.9
25	49.2	51.0	52.1	53.3

погружения тела. Зависимость вязкости воды от солености и температуры показана в табл. 4.

Еще одним существенным фактором, влияющим на скорость опускания тела в жидкости, является относительная величина поверхности. Так как опускающееся тело должно преодолевать силу сцепления молекул, то опускание его будет тем медленнее, чем с большим количеством молекул воды или другой жидкости оно вступит в соприкосновение. Поэтому, чем больше площадь поверхности тела, тем медленнее оно будет опускаться.

Каким же путем осуществляется уменьшение скорости погружения планктонных организмов, в первую очередь у неподвижных спор водорослей и миксоспоридий? Одним из способов для уменьшения скорости погружения спор является уменьшение плотности. Это может быть достигнуто разными путями.

Первый путь – увеличение объема споры без заметного увеличения ее массы. По этому пути пошли многие представители из рода *Ceratomyxa* и *Leptotheca*, отчасти *Myxoproteus*. Здесь имеет место заметное увеличение размеров створок. Поскольку при этом амебоидный зародыш и полярные капсулы не могут заполнить всю полость споры, бóльшая часть последней остается пустой, что не может не привести к уменьшению плотности всей споры.

Второй путь – увеличение объема споры за счет образования студенистой мукозной оболочки, возникающей в результате разбухания особых веществ, находящихся на поверхности створок. Эта студенистая оболочка обладает плотностью, очень близкой к плотности воды, благодаря чему сильно уменьшается масса самой споры. Такой путь уменьшения плотности спор у миксоспоридий до последнего двадцатилетия был неизвестен. Мукозные оболочки впервые были обнаружены Ломом и Ваврой (Lom, Vavra, 1963a). Их легче выявить при рассматривании спор в туши. Поскольку плотность оболочек близка к плотности воды и наличие их способствует повышению флотационных свойств спор, авторы (Lom, Vavra, 1963a) предположили, что такого рода оболочки характерны для спор всех представителей Cnidospora и Microspora. Между тем, как показали наши исследования, вопрос о слизистых оболочках оказался более сложным. Прежде всего обращает на себя внимание, что мукозную оболочку наблюдало относительно небольшое число авторов (Sarkar, 1946; Ахмеров, 1960; Chen, Hsien, 1960; Lom, Vavra, 1962; Шульман, 1962, 1966; Заика, 1965; Кашковский, 1965б; Desser, Paterson, 1978a, 1978b; Narasimhamurti, Kalavati, 1979c; Kalavati, 1981a, 1981b, и др.).

Дело здесь не только в трудности ее обнаружения и необходимости специальных методик. Тщательная проверка показала, что у многих видов мукозная оболочка отсутствует. Так, она не обнаружена у ряда представителей рода *Henneguya* (*H. creplini*, *H. lobosa*, *H. psorospermica*). Нет ее и на спорах таких видов, как *Myxobolus obesus*, *M. macrocapsularis*, *M. pseudodispar*, *M. exiguus*, *M. rotundatus*,

M. permagnus, M. musculi, Thelohanellus oculi-leucisci, Myxosoma anurum (Донец, 1982). Число видов на спорах которых наблюдались мукозные оболочки, пока сравнительно невелико: *Myxobolus muelleri, M. bramae, M. elegans, M. rotundus, M. informis, M. thelohanellus, Thelohanellus pyriformis, T. catlae, T. dogieli.* При этом размеры, форма и характер проявления мукозных оболочек у разных видов не совпадают. Так, у *M. muelleri* она широким слоем окружает всю спору и лишь в редких случаях несколько слабее выражена на переднем полюсе (рис. 88, *Б*; 89). У *M. bramae* мукозная оболочка бывает лишь на заднем полюсе, у *Myxosoma lairdi* – только на переднем. У *Thelohanellus pyriformis* это образование в точности повторяет форму споры – имеется даже выступ, соответствующий шовному валику. Аналогичное последнему явление наблюдали у *T. catlae* и *T. dogieli* (Ахмеров, 1960; Шульман, 1966, и др.). Наконец, у некоторых видов, например у *M. intimus*, мукозная оболочка – постоянно наблюдаемое и заметное без применения специальных методик образование. Следует отметить, что у одних видов (*Thelohanellus pyriformis*, иногда *T. catlae* и *T. dogieli*) мукозные оболочки обнаруживаются без дополнительной обработки и фазово-контрастной микроскопии, у других они становятся заметными лишь при использовании туши или толуидинового синего, окрашивающего мукозную оболочку в слабо-красноватый цвет. К этому следует добавить, что по пока еще невыясненным причинам у некоторых видов мукозная оболочка в отдельных случаях проявляется хорошо, у других ее нет. Имеющиеся к настоящему времени данные позволяют предполагать большое разнообразие мукозных оболочек, различия которых не исчерпываются формой, а касаются также и химического состава. Пока можно только утверждать, что мукозная оболочка – студенистое образование, разбухающее при попадании спор в воду. Поскольку при этом имеет место уменьшение удельного веса споры, можно считать, что ее образование играет определенную, а возможно, и весьма значительную роль в парении спор. Различия химического состава мукозных оболочек у разных видов обусловливают и различный характер ее проявления. Однако накопленные к настоящему времени данные еще не позволяют точно оценить значение мукозных оболочек при уменьшении скорости опускания спор, поэтому вопрос об их роли еще нуждается в серьезных и более глубоких исследованиях.

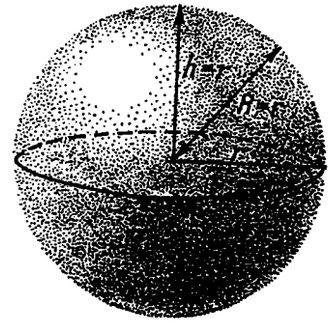
Подлипаев (1972) отметил, что наличие экскреторного жира в полости спор *Henneguya* увеличивает их способность к парению.

Другим способом уменьшения скорости погружения спор является увеличение их поверхности. Прежде всего относительная поверхность спор заметно увеличивается при уменьшении их размеров. Действительно, у шаровидного тела площадь поверхности $S = 4\pi r^2$, а объем $v = \frac{4\pi r^3}{3}$. Соответственно отношение поверхности к объему $\frac{S}{V} = \frac{3}{r}$.

При уменьшении радиуса шара уменьшение его поверхности будет выражаться в квадрате, а объема – в кубе. Соответственно отношение поверхности к объему будет заметно увеличиваться, поскольку произойдет уменьшение знаменателя (рис. 166). Благодаря тому что все споры миксоспоридий, размеры которых колеблются от 5 до 20 мкм и сравнительно редко превышают последнюю цифру, малы, они с этой точки зрения хорошо приспособлены к парению. Однако и в пределах миксоспоридий идет дальнейшее приспособление к увеличению поверхности спор.

Прежде всего у ряда видов (роды *Sphaerospora, Chloromyxum, Ortholinea, Sinuolinea*), споры которых сохраняют шаровидную форму или близки к ней, имеется тенденция к еще более сильному уменьшению их размеров. Так, в роде *Chloromyxum* 27 видов, т. е. 84.4 %, имеют споры, длина которых не превышает 11 мкм, и только 5 видов, т. е. 15.6 %, обладают спорами с длиной, превышающей

Рис. 166. Схема шаровидной споры (из: Шульман, 1966).



11 мкм; в роде *Sphaerospora* число видов со спорами, длина которых не превышает 11 мкм, достигает 15, что составляет 75 %, а число видов с более крупными спорами – только 5. Средняя длина спор у представителей рода *Chloromyxum* 8.4, рода *Sphaerospora* 9.1 мкм.[1]

Иная картина у представителей Platysporina, имеющих споры, форма которых приближается к линзе. В роде *Myxosoma* только 8 видов, т. е. 47 %, имеют длину, не превышающую 11 мкм, а 9 видов (53 %) обладают спорами бóльших размеров. В роде *Myxobolus* имеется 16 видов с длиной спор не больше 11 мкм, что составляет 13 %, а с более крупными спорами 108 видов, т. е. 87 %. Наконец, в роде *Thelohanellus* вообще нет видов со спорами меньше 11 мкм. Средняя длина спор у *Myxosoma* 10.13, *Myxobolus* 12.8, *Thelohanellus* 17 мкм.

Другим весьма перспективным направлением, приводящим к увеличению относительной поверхности споры, являются те или иные отступления ее от шаровидной формы. Из геометрии мы знаем, что шар обладает наименьшей поверхностью. Чем сильнее отступление от формы шара, тем больше относительная поверхность спор.

Если спора имеет форму линзы или приближается к ней, то относительная поверхность ее заметно увеличена. Это видно из следующего рассуждения. Линзу можно рассматривать как тело, составленное из 2 шаровых сегментов (рис. 167). Соответственно площадь ее поверхности $S = 4\pi Rh$, где R – радиус кривизны составляющего ее шарового сегмента, r – радиус сечений, h – высота сегмента. Объем линзы

$$V = \frac{\pi h\,(3r^2 + h^2)}{3},$$

где r – радиус сечения составляющего ее шарового сегмента, а h – высота сегмента. Соответственно отношение поверхности к объему

$$\frac{S}{V} = \frac{12R}{3r^2 + h^2}.$$

Характерной особенностью линзы является то, что радиус кривизны (R) будет всегда больше радиуса сечения, а последний в свою очередь будет всегда больше высоты сегмента, т. е. $R > r > h$.

Если, не меняя радиуса сегмента (который соответствует половине длины у споры), увеличивать кривизну линзы, то радиус кривизны будет уменьшаться, а высота сегмента увеличиваться, т. е. $R \to r$, а $h \to r$. В том случае, когда $R = r = h$, линза превратится в шар. Если при этом обратить внимание на формулу $\frac{S}{V}$, то мы увидим, что при превращении линзы в шар происходит увеличение знаменателя (благодаря увеличению значения h) и уменьшение числителя (уменьшение

[1] Мы рассматриваем только виды, обнаруженные в России и сопредельных странах. Роды *Sinuolinea* и *Ortholinea* мы здесь для сравнения не приводим, поскольку это морские виды, находящиеся в воде с иным режимом. Благодаря большей плотности воды там создаются более благоприятные условия для парения спор. Соответственно там шаровидные споры не столь сильно уменьшены, как в пресной воде, и сравнивать их размеры нужно не с пресноводными родами *Myxobolus, Myxosoma, Thelohanellus*, а с морскими – *Ceratomyxa, Leptotheca, Myxoproteus* и др., споры которых действительно заметно крупнее.

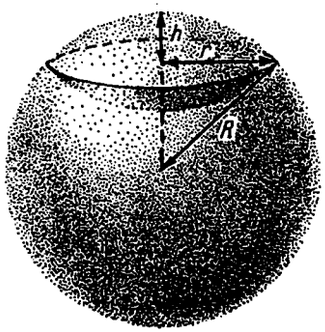


Рис. 167. Схема линзообразной споры (из: Шульман, 1966).

значения R). Соответственно отношение поверхности к объему заметно уменьшится, а это конкретно показывает, что относительная поверхность у шара заметно ниже, чем у линзы. Большинство спор миксоспоридий не имеет типичной линзовидной формы, а в той или иной степени отступает от нее. Это достигается уменьшением радиуса (r) в том или ином направлении, при котором сечение линзы принимает эллипсоидную форму, уменьшением кривизны линзы, при котором происходит увеличение радиуса R и, наконец, сужением переднего или заднего полюса споры. Все это приводит к увеличению отношения поверхности споры к ее объему, так как в первом случае происходит уменьшение знаменателя, а во втором – увеличение числителя. Для того чтобы пояснить, что сужение одного из полюсов споры также вызовет и относительное увеличение поверхности, приведем следующие рассуждения.

Предположим, что мы изменим форму шаровидного тела таким образом, что заменим одно из полушарий конусом, основание которого равно наибольшему сечению шара, а высота – его радиусу (рис. 168). В этом случае объем данного тела будет равняться сумме объема полушария и конуса, т. е.

$$V = \frac{2}{3}\pi r^3 + \frac{1}{3}\pi r^3 = \pi r^3.$$

Поверхность этого тела будет равна сумме сферической поверхности полушария и боковой поверхности конуса, т. е.

$$S = 2\pi r^2 + \pi r^2\sqrt{2} = (2+\sqrt{2})\pi r^2.$$

Соответственно отношение поверхности к объему будет равняться

$$\frac{S}{V} = \frac{\pi r^2 (2+\sqrt{2})}{\pi r^3} = \frac{2+\sqrt{2}}{r} \approx \frac{3 \cdot 4}{r},$$

что превышает $\frac{S}{V}$ шара, равное $\frac{3}{r}$.

Таким образом, отношение поверхности к объему у споры с заостренным полюсом будет больше, чем у шаровидной.

Еще большее отступление от формы шара наблюдается у спор, форма которых приближается к эллипсоиду вращения или сигаре (рис. 169). Соответственно мы вправе ожидать, что отношение поверхности к объему у этих спор будет еще больше. Так, у эллипсоида вращения площадь поверхности равна $S = 4\pi rh$, где r – половина продольной оси, вокруг которой вращается эллипс, а h – радиус наибольшего поперечного сечения. Объем равен $V = \frac{4}{3}\pi rh^2$, а отношение площади поверхности к объему соответственно $\frac{S}{V} = \frac{3}{h}$. Близкое к этому положение наблюдается и у сигары. Из этих формул видно, что отношение поверхности к объему

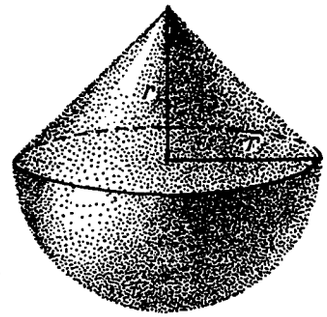


Рис. 168. Схема шаровидной формы с заостренным полюсом (из: Шульман, 1966).

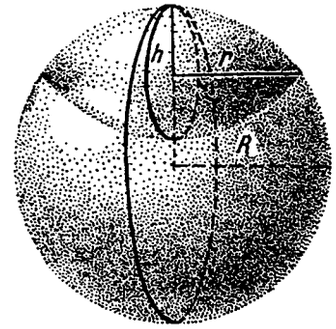


Рис. 169. Схема сигарообразной споры (из: Шульман, 1966).

у этих тел еще больше, чем у линзы. На примере этих четырех тел мы находим наглядное подтверждение тому, что чем сильнее тело отступает от шаровидной формы, тем больше относительная величина его поверхности. Соответственно мы можем считать, что при прочих равных условиях споры, близкие по форме к сигаре или эллипсоиду вращения, имеют наибольшую поверхность. Это соответственно создает наиболее выгодные условия для замедленного опускания на дно.

Споры, соответствующие или близкие по форме к линзе, имеют меньшую поверхность, и, наконец, споры шаровидной формы обладают наименьшей поверхностью, что создает наименее выгодные условия для замедления их погружения в воде. Единственным способом замедления скорости погружения у шаровидных спор является резкое уменьшение размеров, что, как уже отмечалось выше, широко распространено.

Чтобы нагляднее представить взаимозависимость поверхности споры от ее формы, дадим еще следующую схему (рис. 170). Предположим, что у споры, имеющей форму линзы, r (соответствующее половине ее длины и ширины) равно 6, а высота h (соответствующая половине толщины споры) равна 3 мкм. Соответственно отношение площади поверхности к объему у нее будет равно 0.77. Для того

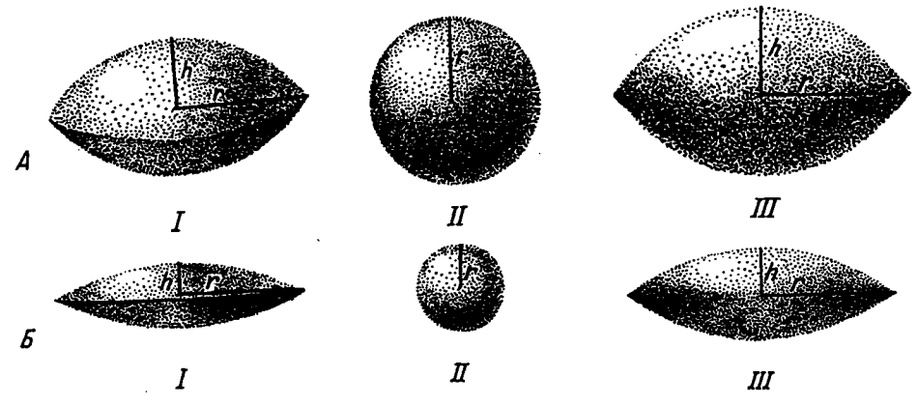


Рис. 170. Размеры спор, имеющих одинаковое отношение площади поверхности к объему.

А – споры, у которых отношение поверхности к объему равно 0.77 (*I* – линза (r = 6 мкм, h = 3 мкм), длина споры 12, ширина 12, толщина 6 мкм; *II* – шар (r = 4 мкм), длина, ширина и толщина споры 8 мкм; *III* – сигара (r = 6 мкм, h = 4 мкм), длиа споры 12, ширииа и толщина 8 мкм); *Б* – споры, у которых отношение поверхности к объему 1.39 (*I* – линза (r = 6 мкм, h = 1.5 мкм), длиа споры 12, ширииа 12, толщина 3 мкм; *II* – шар (r = 2.16 мкм), длина, ширина и толщииа споры 4.3 мкм; *III* – сигара (r = 6 мкм, h = = 2.16 мкм), длина споры 12, ширина и толщина 4 мкм).

чтобы шаровидная спора имела такое же отношение площади поверхности к объему, ее радиус должен быть равным 4 мкм. Иное положение создается у споры, имеющей форму сигары или эллипсоида вращения: для того чтобы у нее при той же длине сохранилось то же отношение поверхности к объему, она может иметь большее h (h = 4 мкм), что соответствует заметно большей кривизне.

Если мы возьмем более уплощенную линзу, у которой при том же радиусе сегмента высота будет в 2 раза меньше (1.5 мкм), то отношение поверхности к объему заметно увеличится: оно будет равно 1.39. Соответственно шар при том же отношении площади поверхности к объему должен иметь радиус 2.16 мкм, а спора сигарообразной формы при той же длине будет иметь несколько большую кривизну, чем у линзы, так как h будет равняться 2.16 мкм.

Образование различных отростков и выростов (*Ceratomyxa, Leptotheca, Myxobilatus, Henneguya, Neohenneguya, Phlogospora, Unicauda, Dicauda, Trigonosporous, Tetrauronema, Agarella, Myxoproteus, Caudomyxum,* некоторые *Sphaerospora, Chloromyxum*) также очень сильно увеличивает поверхность споры, что в свою очередь замедляет погружение последних. Возможно, этому же способствует образование ребрышек и килей, разрастание шовного валика и т. п.

У некоторых сигарообразных спор имеет место изгибание их полюсов (часто спиральное) (рис. 56). В этих случаях споры при погружении начинают вращаться, за ними усиливаются завихрения, в результате чего возникают подъемные силы, замедляющие погружение спор. Было замечено (Léger, 1931a), что в пределах рода *Myxidium* морские виды обычно имеют более выпуклые споры, в то время как у многих пресноводных видов (например, *M. lieberkuehni, M. rhodei, M. pfeifferi* и др.) споры сильно вытянуты. Нам кажется, что это явление связано с тем, что в пресных водах, где условия для парения заметно хуже, чем в морях, возникает необходимость в усилении способности спор к парению за счет еще большего отступления от шаровидной формы.

Может создаваться впечатление, что различия в размерах и форме и без того маленьких спор миксоспоридий настолько несущественны, что вряд ли могут иметь какое-нибудь практическое значение для этих животных. Однако в гл. 6 мы увидим, что форма и размеры спор в значительной мере определяют попадание их в тех или иных хозяев, берущих пищу с различных горизонтов водоема.

Даже у более мелких взвешенных частиц коллоидных растворов различие в форме заметно влияет на скорость их оседания. Это обстоятельство используют для изучения формы данных частиц: сравнивая вязкость исследуемого раствора с контрольным, определяют, насколько форма взвешенных частиц отклоняется от шарообразной.

Замедлению погружения спор в значительной мере способствует то обстоятельство, что почти во всех случаях споры находятся не в совершенно неподвижной среде, а в воде, имеющей турбулентный (т. е. вихревой) режим, при котором скорость течения в различных участках неодинакова, а все время меняется и по величине, и по направлению. Турбулентный режим усиливается при увеличении скорости течения в местах расширения русла потоков, при наличии в русле камней и других предметов и, наконец, под воздействием ветра, приводящего к образованию ряби или волн. Кроме того, могут возникать различные течения под влиянием разности температур в отдельных слоях толщи воды. Все это не может не влиять на погружение таких мелких тел, как споры миксоспоридий, и вызывает не только замедление их погружения, но даже и временное поднятие в более высокие слои воды. Более быстрое или более медленное погружение спор, приуроченность их к тому или иному уровню способствуют в свою очередь приуроченности отдельных видов миксоспоридий к тем или иным видам хозяев.

В разделе (4.2), посвященном функциональной морфологии спор, указывалось, что размеры и форма спор, наличие на них всевозможных выростов и образований,

размеры и расположение полярных капсул, а также наличие или отсутствие у амебоидного зародыша йодофильной вакуоли определяют скорость опускания спор на дно водоема или парение их в определенных горизонтах толщи воды. Соответственно споры распределяются в толще воды неравномерно и должны на основании этого распадаться на определенные экологические группы.

Первую попытку разделить миксоспоридий на экологические группы предприняла Донец (1964). При этом она опиралась исключительно на распределение пресноводных миксоспоридий по хозяевам с тем или иным способом питания. Поскольку у рыб, берущих пищу со дна (бентофагов и фитофагов), встречаются в большом числе представители почти всех родов миксоспоридий, а у рыб, берущих пищу из толщи воды (планктофагов и хищников), паразитируют преимущественно представители *Henneguya, Myxobilatus, Myxidium, Zschokkella, Chloromyxum, Sphaerospora*, возникло предположение, что споры представителей именно этих родов имеют приспособления для парения или замедленного пускания в толще воды. Именно поэтому только они имеют большие возможности быть заглоченными хищниками и планктофагами.

Соответственно пресноводные миксоспоридии были разбиты на две экологические группы: I – виды с быстро опускающимися спорами (*Myxobolus, Myxosoma, Thelohanellus*); II – виды с медленно опускающимися спорами (*Henneguya, Myxobilatus, Myxidium, Chloromyxum, Sphaerospora, Hoferellus*[2]).

Предложенная экологическая классификация миксоспоридий подверглась пересмотру и некоторой критике со стороны Шульмана (1966), поставившего во главу угла внешнюю морфологию споры, т. е. морфологию створок. На основании морфологического анализа он подтвердил, что споры *Myxidium* и *Zschokkella*, имеющие веретеновидную форму, увеличивающую их относительную поверхность, действительно лучше приспособлены к парению. Он также согласился с тем, что споры *Henneguya, Neohenneguya, Phlogospora, Myxobilatus, Hoferellus* и некоторые виды *Sphaerospora*, снабженные различного рода выростами, должны быть хорошо приспособлены к замедленному погружению.

Вместе с тем в некоторых случаях его морфологический анализ не совпал с классификацией Донец (1964, 1969), опирающейся только на приуроченность миксоспоридий к рыбам с различным способом питания. Так, выяснилось, что шаровидная форма, характерная для спор *Sphaerospora* и *Chloromyxum*, менее выгодна для парения, поскольку шар имеет наименьшую относительную поверхность. У некоторых представителей этих родов способность спор к парению, однако, увеличивается за счет сильного уменьшения их размеров, что приводит к существенному увеличению относительной поверхности. Соответственно их действительно можно отнести к группе с медленно опускающимися спорами. С другой стороны, виды с более крупными спорами должны быть помещены в группу с быстро опускающимися спорами или в добавленную Шульманом промежуточную группу. Кроме того, Шульман отметил, что линзообразная форма спор *Myxobolus* и *Myxosoma* более выгодна для парения, чем шаровидная, так как имеет бóльшую относительную поверхность. Соответственно значительная часть представителей этих родов с сравнительно небольшими спорами была им переведена в группу с медленно опускающимися спорами или в промежуточную.

По Шульману (1966), в группу с медленно опускающимися спорами входят виды с шаровидными спорами, диаметр которых не превышает 8 мкм, и линзообразными с длиной и шириной не больше 12 и толщиной не больше 6 мкм; в промежуточную группу – споры шаровидные с диаметром 8–9 мкм и линзообразные

[2] *Hoferellus* был зачислен в эту группу на основании наличия хвостовых нитей. Приурочен же он только к бентофагам (сазан, карась). Как мы увидим далее, скорость опускания определяется не одним этим фактором, а целым их комплексом.

с длиной и шириной 12–14 и толщиной 6–7 мкм. К группе с быстро опускающимися спорами отнесены виды с более крупными спорами. При наличии сужения на одном из полюсов споры, различных выростов и отростков эти виды переходят в группы с большей плавучестью спор.

Коррективы, внесенные Шульманом на основании морфологического анализа спор, в значительной мере увязали форму спор с их экологией и приуроченностью к рыбам с определенным типом питания. Исключение составляет лишь самый многочисленный род миксоспоридий – *Myxobolus*. Несмотря на то что он явно приурочен к рыбам, берущим пищу со дна водоема, большинство его представителей в соответствии с поправкой попало в группу с медленно опускающимися спорами или в группу, занимающую по способу парения промежуточное положение. Причина этого несоответствия заключалась в том, что принималась во внимание лишь внешняя морфология спор. Роль органоидов, находящихся внутри створок, в то время еще не была изучена. В частности, не была учтена роль полярных капсул и особенно йодофильной вакуоли – органоида, наиболее характерного для сем. Myxobolidae, хотя Шульман и предполагал, что она должна как-то влиять на скорость опускания спор.

Эксперименты, проведенные Донец и Подлипаевым (1974), показали, что йодофильная вакуоль утяжеляет спору. Утяжеляют ее и крупные полярные капсулы (4.2). В соответствии с этим возникла необходимость в пересмотре сравнительной плавучести спор с учетом и этих данных (Донец и др., 1978). Прежде всего почти все представители рода *Myxobolus*, обладающие крупными капсулами или более крупными размерами йодофильной вакуоли, снова попадают в группу видов с быстро опускающимися спорами. Исключение составляют лишь виды, споры которых имеют небольшую йодофильную вакуоль и сравнительно небольшие полярные капсулы или снабжены специальными приспособлениями к парению (отростки, нити и другие образования). Эти изменения нашли свое отражение в приведенных ниже списках.

Виды *Myxobolus* и *Thelohanellus* с быстро опускающимися спорами (53)

M. kawabatae
M. thelohanellus
M. chondrostomi
M. anisocapsularis
Myxobolus sp. *Donetz*
M. orientalis
M. schulmani
M. grandiintercapsularis
M. permagnus
M. kubanicus
M. cyprini
M. gigas
M. ellipsoides
M. hemibarbi
M. magnus
M. bramae
M. carassii
M. spaerocapsularis
M. petruschewskii
M. solidus
M. dogieli
M. talievi
M. krokhini
M. toyamai
M. infundibulatus
M. drjagini
M. poljanskii
M. lussi
M. oviformis
M. achmerovi
M. pfeifferi
M. elegans
M. albovae
M. isakovi
M. baueri
M. crassus
M. koi
M. dispar
M. pseudorasborae
M. obpyriformis
M. muelleri
M. squamae
M. amurensis
M. lotae
M. diversicapsularis
M. donecae
M. rachmani
M. arcticus
Thelohanellus fuhrmanni
T. pyriformis
T. oculi-leucisci
T. misgurni
T. dogieli
T. catlae

Виды *Myxobolus*, занимающие промежуточное положение (23)

M. cordis
M. lomi
M. sandrae
M. disparoides
M. musculi
M. macrocapsularis
M. obesus
M. cyprinicola
M. lobatus
M. karelicus
M. nemachili
M. thymalli
M. alienus
M. spatulatus
M. improvisus
M. artus
M. pseudodispar
M. neurobius
M. suturalis
M. exiguus
M. rotundatus
M. gigi
M. sprostoni

Виды *Myxobolus* с медленно опускающимися спорами (21)

M. miyairii
M. yini
M. cristatus
M. nemeczeki
M. pavlovskii
M. problematicus
M. niei
M. parvus
M. minutus
M. uniporus
M. cheni
M. phylloides
M. follium
M. rotundus
M. latus
M. cheisini
M. intimus
M. kovali
M. brevicauda
M. longicordis
M. pseudocordis

Также переведены в группу с быстро опускающимися спорами те виды *Myxosoma*, у которых полярные капсулы занимают половину или более полости споры (*M. circulus*, *M. branchialis*, *M. sphaerica*, *M. phoxinacea*, *M. ergensi*), и виды *Myxidium* с крупными капсулами (*M. ventricisum* и *M. salvelini*). Некоторые виды *Myxidium* и *Zschokkella*, обладающие большими полярными капсулами (*M. macrocapsulare*, *M. barbatule*, *M. noblei*, *M. salmonis*, *M. truttae*, *M. obscurum*, *M. omuli*, *M. rostowstschikowi*, *Z. orientalis*), а также некоторые *Myxosoma* (*M. acuta*, *M. multiplicata*, *M. dermatobia*, *M. undulata*, *M. splendida*, *M. tisae*) переведены в группу, занимающую промежуточное положение по скорости опускания спор.

Все закономерности пока подробно прослежены лишь на пресноводных видах миксоспоридий. Здесь более четко проявляется адаптация спор или к парению, или к более быстрому опусканию. Что касается морских миксоспоридий, то благодаря несравненно большему объему водной толщи адаптация спор имеет более сложный характер. Спорам морских миксоспоридий в большинстве случаев свойственна одновременная адаптация и к спусканию до определенного горизонта водной толщи, и к парению и зависанию именно на определенной глубине. Только таким путем может быть обеспечено попадание спор в характерного для данного вида миксоспоридий хозяина. Именно сочетание этих противоположно направленных путей адаптации спор – одна из основных особенностей морских миксоспоридий, определяющих их огромное разнообразие. Сложное взаимодействие, казалось бы, взаимно исключающих по своему действию морфологических особенностей спор позволяет им обеспечить приуроченность к существованию в самых разнообразных горизонтах от эпипелагиали до значительных глубин (более подробно см. гл. 6, с. 210).

В результате всех этих поправок экологические группировки пресноводных миксоспоридий получили более четкое морфофункциональное обоснование. Вместе с тем они хорошо увязываются с экологией рыб – основных хозяев этих паразитов. Благодаря этому их распределение среди рыб принимает закономерный характер и зависит от ряда рассматриваемых ниже экологических факторов.

5.2. Питание хозяина и способ приема пищи

Поскольку споры миксоспоридий пассивно попадают в своих хозяев и заражение ими происходит только путем заглатывания спор, этот фактор играет для миксоспоридий первостепенную роль. Мы уже указывали на попытку Донец (1964) и Шульмана (1966) связать зараженность рыб теми или иными видами миксоспоридий со способом приема пищи.

В соответствии с уточнением экологической классификации миксоспоридий возникает необходимость пересмотра распределения различных групп этих паразитов среди пресноводных рыб в зависимости от способа питания хозяина и систематического положения (табл. 5–7). Среди рыб, берущих пищу из толщи воды (группа I, табл. 5), наиболее четкую картину зараженности миксоспоридиями дают все хищники, не относящиеся к семейству карповых (подгруппа А). У них заметно преобладают виды миксоспоридий с медленно опускающимися спорами. Слабее всего у этой группы хозяев представлены виды миксоспоридий с быстро опускающимися спорами.

У многих хищников виды миксоспоридий с быстро опускающимися спорами вообще отсутствуют, у других сравнительно редко встречается небольшое число таких видов, при этом в незначительных количествах. Относительно много таких видов (4) обнаружено у окуня, что, по-видимому, объясняется его широким спектром питания; при этом число видов миксоспоридий с медленно опускающимися спорами явно преобладает (7). Исключение составляет только налим; объяснение этому будет приведено ниже.

Иная картина наблюдается у хищных карповых (подгруппа Б). Здесь имеет место преобладание видов миксоспоридий с быстро опускающимися спорами. Эта картина заметно изменится, если исключить из списка две рыбы – жереха и красногубого жереха. Жереха, по-видимому, нельзя считать стопроцентным хищником. В ряде случаев, особенно после нереста, он легко переходит на питание донными животными (Сабанеев, 1976), что не может не способствовать заражению его миксоспоридиями с быстро погружающимися спорами. Этому в значительной мере способствует принадлежность жереха к семейству карповых, для которых вообще характерно обилие видов миксоспоридий с быстро опускающимися спорами. То же можно сказать о красногубом жерехе.

Что касается других хищных карповых, то у них представители всех трех групп миксоспоридий распределены примерно одинаково. Сравнительно заметное преобладание видов с быстро опускающимися спорами связано с их приуроченностью к семейству карповых. Примерно также распределены миксоспоридии среди планктофагов и нектофагов.

В подгруппе В, куда входят планктофаги некарповые, встречаются только виды микроспоридий с медленно опускающимися спорами.

Необычная картина наблюдается у планктофагов карповых (подгруппа Г). У них на первый взгляд преобладают виды миксоспоридий с быстро погружающимися спорами. Однако это преобладание только кажущееся. Во-первых, даже такой типичный планктофаг, как уклея, не говоря уже о чехони и синце, может переходить на питание бентосом. На изменение паразитофауны уклеи, связанное с временным переходом на питание бентосом, указывают Шульман и Богданова (1969). По данным Шаовой (1969б, 1969в), уклея во всех участках Кубани и Тщикского водохранилища питается как планктоном, так и бентосом. Другой типичный планктофаг – синец – в среднем участке Кубани, где планктон сильно обеднен, также переходит к питанию бентосом, что способствует заражению его 8 видами миксоспоридий, из которых большинство – с быстро опускающимися спорами и лишь 2 вида относятся к промежуточной группе. Сравнительно часто на питание

Таблица 5

Зараженность миксоспоридиями рыб, берущих пищу из толщи воды (группа I)

Вид рыбы	Количество видов миксоспоридий со спорами		
	медленно опускающимися	занимающими промежуточное положение	быстро опускающимися
Подгруппа А. Хищники некарповые			
Щука	8	2	–
Амурская щука	3	1	–
Ауха	3	–	–
Судак	4	1	2
Берш	–	1	–
Окунь	7	4 (+ 1)	4
Сом	1	1	1
– Солдатова	2	3	–
– амурский	3	3	–
Налим	4	3	5
Змееголов	5	–	1
Всего*	29	13	10
		52	
Подгруппа Б. Хищники карповые			
Жерех	3	7	15
Аральский красногубый жерех	1	3	4
Монгольский краснопер	–	–	2
Амурский плоскоголовый жерех	–	–	1
Троегуб	–	–	2
Всего*	4	8	18
		30	
Подгруппа В. Планктофаги некарповые			
Корюшка	1	–	–
Рипус ладожский	1	–	–
Ряпушка	3	–	–
Сибирская ряпушка	2	–	–
Голомянка большая	1	–	–
– малая	1	–	–
Широколобка желтокрылая	1	–	–
– длиннокрылая	1	–	–
Всего*	5	–	–
		5	

Таблица 5 (*продолжение*)

Вид рыбы	Количество видов миксоспоридий со спорами		
	медленно опускающимися	занимающими промежуточное положение	быстро опускающимися
Подгруппа Г. Планктофаги карповые			
Быстрянка	1	2	4
— восточная	1	5	5
— полосатая	1	4	5
— южная	—	—	1
— кубанская	2	2	—
Верховка	—	1	2
Верховодка ташкентская	—	1	—
Синец	8	6	8
Уклея	10	10	14
— северокавказская	1	—	—
— куринская	4	3	3
— закавказская	4	3	2
Толстолоб	1	4	8
— пестрый	—	1	2
Чехонь	7	6	12
Всего*	18	23	32
		73	

* Здесь и в табл. 6 и 7 цифры, приведенные в графе „Всего" для каждой подгруппы, представляют собой не общее число встреченных миксоспоридий с разными спорами, а число видов миксоспоридий, характерных для данной группы рыб.

бентосом переходит также и чехонь (Красильникова, 1966; Шаова, 1969б, 1969в). Поскольку все эти планктофаги относятся к сем. карповых, неудивительно наличие среди заражающих их миксоспоридий большого числа видов с быстро опускающимися спорами. Вместе с тем виды с медленно погружающимися спорами в большинстве случаев дают у планктофагов наибольшую экстенсивность заражения.

Что касается рыб со смешанным питанием (группа II, табл. 6), то миксоспоридии с быстро и медленно погружающимися спорами встречаются у некарповых (группа А) приблизительно поровну, в то время как у карповых (группа Б) при заметно большем общем числе видов наблюдается явное преобладание форм с быстро опускающимися спорами. Это также связано с вышеупомянутыми особенностями карповых рыб.

Особенно богата фауна миксоспоридий рыб, берущих пищу со дна (бентофаги и фитофаги), которых мы относим к группе III (табл. 7), – 147 видов у карповых, 29 у некарповых. При явном преобладании форм с быстро погружающимися спорами у них также богато представлены и виды, относящиеся к другим группам. Это неудивительно, поскольку даже хорошо приспособленные к парению споры в конечном итоге скапливаются на дне, что резко увеличивает возможность заражения ими рыб, берущих пищу с грунта и с растительности. И в этой группе имеет место значительное преобладание у карповых миксоспоридий с быстро опускающимися спорами, что наглядно подчеркивает связь становления Platysporina, и особенно сем. Myxobolidae, с эволюцией Cyprinidae.

Таблица 6

Зараженность миксоспоридиями рыб со смешанным питанием (группа II)

Вид рыбы	Количество видов миксоспоридий со спорами		
	медленно опускающимися	занимающими промежуточное положение	быстро опускающимися
Подгруппа А. Некарповые			
Лосось благородный	—	1	1
Кумжа	—	1	1
Лосось черноморский	—	1	—
— каспийский	—	1	1
Форель озерная	1	—	—
— ручьевая	—	1	3
— эйзенамская	—	1	1
— амударьинская	—	—	1
— радужная	1	1	1
Чавыча	1	—	1
Кета	2	2	—
Сима	—	1	1
Горбуша	1	2	1
Нерка	3	1	3
Кижуч	2	2	1
Голец обыкновенный	3	2	3
— дальневосточный (кунджа)	2	2	3
Мальма	1	1	1
Нейва	—	—	1
Ленок	1	1	—
Сиг проходной	1	—	1
— лудога	2	—	—
— пыжьян	1	—	—
— енисейский речной	2	—	—
— зобатый	2	—	—
— шуйский	3	—	—
— ладожский	2	—	—
— пялозерский	1	—	—
— свирский	1	—	—
— сибирский	1	—	—
— амурский	1	1	—
— восточносибирский	2	—	—
Тугун	1	—	—
Валек	1	—	—
Муксун	2	—	—
Омуль	2	—	—
— байкальский	1	2	—
Пелядь	1	—	1
Чир	1	—	1
Хариус	—	1	3
— сибирский	—	3	3
— восточносибирский	—	1	—
— байкальский черный	—	1	—

Таблица 6 (*продолжение*)

Вид рыбы	Количество видов миксоспоридий со спорами		
	медленно опускающимися	занимающими промежуточное положение	быстро опускающимися
Хариус косогольский	1	–	–
– амурский	–	–	1
– камчатский	1	2	1
Колюшка трехиглая	4	–	1
– девятииглая	6	–	1
– малая южная	4	–	–
Шароколобка крапчатая	1	–	–
– узкая	1	–	1
– плоская	1	–	1
– островная	1	–	–
– песчаная	3	–	1
– каменная	1	–	1
– красная	1	–	1
– ушканская	1	–	1
– жирная	–	–	1
– большеголовая	2	–	1
– горбатая	3	–	1
– шершавая	2	–	–
– рыхлая	1	–	–
– пестрокрылая	1	–	–
– короткоголовая	–	–	1
Угорь	–	1	–
– японский	1	–	–
Сомик туркестанский	1	–	–
Косатка-скрипун	2	1	1
Ерш	3	1	5
– донской	–	1	5
Чоп	2	–	1
Ротан-головешка	2	1	–
Всего	24	16	21
	61		
Подгруппа Б. Карповые			
Язь	8	8	17
– туркестанский	2	1	2
Голавль	3	7	16
– кавказский	3	6	16
Чебак амурский	1	3	2
Гольян обыкновенный	2	3	7
– озерный	3	3	7
– маньчжурский озерный	–	1	2
– Чекановского	–	–	2
– Черского	–	1	–
Всего	11	13	33
	57		

Таблица 7

Зараженность миксоспоридиями рыб, берущих пищу со дна (бентофаги и фитофаги) (группа III)

Вид рыбы	Количество видов миксоспоридий со спорами		
	медленно опускающимися	занимающими промежуточное положение	быстро опускающимися
Вьюн	1	1	1
– амурский	–	1	4
Голец	1	1	2
– куринский	–	1	–
– серый	–	–	3
– сибирский	–	–	1
– тибетский	–	1	2
– гребенчатый	1	4	3
Губач пятнистый	–	–	1
– одноцветный	–	–	1
Шиповка	1	2	5
– закавказская	–	1	1
Касатка-плеть		1	1
Касатка малая	1	1	1
Бычок-подкаменщик	2	–	2
Черноротый бычок	–	1	–
Всего	5	9	14
	28		
Подгруппа Б. Карповые			
Плотва	11	9	17
Серушка	–	3	6
Плотва сибирская	1	1	3
Тарань	2	3	7
Вобла	5	4	7
Плотва аральская	1	1	5
Вобла туркменская	–	1	2
– куринская	2	3	4
Вырезуб	–	2	3
Кутум	1	2	3
Черный амур	–	–	1
Лжеосман	–	–	1
Елец	7	4	14
– сибирский	4	2	8
– зеравшанский	–	2	1
– Данилевского	1	2	4
Красноперка	6	8	17
Белый амур	3	1	3
Линь	6	2	15
Подуст	3	4	15
– волжский	–	–	8
– кубанский	–	1	3
– куринский	2	2	1
– терский	–	–	1

Таблица 7 (*продолжение*)

Вид рыбы	Количество видов миксоспоридий со спорами		
	медленно опускающимися	занимающими промежуточное положение	быстро опускающимися
Амурский чебачок	1	–	3
Пескарь	5	6	16
– амурский обыкновенный	–	–	1
– белоперый	1	–	1
– амурский	1	1	2
– маркакульский	1	–	–
– среднеазиатский	1	1	4
– северокавказский длинноусый	1	1	2
– куринский	–	1	3
Пескарь-лень	–	–	2
Амурский лжепескарь	3	1	4
Пескарь колючий	–	1	1
Храмуля	5	6	15
– самаркандская	4	11	10
– араксинская	–	1	–
– ленкоранская	1	2	2
Усач	3	4	12
– днепровский	1	3	5
– крымский	1	3	2
– кубанский	–	1	1
– куринский	1	3	12
– балканский	1	–	4
– булат-маи	1	1	6
– туркестанский	4	9	11
– каспийский	3	2	7
– терский	2	1	2
Усач аральский	2	5	8
– мурца	–	2	5
Конь-губарь	–	1	2
Конь пестрый	–	1	2
Маринка	2	8	13
Шемая	1	3	2
– ленкоранская	3	–	2
Чернобровка	–	1	1
Густера	6	5	15
– закавказская	1	–	2
Лещ	7	7	16
– восточный	2	3	5
– аральский	1	1	2
Белоглазка	2	7	13
– каспийская	1	–	–
– аральская	1	1	1
Сырть	1	–	3
Рыбец	–	3	6
– каспийский	1	4	6
Черный лещ	–	–	1

Таблица 7 (*продолжение*)

Вид рыбы	Количество видов миксоспоридий со спорами		
	медленно опускающимися	занимающими промежуточное положение	быстро опускающимися
Белый лещ	–	2	–
Остролучка	1	3	2
Горчак	3	–	8
– колючий	2	1	5
Карась золотой	4	4	17
– серебряный	9	4	15
Сазан	7	8	15
– амурский	2	4	19
Чукучан	–	–	2
Всего	38	35	74
		147	

Таким образом, распределение миксоспоридий по хозяевам с различными способами приема пищи является своеобразным биологическим тестом, подтверждающим наличие у спор адаптаций к флотированию или более быстрому опусканию на дно. Рассмотренное распределение миксоспоридий по трем вышеназванным группам рыб (а также их подгруппам) нельзя считать абсолютным и неизменным. Ряд факторов может усилить, ослабить или совсем изменить это соотношение.

Ниже рассматривается влияние этих факторов на споры миксоспоридий, обусловливающих попадание последних в тех или иных хозяев. Все эти данные относятся пока к пресноводным рыбам водоемов СНГ и сопредельных стран. К сожалению, мы еще лишены возможности провести аналогичный анализ по водоемам других стран. Для этого у нас не хватает данных. Кроме того, как мы увидим далее, в каждой климатической зоне будут возникать характерные только для нее соотношения. Все же можно отметить, что и у американских щук – *Esox masquinongy*, *E. niger*, *E. reticulatus* встречаются только виды, относящиеся, судя по ряду признаков, к группе с медленно опускающимися спорами, что свойственно хищникам (*Myxidium lieberkuehni*, *Henneguya acuta*, *H. esocis*, *H. nigris*, *Myxosoma cuneata*, *M. muelleri* и 1 вид со спорами из промежуточной группы – *Myxobolus dentium*). То же можно сказать и про американского окуня *Perca flavescens*. У него обнаружены *Henneguya doori*, *Myxosoma neurofila*, *M. scleroperca*, относящиеся, по нашим представлениям, к группе с медленно опускающимися спорами, и *Myxobolus percae*, относящийся к группе, споры которой по скорости опускания занимают промежуточное положение.

Характерным примером может служить американская двоякодышащая рыба *Lepidosiren paradoxa* – американский чешуйчатник. При засухе чешуйчатник зарывается в ил пересыхающих водоемов и остается в своей узкой вертикальной норе, где дышит атмосферным воздухом. Во время дождливого периода, когда ил покрывается водой, чешуйчатник выходит из норы и живет в образовавшемся водоеме. В течение дня он держится близко к поверхности воды, где интенсивно питается и время от времени заглатывает воздух, поскольку кислородный режим

в этих мелких, заросших, заболоченных водоемах недостаточно благоприятен. Единственный вид миксоспоридий, обнаруженный в американском чешуйчатнике, – *Agarella gracilis*, имеет небольшие споры, снабженные 2 хвостовыми отростками и 4 маленькими полярными капсулами (Dunkerly, 1915; Walliker, 1969). Его амебоидный зародыш лишен йодофильной вакуоли. Все эти признаки свидетельствуют о высокой приспособленности спор к парению или, возможно, очень медленному погружению, что хорошо обеспечивает попадание в рыбу, живущую и питающуюся в верхних слоях воды.

5.3. Температура воды

Поскольку повышение температуры сопровождается заметным снижением ее вязкости, что в свою очередь увеличивает скорость погружения, можно ожидать, что один и тот же вид будет на севере относиться к одной экологической группе, а в южных водоемах – к другой. Действительно, по данным ряда авторов (Шульман, 1966; Шаова и др., 1967; Шаова, 1969б, 1969в), *M. musculi* и *M. pseudodispar* в условиях реки Кубань переходят в группу с быстро опускающимися спорами.[3] Более того, один и тот же вид в разные сезоны может находиться в разных экологических группах. Например, хищный налим, берущий пищу из толщи воды, на севере бывает сильно заражен *M. lotae* и *M. muelleri* (Митенев, 1982а, 1982б) из группы с быстро опускающимися спорами. Это непонятное на первый взгляд явление связано с тем, что налим активно питается только в холодное время года, когда вода имеет низкую температуру. Поскольку вязкость ее при этом увеличивается почти вдвое, скорость опускания спор резко замедляется, данные виды переходят в промежуточную группу, а вероятно даже и в группу с медленно опускающимися спорами, что значительно увеличивает возможность заглатывания спор *M. lotae* и *M. muelleri* из толщи воды. Таким путем создаются предпосылки для расширения круга хозяев миксоспоридий, большинство из которых обладают широкой специфичностью.

Учитывая влияние температуры на вязкость воды, мы вправе ожидать, что в тропическом и субтропическом поясах будет встречаться значительно больше миксоспоридий со спорами, имеющими различные приспособления для парения или замедленного опускания. К сожалению, фауна миксоспоридий этих регионов изучена очень слабо. Но уже теперь поражает большое разнообразие различных приспособлений у спор миксоспоридий в водоемах Китая, Индии и Бразилии. Кроме большого количества представителей родов *Henneguya*, *Myxidium*, *Zschokkella*, *Myxobilatus*, встречающихся и в пресных водоемах умеренного и арктического поясов, в тропиках и субтропиках существует еще ряд родов с очень характерными приспособлениями к парению. Таковы *Agarella* с 2 хвостовыми отростками у 4-капсульных спор, амебоидный зародыш которых лишен йодофильной вакуоли, *Neohenneguya* с 2 отростками и на переднем, и на заднем концах споры, *Phlogospora* с 1-капсульными спорами, снабженными отростками, как у *Henneguya*, *Neomyxobolus* с небольшими спорами с 3 выдающимися килями. Все эти роды отсутствуют в умеренном поясе, не говоря уже об арктическом. Даже у преимущественно придонного рода *Myxobolus* отдельные виды имеют настолько сильно вытянутые узкие споры с очень суженным передним концом (*Myxobolus koi*, *M. kawabatae* и др.), что они по форме скорее приближаются к сигаре, чем к линзе. Это не может не способствовать относительному увеличению поверхности, что в свою очередь несколько улучшает их способность к замедленному опусканию.

[3] Здесь и в дальнейшем в приводимых примерах используется наш новый принцип экологической классификации миксоспоридий, в связи с чем иногда имеются несовпадения с данными авторов, на работы которых мы ссылаемся.

Карповые рыбы в наших широтах являются основными хозяевами рода *Myxobolus*, что, по-видимому, помимо исторических причин связано с тем, что большинство из них берет пищу со дна водоема. Соответственно в водоемах Европы и Сибири у них в основном встречаются представители *Myxobolus*, *Myxosoma* и *Thelohanellus*. Что касается миксоспоридий со спорами, имеющими такое существенное приспособление к парению, как хвостовые отростки, то можно назвать только 1 вид *Henneguya* (*H. cutanea*) и 1 вид *Myxobilatus* (*M. legeri*). В то же время для карповых водоемов Китая, Японии и близкого к ним по фауне бассейна Амура[4] известно около 7 представителей *Henneguya* (*H. doneci*, *H. spatulata*, *H. carassii*, *H. zikaweinsis*, *H. elongata*, *H. spatulata*, *H. miyairii*).

Можно, конечно, объяснить это обилие видов большим числом видов карповых рыб, а также тем, что они занимают более разнообразные экологические ниши. По-видимому, в какой-то мере и эти факторы оказывают свое влияние на большое разнообразие видов миксоспоридий. Однако все вышеуказанные виды встречаются у типичных бентофагов – сазана и карася, живущих и в наших водоемах. Следовательно, более высокая температура и необходимость усиления способности к парению в условиях вязкости воды в данном случае играют решающую роль.

5.4. Скорость течения

Миксоспоридии, будучи паразитами водных животных, находятся в большой зависимости от гидрологического режима водоема, и в первую очередь от течения. Так, турбулентное течение может способствовать парению и подъему даже быстро опускающихся спор. Сильное течение сносит споры миксоспоридий. При этом в большей степени этому сносу подвергаются медленно опускающиеся споры. Соответственно в озерах и водохранилищах рыбы обычно сильнее заражены миксоспоридиями, чем в русловых участках рек, причем удельный вес видов с медленно опускающимися спорами в акваториях с небольшим течением заметно более высок по сравнению с водоемами с быстрым течением. Это явление хорошо прослеживается уже в работе Сепеда (Cépède, 1905), который впервые провел исследование миксоспоридий всей ихтиофауны водоема. В альпийской речке Изер он обнаружил только 7 видов миксоспоридий (*Myxobolus pfeifferi*, *M. oviformis*, *M. obesus*, *M. muelleri*, *Henneguya psorospermica*, *Myxidium barbatulae* и *Myxobilatus legeri*). Из них только 2 вида – *H. psorospermica* и *M. legeri*, споры которых обладают хвостовыми отростками, и 1 вид *M. barbatulae* с веретеновидными спорами относятся к группе с медленно опускающимися спорами. Что касается первого вида, то находка его, возможно, связана с тем, что его хозяин – щука в основном встречается в затишных местах, которые она находит даже в горных водоемах. Наличие *M. barbatulae* у гольца можно связать с тем, что последний держится у самого дна между камней, где течение оказывается слабее. Та же причина обусловила заражение типичного бентофага – плотвы миксоспоридией *Myxobilatus legeri* с медленно опускающимися спорами.

Перечисленные выше обстоятельства способствовали сохранению упомянутых трех видов миксоспоридий в альпийской речке. Тем не менее общая закономерность – обеднение всей фауны миксоспоридий, и в особенности уменьшение числа видов с медленно опускающимися спорами под влиянием быстрого течения – достаточно хорошо заметна.

[4] Наличие этих видов южного „синоиндийского" происхождения в бассейне Амура, где зимний температурный режим мало отличается от режима наших рек умеренного пояса, обусловлен его былой связью с реками Китая (Таранец, 1936; Линдберг, 1946–1955).

Кудрявцева (1957а) обратила внимание на то, что в участках рек Сухона и Северная Двина, обладающих быстрым течением, рыбы слабее заражены миксоспоридиями, чем в местах с более спокойным течением. То же самое наблюдал Шульман (1966) в бассейне Западной Двины. На участках с сильным течением (район Огре, Кокнесе и нижнего бьефа плотины Кегумского водохранилища) рыбы были заметно слабее заражены миксоспоридиями: всего 34 заражения на 84 экз. исследованных рыб. При этом было обнаружено 12 видов миксоспоридий. Из них только *Zschokkella nova* обладает медленно опускающимися спорами. Этот вид был найден по 1 разу только у 2 рыб – голавля и сырти. Поскольку сырть – полупроходная рыба, не исключена возможность заноса *Z. nova* из низовьев Западной Двины. В расположенном на той же Западной Двине Кегумском водохранилище 88 из 119 исследованных рыб оказались зараженными миксоспоридиями, относящимися к 27 видам. Из них 13 видов с медленно опускающимися спорами, а 7 видов относится к группе, занимающей по скорости опускания спор промежуточное положение. Примерно такую же картину наблюдал в бассейне р. Неман Кротас (1963).

Мы уже отмечали, что у большинства представителей рода *Chloromyxum*, имеющих шаровидные споры, наблюдается заметное уменьшение их размеров, что нельзя не рассматривать как адаптацию к замедленному опусканию. Однако при сильном течении замедленное опускание становится невыгодным. Возможно, поэтому споры *Chloromyxum orientalis*, заражение которыми происходит на местах нереста лососевых, т. е. в условиях быстрого течения, имеют относительно крупные размеры – 10–12 мкм. По-видимому, по той же причине достигают сравнительно крупных размеров (до 10.5 мкм) и споры *Ch. wardi*, паразитирующего в желчном пузыре другой лососевой рыбы – нерки.

В низовьях Днестра, несмотря на слабую изученность фауны миксоспоридий, обнаружено 23 вида этих паразитов (Шумило, 1953, 1958; Донец, 1964). Для верховьев этой реки, где течение более быстрое, а миксоспоридии изучены гораздо лучше, известно всего 18 видов (Кулаковская, 1954а, 1954б). Из них 14 отмечены для равнинных участков верхнего Днестра (скорость течения 10–11 м/мин) – районы г. Самбор и с. Надитичи. В горном участке этой реки (скорость течения 36 м/мин) у г. Галич и в горной речке Стрый (скорость течения 6–8 м/мин) число видов падает до 10. Из них следует исключить паразитов щуки (*Henneguya psorospermica*, *H. lobosa*, *Myxosoma anurum*), поскольку их хозяин обитает не в русле реки, а в заводях, где влияние течения минимальное. В результате для района г. Галич можно указать 9 (*Myxosoma branchialis*, *Myxobolus bramae*, *M. muelleri*, *M. carassii*, *M. diaspar*, *M. exiguus*, *M. macrocapsularis*, *M. oviformis*, *M. pfeifferi*), а для р. Стрый – 8 видов (отсутствует *M. carassii*) паразитов, живущих в условиях воздействия сильного течения. Все эти виды обладают быстро опускающимися спорами. Очевидно, в условиях сильного течения бóльшие возможности для передачи спор от одной рыбы к другой имеют те виды, споры которых быстро опускаются и в меньшей степени подвержены сносу течением. К этому следует добавить, что и зараженность рыб миксоспоридиями в этих двух участках очень слабая. В бассейне Тиссы обнаружено 25 видов миксоспоридий из 82, известных для бассейна Дуная (Ergens et al., 1975). Эти цифры следует считать явно завышенными, поскольку исследования велись не только в горных, но и в равнинных участках Тиссы, а также в старицах и пойменных водоемах. Кроме того, сюда включены паразиты рыб (щука, горчак, карась, лещ, плотва), которые и в горных водоемах придерживаются затишных мест. Все же эти данные позволяют сделать вывод, что даже в равнинных участках горных рек влияние быстрого течения отрицательно сказывается на миксоспоридиях.

Подтверждение этому мы находим и в работе Красильниковой (1966), которая

указывает, что в центральном участке верхнего Дона зарегистрирован 31 вид миксоспоридий, в то время как в проходящем через Донецкий кряж южном участке, где сильнее сказывается влияние быстрого течения, их обнаружено всего 12.

Лимитирующее действие быстрого течения на фауну миксоспоридий имеет место и в р. Кубань (Шаова, 1969б, 1969в). В верховьях реки (с. Красногорское), где скорость течения составляет 5.88 м/с, миксоспоридии вообще не были обнаружены. В среднем участке (г. Усть-Лабинск), где скорость течения достигает 2.5 м/с, отмечено 12 видов, среди которых преобладали виды с быстро опускающимися спорами. Из них только 2 вида (*Myxidium rhodei*, *Chloromyxum legeri*), встречавшиеся в мизерных количествах, имели медленно опускающиеся споры. Наконец, в нижнем участке, где скорость течения составляла 0.82 м/с, зараженность рыб миксоспоридиями резко увеличивается. Там было обнаружено 20 видов, из которых 5 (*Myxidium rhodei*, *Chloromyxum legeri*, *Ch. kabanovae*, *Myxobilatus gasterostei*, *Henneguya creplini*) имели медленно опускающиеся споры. Следует при этом учесть, что в низовьях Кубани уже сказывается лимитирующее влияние осолонения.

Еще сильнее проявляется влияние скорости течения в бассейне р. Кура. Кандилов (1964а, 1964б) указывает для Мингечаурского водохранилища 21 вид, а для его нижнего бьефа 5, из которых только 1 (*Myxidium macrocapsulare*) относится к промежуточной по скорости опускания спор группе. Для Варваринского водохранилища им отмечено 10 видов, а для нижнего бьефа 5, при этом не найдено ни одного вида из группы с медленно опускающимися спорами или из промежуточной. Интересно отметить, что в расположенных в районе нижнего бьефа этого водохранилища „ахмазах" (мелководные отшнуровавшиеся участки реки), где течение практически отсутствует, обнаружено 2 вида миксоспоридий с медленно опускающимися спорами (*Zschokkella nova*, *Chloromyxum fluviatile*) и 1 с промежуточными по степени плавучести спорами (*Myxidium macrocapsulare*). Наконец, в низовьях Куры, где сильное течение сочетается с мутностью воды, обнаружено только 6 видов миксоспоридий и ни одного с медленно опускающимися спорами. Таким образом, во всех участках Куры с быстрым течением в первую очередь исчезают виды с парящими спорами. По данным Гогебашвили (1970), в р. Кура в районе Тбилиси и Боржоми, где течение менее значительно, отмечено большее количество видов миксоспоридий (соответственно 16 и 15 видов). Характерно, что в районе Боржоми, где течение несколько сильнее, зараженность рыб миксоспоридиями меньше.

Что касается водоемов Средней Азии, то здесь влияние скорости течения на обилие миксоспоридий сказывается еще сильнее. В водоемах Туркестанской провинции, и особенно Нагорно-Азиатской подобласти, встречается весьма ограниченное число этих паразитов. Так, для Нагорно-Азиатской подобласти Ашурова (1973а, 1973б, 1973в) указывает 6 видов. Большинство из них хорошо адаптированы и потому узкоспецифичны к своим хозяевам – маринке, лжеосману, тибетскому гольцу. Только 1 вид (*Myxidium rostowstschikovi*) имеет споры, занимающие по скорости опускания промежуточное положение. Остальные – виды с быстро опускающимися спорами. По-видимому, в условиях бурного потока споры миксоспоридий скапливаются между камнями и здесь заглатываются своими хозяевами.

В среднем участке бассейнов рек Амударья и Сырдарья фауна миксоспоридий несколько богаче, что связано с наличием мест с замедленным течением и бóльшим разнообразием гидрофауны, в том числе ихтиофауны. Из 44 видов миксоспоридий, указываемых для этих акваторий (Джалилов, 1966; Гаврилова, 1969; Османов, 1971), 8 видов имеют споры, относящиеся к промежуточной группе, 4 – медленно погружающиеся споры, а остальные виды с быстро опускающимися спорами. По-видимому, значительная часть туркестанских и переднеазиатских

миксоспоридий, обнаруженных в реках Закавказья и среднего течения Амударьи и Сырдарьи, также адаптированы к горным условиям. Так, в бассейне р. Вахш, где течение в большинстве случаев значительное, встречено всего 19 видов миксоспоридий, из которых 5 имеют медленно опускающиеся споры (*Myxidium pfeifferi, Zschokkella nova, Chloromyxum fluviatile, Ch. rostowstschikowi, Ch. geliculense*), 4 вида (*Myxidium rostowstschikowi, Chloromyxum varicorhini, Ch. baueri, Myxobolus musculi*) относятся к промежуточной группе. Остальные 10 – виды с быстро опускающимися спорами (Джалилов, 1966).

По данным Алламуратова (1966а, 1966б), в бассейне р. Сурхандарья встречается 34 вида миксоспоридий, из них в горном участке обнаружено только 19 видов. При этом следует учитывать, что основная масса – это представители наиболее адаптированных к горным условиям комплексов: нагорноазиатского (*Myxidium rostowstschikowi, Chloromyxum rostowstschikowi, Myxobolus disparoides, M. suturalis, M. obpyriformis*), переднеазиатского (*Myxosoma branchialis, Myxobolus lobatus, M. pfeifferi*), туркестанского (*Myxobolus cristatus, M. kowali, Thelohanellus otebike*). В бассейне р. Кашкадарья, где отмечен 31 вид миксоспоридий, в горных участках найдено лишь 5 видов, из которых 1 – *Chloromyxum rostowstschikowi* – с медленно опускающимися спорами и 1 – *Myxidium rostowstschikowi* – относящийся к промежуточной группе (Караев, 1975). То же явление для р. Кафирниган отмечает Данияров (1976а, 1976б): из 21 вида миксоспоридий в верхнем участке обнаружено 5. Число примеров, подтверждающих указанную закономерность, можно было бы умножать, но и приведенных данных более чем достаточно.

Лимитирующее влияние скорости течения на распространение некоторых миксоспоридий можно проследить даже в Каспийском море. По данным Газимагомедова (1970б, 1970г), в районе п-ова Пешной, расположенном в устье р. Урал, количество видов намного меньше, чем в другом опресненном участке Северного Каспия – Аграханском заливе: 29 против 40 (табл. 8).

Таблица 8

Встречаемость миксоспоридий у рыб в районах с различной скоростью течения (по: Газимагомедов, 1970 г., с изменениями)

Группа миксоспоридий	Количество видов	
	Аграханский залив	П-ов Пешной
С быстро опускающимися спорами	19	17
Со спорами промежуточной группы	8	6
С медленно опускающимися спорами	10	4
Всего:	37	27

Из этого краткого обзора видно, что течение является одним из важнейших факторов, влияющих на фауну миксоспоридий. Быстрое течение приводит к ее обеднению, причем лимитирующее влияние сказывается в первую очередь на видах с медленно опускающимися спорами. Менее зависимы от влияния течения

виды промежуточной группы. Наиболее устойчивы к его воздействию виды с быстро опускающимися спорами, поскольку они в заметно меньшей степени подвержены сносу.

Следует, однако, отметить, что влияние течения не исчерпывается его лимитирующим воздействием на миксоспоридий: имеет место и адаптация некоторых видов к этому фактору. Мы уже отмечали, что виды с быстро опускающимися спорами, по-видимому, приспособились к сильному течению; отмечали также, что, по мнению Ашуровой (1973а, 1973б, 1973в), все виды Нагорно-Азиатской подобласти хорошо адаптированы к существованию в горных водоемах. Споры некоторых миксоспоридий, адаптировавшись к рыбам, берущим пищу со дна, скапливаются между камнями или в заводях, где течение ослаблено. Этому способствует и пребывание самих рыб около дна между камней: выделившиеся споры сразу же попадают на дно без значительного сноса.

В водоемах Ленкоранской природной области (Ибрагимов, 1977; Микаилов, Ибрагимов, 1980) скорость течения – важнейший фактор, влияющий на распространение миксоспоридий. Здесь особенно четко проявляется степень их адаптированности к скорости течения. В зависимости от этого те или иные виды встречаются в соответствующих им участках рек. Миксоспоридии, слабо адаптированные к течению (*Zschokkella nova, Chloromyxum legeri, Myxobilatus varicorhini, Myxobolus bliceae, Thelohanellus misgurni*), отмечены только в нижнем участке р. Ленкорань. Паразиты, несколько сильнее адаптированные к течению (*Myxosoma circulus, M. branchialis*), обитают в среднем и нижнем участках, но не встречаются в верхнем. Наконец, паразиты, хорошо адаптированные к течению (*Myxobolus muelleri, M. pfeifferi, M. bramae, M. musajevi, M. musculi, M. rachmani*), как правило, встречаются во всех участках р. Ленкорань. И лишь *M. azerbaidzanicus* отмечен только для верхнего участка. К сожалению, авторы не указывают, с чем связана эта адаптация. Нам кажется, что кроме плавучести спор большую роль играет и приуроченность этих миксоспоридий к рыбам, которые сами хорошо приспособлены к изменению скорости течения.

В пределах равнинных и предгорных участков водоемов СНГ встречаются виды, более приуроченные к руслу рек. Здесь обнаружено большинство бореальных равнинных, бореальных предгорных и переднеазиатских видов (более подробно см. гл. 13, раздел 2). Но даже среди равнинных элементов встречаются виды, явно отдающие предпочтение руслам: *Myxobolus schulmani, M. improvisus, M. rotundus, M. nemeczeki* и др.

В общем можно считать, что в озерах, водохранилищах и других водоемах со слабым течением в большем числе представлены виды миксоспоридий с медленно опускающимися спорами. По мере возрастания скорости течения число последних заметно убывает. Затем начинает уменьшаться число видов, занимающих промежуточное положение. И наконец, при самом быстром течении становится невозможным существование даже многих видов с быстро опускающимися спорами. Следовательно, в реках по сравнению с озерами в той или иной степени уменьшается число видов с медленно опускающимися спорами и преобладают виды с быстро опускающимися спорами, что связано с непосредственным влиянием течения.. Однако Митенев (1981) обратил внимание на то, что эта закономерность проявляется далеко не во всех случаях. В порожистых реках Кольского п-ова (Варзуга, Поной, Йоканга) с сильным течением действительно имеет место доминирование видов с быстро опускающимися спорами. В верхнем участке р. Поной со слабым уклоном русла, что замедляет течение, удельный вес видов с медленно опускающимися спорами достаточно высок. В малых же реках (Пялица, Печенга, Териберка) виды с медленно опускающимися спорами составляют большинство, в то время как число видов с быстро опускающимися спорами не превышает 25 %.

Хотя на этих реках тоже имеются пороги, обилие мелководных, хорошо прогреваемых плесов и заводей обеспечивает существование миксоспоридий с медленно опускающимися спорами. С другой стороны, малая трофность этих водоемов (сильное обеднение зоопланктоном и бентосом) компенсируется у этих рыб питанием насекомыми (личинками и взрослыми), падающими в воду. Соответственно рыбы в большей степени берут пищу не со дна, а из толщи воды. Питаясь сносимой течением пищей, они одновременно заглатывают сносимые водой споры, что в значительной степени увеличивает возможность заражения миксоспоридиями с флотирующими спорами. Такое явление служит ярким примером комбинированного влияния быстрого течения и характера приема пищи хозяина на зараженность его миксоспоридиями. Кроме того, оно может быть хорошей иллюстрацией того, что при определенных условиях замедленное опускание спор может оказаться адаптацией к быстрому течению.

Таким образом, влияние течения на зараженность рыб миксоспоридиями проявляется достаточно сложно: здесь оказывают дополнительное влияние размеры и глубина водоема, наличие камней и других подводных предметов, зоны обитания рыб, биология и способ питания последних и множество других еще не учтенных экологических факторов.

Не следует также забывать, что в природе течение имеет турбулентный характер. Это обстоятельство способствует замедлению погружения или поднятию восходящими токами воды даже тех спор, которые не имеют специальных приспособлений к парению. Возможно, именно поэтому многие планктофаги и хищники, берущие пищу из толщи воды, иногда бывают заражены миксоспоридиями с быстро опускающимися спорами – *Myxobolus*, *Myxosoma*, *Thelohanellus*, более свойственными бентофагам и фитофагам. Аналогичное влияние могут оказывать и прибои в прибрежных зонах сравнительно крупных водоемов.

Хотя уклейка и типичный планктофаг, но все же в некоторых водоемах она придерживается прибрежной зоны и там в определенные моменты может переходить к питанию бентосом. Этим и объясняется сравнительно сильная зараженность уклейки из некоторых плесов (Городской и Березовский) оз. Селигер видами *Myxobolus muelleri*, *M. bramae* и *M. ellipsoides* (Шульман, Богданова, 1969). Такое заражение может усиливаться в отдельные годы. Например, в 1962 г. в условиях исключительно холодного лета при необычно большом количестве штормов в прибрежной зоне происходило особенно интенсивное перемешивание воды и связанное с этим подымание придонных спор. Интересно отметить, что увеличение заражения произошло только в двух плесах озера: Городском и Березовском. Первый является самым крупным плесом, второй сильно вытянут с северо-запада на юго-восток, т. е. в направлении преобладающих ветров. Именно в этих плесах и создавались наиболее благоприятные условия для перемешивания воды, поднятия опустившихся на дно спор и связанного с этим усиления зараженности уклейки видами *Myxobolus muelleri*, *M. bramae*, *M. ellipsoides*. В то же время заметно уменьшилась зараженность этими же миксоспоридиями придонного леща – бентофага. В 1963 г., более спокойном, заражение уклейки в оз. Селигер представителями рода *Myxobolus* заметно уменьшилось, а зараженность леща увеличилась.

Почти все приведенные нами примеры касаются в основном пресноводных миксоспоридий. Однако это не означает, что в морских акваториях течение не оказывает влияния на миксоспоридий морских рыб. Правда, до последнего времени такое влияние в морях обнаружить не удавалось. Лишь недавно один из авторов настоящей монографии, А. А. Ковалева, обнаружила существенную барьерную роль некоторых крупных течений.

Так, в районе Фолклендско-Патагонского шельфа обнаружена богатая фауна миксоспоридий, относящихся к родам *Ceratomyxa*, *Myxidium*, *Zschokkella*,

Sphaeromyxa, *Sinuolinea*, *Davisia*, *Myxoproteus*, *Parvicapsula*, *Alatospora* и др. Расположенные южнее районы островов Южная Георгия, Южные Шетландские и Южные Оркнейские острова имеют заметно обедненную фауну, состоящую из небольшого числа представителей родов *Ceratomyxa*, *Alataspora* и *Sphaerospora*. Эти районы отделены от Фолклендско-Патагонского шельфа холодным течением Западных Ветров, играющим существенную барьерную роль для местной фауны. Обмен фауны между упомянутыми выше акваториями хотя и имеет место, однако он очень незначителен. Это, как мы видим, заметно отражается и на фауне миксоспоридий.

Столь же резкое различие в зараженности рыб миксоспоридиями наблюдается у западного побережья Африки. В самой южной части, в месте прохождения Бенгельского течения, встречается обильная и разнообразная по родовому и видовому составу фауна миксоспоридий. Севернее, в районе Анголы и далее, количество видов и родов заметно уменьшается, что связано с барьерной ролью течения.

С океанскими течениями связано и возникновение вертикальной циркуляции вод, существенное влияние которой на распространение представителей рода *Kudoa* было сравнительно недавно прослежено в Атлантическом океане (Ковалева и др., 1979). Анализ распространения *Kudoa* в Атлантическом океане показал их приуроченность к мелководным или придонным глубоководным участкам (рис. 171). Благодаря слабой адаптированности спор *Kudoa* к парению или, вернее, к замедленному погружению только в условиях этих районов сохраняется более или менее достаточная вероятность попадания в хозяина путем заглатывания спор. Исключение составляет лишь наличие *Kudoa nova* у некоторых видов тунцов, заражение которых, вероятнее всего, происходит все же в прибрежной зоне, куда эти пелагические рыбы совершают свои миграции.

В свете этих данных становится понятным приуроченность некоторых *Kudoa* к таким придонным рыбам, как камбалы, керчаки, бычки (Gobiidae), серебристый пагель (*Pagellus acarnae*) и др. Однако многие хозяева *Kudoa* – типичные пелагические рыбы, берущие пищу из толщи воды (хищники, нектофаги или планктофаги). Для заражения этих рыб недостаточно наличия мелководья или близости дна. По-видимому, районы, в которых обнаружены *Kudoa*, характеризуются еще какой-то особенностью, способствующей заражению рыб этими миксоспоридиями.

Одним из внешних факторов среды, способным уменьшить скорость опускания спор или свести ее к минимуму, может служить вертикальная циркуляция вод. Этот фактор является неотъемлемым свойством функционирования системы океан–атмосфера и может рассматриваться как важнейший компонент динамики вод, определяющий различные аспекты динамики жизни в океане.

Возникновению вертикальной циркуляции вод способствует целый ряд факторов: термическое, плотностное и ветровое перемешивание, приливно-отливные явления, меандрирование течений, вихреобразования, дивергенция вод и образование фронтов между холодными и теплыми течениями. Там, где эти факторы или часть их проявляются наиболее мощно и длительно, интенсивно и постоянно или квазипостоянно происходят процессы вертикальной циркуляции. При соответствующих условиях в шельфовых районах вертикальная циркуляция захватывает всю водную толщу от поверхности до дна.

Если обратить внимание на все районы Атлантики, в которых были обнаружены *Kudoa*, то окажется, что для каждого из них по тем или иным причинам характерна мощная и постоянно действующая вертикальная циркуляция вод. Рассмотрим эти районы в отдельности (рис. 171).

Северо-Западная Атлантика. Вертикальному поднятию вод в этом районе способствуют следующие причины: 1) меандрирование Гольфстрима и Лабрадорского течения; 2) взаимодействие местных (прибрежных) гольфстримских

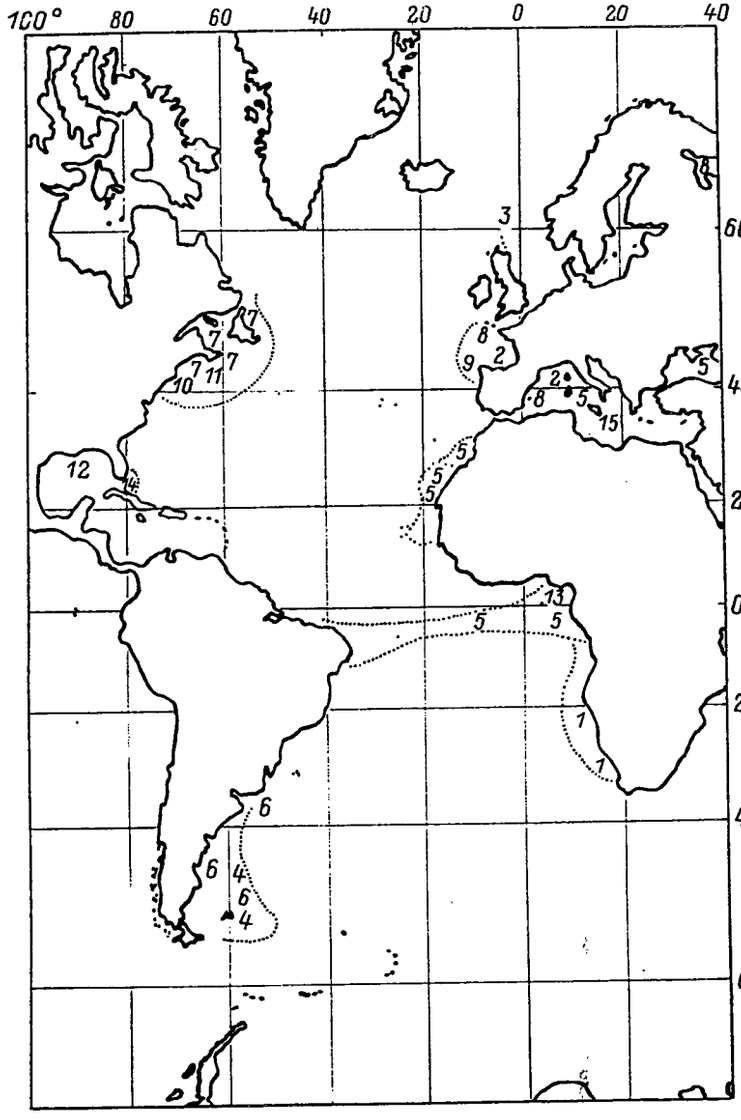


Рис. 171. Карта распространения представителей *Kudoa* в Атлантическом океане (из: Ковалева и др., 1979).

1 – K. thyrsitis, 2 – K. histolytica, 3 – K. kabatai, 4 – K. alliaria, 5 – K. nova, 6 – K. rosenbuschi, 7 – K. clupeidae, 8 – K. quadratum, 9 – K. insolita, 10 – K. cerebralis, 11 – K. funduli, 12 – K. branchiata, 13 – K. eleotrizi, 14 – K. crumena, 15 – K. lunata.

и лабрадорских вод; 3) приливно-отливные явления; 4) сгонное ветровое воздействие (особенно в осенне-зимний период) на поверхностные воды, вызывающее компенсационный выход на поверхность придонных вод; 5) сезонное, термическое и ветровое перемешивание. В этом районе обнаружены *Kudoa clupeidae, K. funduli, K. branchialis.*

Мексиканский залив. Меандрирование Гольфстрима и образование в связи с этим мощных вихрей. Приливно-отливные явления в этом районе не имеют значения. Тут найдены только *K. branchialis* и *K. crumena.*

Восточное побережье Южной Америки. 1) Взаимодействие вод течений Фолклендского, Бразильского и Западных ветров; 2) сгонные действия преобладающих юго-западных и западных ветров, вызывающие компенсационный выход на поверхность придонных вод; 3) сила Кориолиса (отклоняющая сила вращения Земли), которая, отклоняя от берега Фолклендское течение, вызывает компенсационный выход на поверхность придонных вод; 4) приливно-отливные явления. Здесь в значительных количествах встречаются *K. rosenbuschi* и *K. alliaria.*

Юго-западное побережье Африки. 1) Юго-восточный пассат, вызывающий сгон от берега поверхностных вод и соответствующий ему компенсационный выход придонных вод; 2) сила Кориолиса, отклоняющая от берега Бенгельское течение; 3) дивергенция вод Бенгельского южного течения. Здесь широко распространена у 5 видов рыб *K. thyrsites.*

Восточная часть экваториальной Атлантики. Дивергенция вод системы пассатных течений (включая Экваториальное противотечение течения Ломоносова), вызываемая рядом гидродинамических причин и поперечной неравномерностью ветрового воздействия. Обнаружены 2 вида: *K. eleotrizi* и имеющая широкое распространение *K. nova.*

Северо-западное побережье Африки. 1) Северо-восточный пассат, действие которого аналогично юго-восточному пассату у юго-западного побережья Африки; 2) сила Кориолиса, постоянно отклоняющая от берега Канарское течение; 3) дивергенция вод Канарского течения и Экваториального противотечения. Здесь широко распространена у 6 видов рыб *K. nova.*

Бискайский залив и близкие к нему районы (Португальский шельф, Бретань). 1) Ветровое перемешивание вод и 2) приливно-отливные явления. Здесь обнаружены *K. histholytica, K. insolita, K. quadratum.* Зараженность этими паразитами сравнительно невысока.

Следует отметить, что в тех районах, где вертикальную циркуляцию вызывает большее число факторов, зараженность рыб *Kudoa* оказывается более сильной.

Таким образом, мы находим объяснение очаговому распространению рода *Kudoa*: в подавляющем большинстве случаев эти паразиты используют вертикальное поднятие морских вод для увеличения вероятности попадания в рыб. Несомненно, и все другие виды морских миксоспоридий в той или иной степени используют вертикальное поднятие вод. Однако данных по этому вопросу пока еще немного.

Хорошим примером могут служить наблюдения Ковалевой и Гаевской (1983) над миксоспоридиями рыб открытых водоемов юго-восточной части Тихого океана. Прежде всего здесь наблюдается сравнительно сильная зараженность рыб миксоспоридиями – 24 % при значительной интенсивности инвазии, что сочетается с весьма ограниченным числом видов; их всего 6: *Ceratomyxa meglitschi, C. pacifica, C. tenuispora, Leptotheca ovale, Pseudalataspora scombri, Kudoa caudata.* Все они в той или иной степени адаптированы к парению, однако некоторые явно относятся к более глубоким горизонтам. Например, *Ceratomyxa tenuispora* – обычно типичный паразит батипелагической рыбы-сабли (*Aphanopus carbo*). Здесь же этот батипелагический паразит встречен у типичной пелагической рыбы – восточной скумбрии (*Scomber japonicus*).

Как уже отмечалось выше, представители рода *Kudoa* слабо адаптированы к парению и при заражении пелагических рыб используют преимущественно вертикальное поднятие вод. Наличие у *Kudoa caudata* нитевидных отростков на вершине каждой створки вряд ли сильно увеличивает плавучесть спор. Они скорее способны обеспечить парение в более глубоких слоях водной толщи. Здесь же они опять встречены у типичного планктофага – восточной скумбрии.

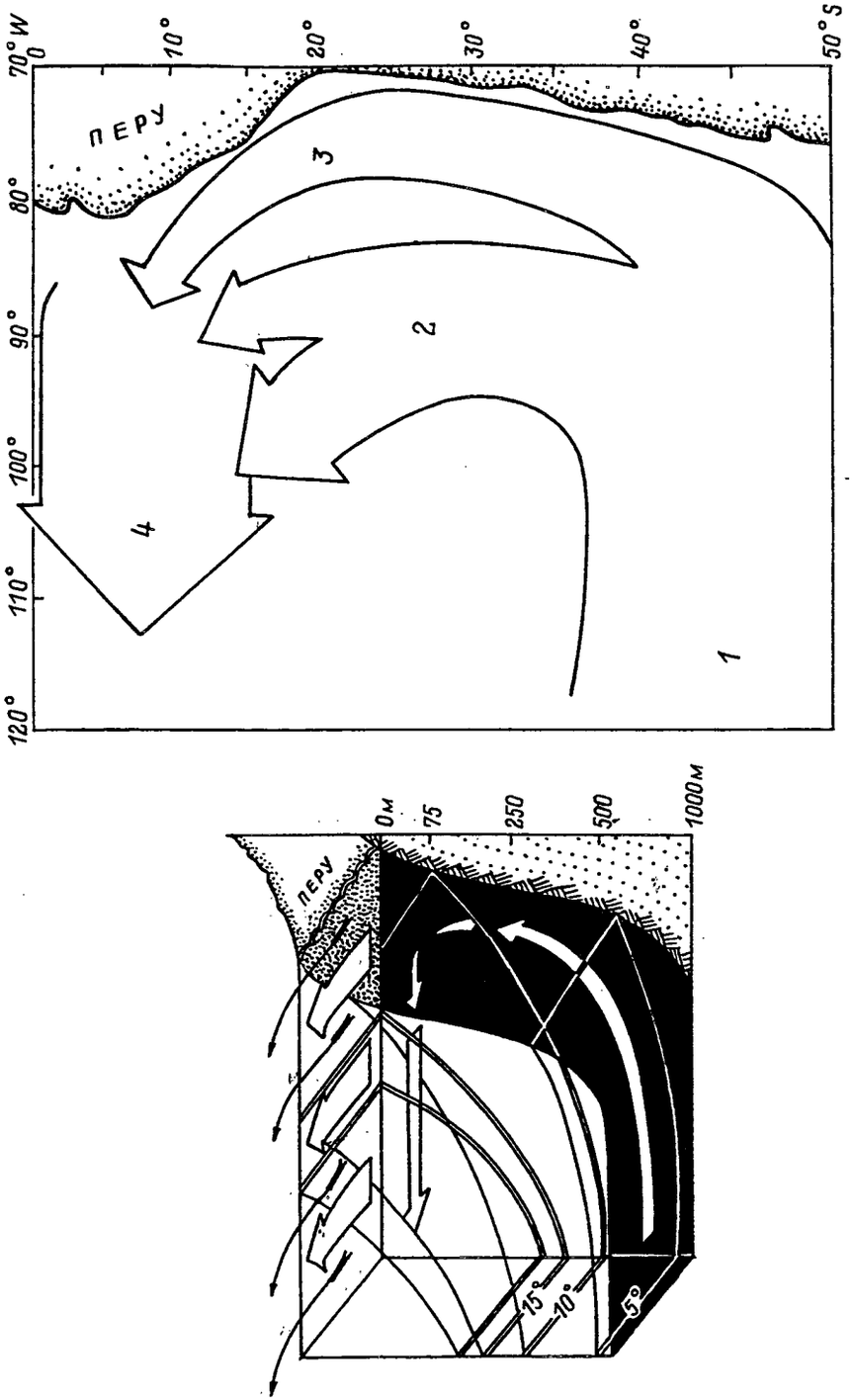


Рис. 172. Океанические течения в районе тихоокеанского побережья Южной Америки.

1 – течение Западных ветров, *2* – Перуанское океанское течение (течение Гумбольдта), *3* – Перуанское прибрежное течение, *4* – Южное Пассатное течение.

Очевидно, такое заражение обусловлено специфическими гидрологическими условиями данного района. Перуанское течение, берущее свое начало в приантарктических, богатых планктоном водах, широко известно своей высокой продуктивностью. Двигаясь с юга на север вдоль берегов Южной Америки, оно в районе 35–38° ю. ш. дивергирует на две ветви: океаническую и прибрежную (рис. 172). Перуанское океаническое течение, проходящее западнее 82° з. д., охватывает толщу вод до 700 м. В районе подводного хребта Наска осуществляется мощный подъем глубинных вод. Вытесняемые ими поверхностные воды постоянно сгоняются в сторону океана сильными юго-восточными пассатными ветрами. О мощности подъема свидетельствует скорость апвеллинга[5], которая в районе дивергенции течений южнее островов Хуан Фермайдес достигает 7 м/мес и более (Полосин, 1975).

Именно этот мощный подъем глубинных вод обеспечивает сравнительно высокую зараженность пелагических рыб миксоспоридиями, среди которых встречаются даже глубоководные формы. По данным Ковалевой и Гаевской (1983), миксоспоридии чрезвычайно редки в пелагиали других районов южной части Тихого океана: при исследовании 300 экз. рыб в районе от юга Америки до Новой Зеландии было встречено всего лишь несколько единичных экземпляров спор одного только вида – *Ceratomyxa meglitschi.*

Это лишь первые данные, свидетельствующие о большом значении вертикальных поднятий вод в заражении морских рыб миксоспоридиями. Не исключено, что определенную роль в заражении морских рыб теми или иными видами миксоспоридий может играть и вертикальное опускание вод. Однако данных по этому вопросу пока еще нет.

Все приведенные выше примеры свидетельствуют о существенном влиянии течения на зараженность миксоспоридиями как пресноводных, так и морских рыб.

5.5. Катастрофические паводки

Влияние сильного течения на миксоспоридий особенно сильно сказывается в период катастрофических паводков. Как показали наблюдения Шаовой (1969б, 1969в), заметное увеличение сброса воды в среднем течении р. Кубань во время катастрофического паводка в 1966 г. губительно сказалось на миксоспоридиях. Сильное течение обусловило снос спор всех групп. Поскольку водой была залита значительная территория, а паводок длился 2 мес, рыбы из русла реки ушли в более затишные места, благодаря чему произошел отрыв их от мест скопления спор. В первое время после паводка в рыбах еще отмечались единичные споры, но в дальнейшем они исчезли. По-видимому, цисты миксоспоридий, заражение которыми произошло до паводка, к этому времени созрели и лопнули. Вследствие сноса значительного числа спор и пространственной изоляции рыб от мест скопления спор нового заражения не произошло, в результате чего имело место временное освобождение рыб от всех видов миксоспоридий.

Новое заражение произошло лишь через 8 мес. При этом фауна миксоспоридий пополнилась за счет 5 видов, не свойственных данному участку реки: *Myxobolus rotundus, M. diversicapsularis, M. albovae, M. minutus, Myxobilatus gasterostei.* Из них *Myxobolus rotundus* и *Myxobilatus gasterostei* относятся к группе с медленно опускающимися спорами, а *M. rotundus* – к промежуточной группе. По-видимому, эти виды попали в русло Кубани из залитых во время паводка пойменных водоемов и стариц, где влияние течения не сказывается. Обращает на себя внимание тот

[5] Апвеллинг – процесс вертикального движения вод в океане, в результате которого глубинные воды поднимаются к поверхности.

факт, что фауна миксоспоридий восстановилась в бассейне Кубани менее чем за год. Это свидетельствует об определенной адаптированности существующих здесь видов даже к такого рода стихийным бедствиям. По-видимому, некоторая обедненность миксоспоридной фауны в бассейне Кубани связана и с лимитирующим воздействием не столь значительных, но ежегодно повторяющихся паводков. Сохранившиеся здесь миксоспоридии оказались приспособленными не только к обычным весенним паводкам, но и к паводкам катастрофического характера.

5.6. Зарегулирование водоемов

Как уже отмечалось, водоемы с замедленным течением имеют более богатую фауну миксоспоридий, если нет лимитирующего воздействия других факторов. При этом возрастает число видов с медленно погружающимися спорами (Шульман, 1966). В связи с этим при образовании водохранилищ может произойти обогащение видового состава и увеличение численности миксоспоридий. Столяров (1952, 1954а, 1954б) указывал, что начиная с первого года существования Рыбинского водохранилища наблюдается количественное и качественное возрастание зараженности миксоспоридиями. При этом максимальная численность их отмечается в приплотинном участке, где слабее всего сказывается влияние течения (Бауер, Столяров, 1958). Так, рыбы из приплотинного участка были заражены на 30 %, в то время как в отрогах (Волжский, Мологский, Шекснинский) зараженность рыб не превышала 10 %.

В дальнейшем число видов миксоспоридий в Рыбинском водохранилище оставалось примерно одинаковым, изменение видового состава было незначительным.[6] Увеличивалась лишь интенсивность, а иногда и экстенсивность заражения некоторых видов, в первую очередь с медленно опускающимися спорами (Изюмова, 1959а, 1959б, 1977а, 1977б). Сведения об изменении фауны миксоспоридий при образований водохранилищ в бассейне р. Днепр имеются в ряде работ (Исков, 1963, 1964а, 1964б, 1965, 1967, 1975а, 1975б, 1978а, 1978в, 1978д, 1978е; Исков, Коваль, 1965а, 1965б). Сравнивая картину зараженности рыб в водохранилищах Днепровского каскада (Киевского, Кременчугского и Каховского) за 1961–1962, 1965, 1973–1975 гг. с данными Донец (1964), проводившей исследования на Днепре в местах будущих водохранилищ в 1948–1958 гг., Исков и Коваль пришли к выводу, что существенного изменения в видовом составе миксоспоридий за этот период не произошло.

С этим выводом нельзя согласиться. В Кременчугском водохранилище число видов миксоспоридий значительно уменьшилось: с 56 до 37. Вместе с хозяевами (усач, голавль, вьюн, подуст, носарь, белоглазка) исчезли *Chloromyxum barbi*, *Ch. misgurni*, *Sphaerospora sapae*, *Myxobolus pfeifferi*, *M. chondrostomi*, *M. lobatus*, *M. magnus*. По непонятным причинам исчез и *M. gigas*, хотя его хозяева (лещ и др.) сохранились. В Каховском водохранилище исчезли *Chloromyxum barbi*, *Ch. misgurni*, *Ch. mucronatum*, *Caudomyxum nanum*, *Sphaerospora markewitschi*, *S. sapae*, *Myxobolus pfeifferi*, *M. cordis*, *M. lobatus*, *M. magnus*, *M. chondrostomi*, *M. gigas*. Одновременно наблюдается общее повышение зараженности миксоспоридиями. Так, в Кременчугском водохранилище она повысилась с 21.3 до 35 %. Численность многих видов с медленно опускающимися спорами (*Myxidium lieberkuehni*, *M. rhodei*, *M. pfeifferi*, *Zschokkella nova*, *Henneguya creplini*) заметно возросла. Увеличилась

[6] Мы предполагаем, что некоторые различия в видовом составе, скорее всего, связаны не с отсутствием того или иного вида, а с различием в сезонах исследований. Трудно, например, представить себе отсутствие в водохранилище таких широко распространенных видов, как *Myxobolus sandrae* и *Henneguya oviperda*.

также численность некоторых видов с быстро опускающимися спорами (*Myxobolus bramae*, *M. ellipsoides*, *M. dispar*, *M. cyprini*) и спорами, занимающими промежуточное положение (*Myxobolus pseudodispar*, *M. sandrae*, *M. exiguus*). Вместе с тем замедление течения, вселение или развитие лимнофильной ихтиофауны может вызвать появление новых или ранее редко встречаемых видов. Так, в Киевском водохранилище обнаружен *Hoferellus cyprini*.

Одним из проявлений увеличения численности миксоспоридий было возникновение эпизоотии „узелкового заболевания" среди чехони Каховского водохранилища в 1961–1962 гг., вызываемого *Henneguya cutanea* f. *longicauda* (Исков, 1964а, 1975б), споры которой благодаря наличию длинных хвостовых отростков хорошо адаптированы к парению. Попутно было отмечено очень интересное явление: в условиях водохранилища, где имеет место уменьшение скорости течения и увеличение глубин, произошло удлинение хвостовых отростков спор с 26–39 мкм до 48–96 мкм. Подобные изменения спор у *H. cutanea* наблюдал также Кашковский (1965а, 1965б, 1971а) в Ириклинском водохранилище (верховья Урала); длина отростков увеличилась там до 43–55 мкм. Он же отмечает удлинение хвостовых отростков и у других миксоспоридий: у *H. lobosa* с 20–30 до 30–55, у *Myxobilatus legeri* с 8–10.5 до 13.6–17 мкм. У *M. legeri* он отмечает также удлинение стрекательной нити: с 35–38 до 62 мкм.

По-видимому, при замедлении скорости течения, имеющего место в водохранилищах, удлинение хвостовых отростков уменьшает скорость погружения спор, что увеличивает возможность попадания их в рыб, берущих пищу из толщи воды. Пока остается непонятным механизм этих изменений. Возможно, в условиях водохранилищ происходит естественный отбор в направлении удлинения хвостовых отростков.

Наиболее полное и обстоятельное исследование формирования паразитофауны рыб провел Кашковский (1965а, 1965б, 1967) на Ириклинском водохранилище, созданном в верхнем течении р. Урал. Это водохранилище относится к горно-равнинным водоемам. Прежде всего выяснилось, что количество видов миксоспоридий в нем резко возросло по сравнению с известными для бассейна р. Урал. До образования водохранилища из р. Урал было известно только 5 видов миксоспоридий (Агапова, 1966). Эта небольшая цифра, скорее всего, связана с недостаточной изученностью фауны миксоспоридий. Но по аналогии с другими водоемами можно предполагать, что в горном участке р. Урал миксоспоридии были слабо распространены. На 7–10-м году существования Ириклинского водохранилища число видов миксоспоридий достигло 34. Поскольку завоз паразитов исключается, Кашковский предположил, что все эти виды имелись и в русле р. Урал, однако в столь мизерном количестве, что при сравнительно небольшом числе вскрытых рыб не были выявлены.

Наряду с экстенсивностью сильно увеличилась интенсивность заражения: 54 %, т. е. более половины вскрытых рыб, оказались зараженными миксоспоридиями при средней интенсивности заражения 94 цисты на исследованную рыбу. При этом преобладали виды с медленно погружающимися спорами – 15. 11 видов имели быстро опускающиеся споры, а 8 – споры, занимающие по скорости опускания промежуточное положение. Столь значительное распространение миксоспоридий в Ириклинском водохранилище Кашковский связывает с замедленным течением, а также с тем, что низкая температура в этой акватории не препятствует развитию большинства видов. Нам кажется, что сильному заражению рыб Ириклинского водохранилища способствует также обусловленная низкой температурой большая вязкость воды. Она замедляет опускание спор, благодаря чему увеличивается возможность заглатывания спор самыми разнообразными рыбами.

Хорошим примером обогащения фауны миксоспоридий при образовании

водохранилищ может служить бассейн р. Кура. Мы уже отмечали ее обедненность и слабую зараженность рыб в участках с сильным течением – низовья р. Кура (6 видов) и нижние бьефы Мингечаурского и Варваринского водохранилищ (5 видов). Однако даже в участках Куры, где течение слабое (Тбилиси–Гардабани и Боржоми–Ахалдаба), число видов миксоспоридий уступает таковому в водохранилищах: соответственно 16 и 15 видов (Гогебашвили, 1970; Курашвили и др., 1980).

Из водохранилищ бассейна Куры наиболее богато миксоспоридиями Сионское, где благодаря наличию мелководных, хорошо прогреваемых участков имеется большое количество разнообразных экологических ниш, что в свою очередь обеспечивает богатство планктона, фито- и зообентоса, благоприятствующее заражению рыб миксоспоридиями. Отсюда богатство и разнообразие фауны последних – 23 вида.

Несколько беднее миксоспоридиями Тбилисское водохранилище – 21 вид. Резкое нарастание глубины по направлению от берега к середине исключает наличие значительных мелководных и быстро прогреваемых литоральных участков. Следствием этого явилось меньшее разнообразие условий и соответственно гидрофауны.

Такое же количество видов миксоспоридий зарегистрировано и в Мингечаурском водохранилище. Однако своеобразие этого водоема – зоогеографическое (близость к Каспию) и гидрологическое (очень большие глубины) – привело к тому, что видовой состав миксоспоридий в этих двух водохранилищах не совпадает.

Наименьшее количество видов (10) миксоспоридий зарегистрировано в Варваринском водохранилище. Здесь, по-видимому, сказываются меньшие размеры водоема и его зарастание (более подробно см. раздел 5.7). На примере этого водоема мы видим, что формирование водохранилищ не всегда сопровождается обогащением фауны миксоспоридий, чему способствует действие иных лимитирующих факторов.

Заметное обеднение фауны миксоспоридий наблюдала и Шаова (1969в) в Тщикском водохранилище. Здесь было обнаружено всего 10 видов, из которых только *Myxobolus ellipsoides* показывал относительно высокую экстенсивность заражения – 53.3–66.6 %. Заражение остальными видами колебалось от 6.6 до 26.6 %. Слабое распространение миксоспоридий в данной акватории связано с многократно повторяющимися резкими колебаниями ее уровня. При резком понижении уровня значительная часть спор может оказаться на суше и подвергнуться высыханию. С другой стороны, при повышении уровня рыба уходит на вновь заливаемые участки, вследствие чего происходит отрыв от мест скопления спор, т. е. от источников заражения. Интересно при этом отметить, что катастрофический паводок 1966 г. в бассейне Кубани заметно увеличил площадь Тщикского водохранилища, в связи с чем в него включились старицы и пойменные водоемы. В результате добавилось 6 видов миксоспоридий, среди которых оказались и виды с медленно опускающимися спорами: *Chloromyxum legeri*, *Ch. kabanowae*. Дальнейшее обогащение или обеднение фауны миксоспоридий водохранилища зависит от конкретных условий каждого года.

Значительное обеднение фауны миксоспоридий произошло в каскаде водохранилищ р. Даугава, где, с одной стороны, наблюдалась исходная обедненность, связанная с гидрологическими условиями реки (пороги и как следствие их – сильное течение). С другой стороны, в образовавшихся водохранилищах благодаря частому (дважды в сутки) изменению уровня воды происходило еще большее обеднение всей паразитофауны рыб, в том числе и миксоспоридий. Их споры, попавшие во время сброса воды в зону осушения, погибают. Связанные с колебанием уровня воды миграции рыб вызывают их уход от мест скопления спор, что также уменьшает возможность заражения рыб миксоспоридиями. Определенную роль в обеднении фауны миксоспоридий играет и исчезновение ряда русловых рыб (угорь, лосось, сырть, сом, жерех и др.). Наибольшее число видов миксоспоридий (32) обнаружено в самом молодом – Рижском водохранилище, где к тому же в русле р. Даугава был наиболее благоприятный гидрологический режим. В Плявинском водохранилище обнаружено 25, а в Кегумском (зарегулированном еще в 1946 г.) 22 вида миксоспоридий. Свидетельством того, что именно частые смены уровня воды являются лимитирующим фактором для миксоспоридий, служат данные Шульмана (1950) о том, что в первый год существования водохранилища (1946 г.) было обнаружено 27 видов. Во всех трех водохранилищах миксоспоридии встречались в бóльших количествах в приплотинных участках, где имеет место вертикальный подъем вод (Авдеева, 1989а, 1989б).

Сравнительно мало миксоспоридий обнаружено в Кайраккумском водохранилище на р. Сырдарья – всего 18 видов (Гаврилова, 1969), что связано, по-видимому, с несколькими причинами: 1) с бедностью фауны миксоспоридий в исходном водоеме, 2) слабым распространением в исходном водоеме видов с медленно погружающимися спорами, 3) бедностью бентоса, что резко уменьшает подхватывание спор миксоспоридий с грунта вместе с кормом, 4) колебанием уровня воды в водоеме. Учитывая бедность фауны миксоспоридий в русле Сырдарьи, Гаврилова отмечает, что в Кайраккумском водохранилище по сравнению с Сырдарьей, где сильное течение лимитировало распространение миксоспоридий, все же произошло некоторое увеличение зараженности последними.

В то же время в Южно-Сурханском водохранилище, расположенном в среднем течении р. Сурхандарья, где создались благоприятные условия для развития различных гидробионтов, как планктонных, так и бентосных, обнаружено заметно большее число видов миксоспоридий: 29 из 33 известных для бассейна Сурхандарьи. С другой стороны, в находящемся в том же бассейне нерусловом Дегредском водохранилище, которое расположено в верхнем участке с менее благоприятными гидрологическим и гидрохимическим режимами, а поэтому и с более обедненной фауной, обнаружено всего 10 видов.

Число примеров, иллюстрирующих влияние условий формирования водохранилищ на фауну миксоспоридий (Чаплина, 1955; Кошева, 1957; Изюмова, 1959а, 1959б; Барышева и др., 1963; Османов, 1971; Караев, 1975, и др.), можно было бы увеличить. Однако, на наш взгляд, все основные закономерности достаточно полно представлены в перечисленных выше работах.

Таким образом, при образовании водохранилища фауна миксоспоридий подвергается влиянию целого комплекса неадекватно, а иногда и прямо противоположно действующих факторов. Она зависит прежде всего от состава фауны исходного водоема. Уменьшение скорости течения и увеличение площади акватории способствуют увеличению численности миксоспоридий, в первую очередь видов с медленно опускающимися спорами. В то же время исчезновение некоторых видов рыб может уменьшить видовой состав этих паразитов, а частые изменения уровня воды, зарастание или значительная глубина водоема могут оказать сильное лимитирующее влияние на их численность. Сочетание этих и других факторов определяет своеобразие фауны миксоспоридий в каждом конкретном водохранилище.

5.7. Зарастание и заиление водоемов

Зарастание водоемов оказывает существенное влияние на паразитофауну рыб. Однако влияние этого фактора на миксоспоридий прослежено еще очень слабо. Первая попытка такого рода была сделана Черновой (1973). Исследуя паразитофауну рыб оз. Джапана (бассейн р. Риони), она обратила внимание на сравнительно слабую зараженность рыб миксоспоридиями даже по сравнению с оз. Палеостоми, на фауну которого оказывает большое лимитирующее влияние осолонение. Озеро Джапана – неглубокий тепловодный водоем, густо заросший макрофитами, среди которых богато представлены как полупогруженные, так и погруженные плавающие растения. Для озера характерно также большое количество ила, а в весенне-летнее и осеннее время температурная стратификация. Все это оказывает сильное лимитирующее влияние на гидрофауну водоема вообще (и паразитофауну населяющих его рыб в частности), хотя некоторые виды, например кровососущие пиявки и связанные с ними кровепаразиты, заметно увеличили свою численность. Обеднение фауны миксоспоридий в этом водоеме, по мнению Черновой (1973), обусловлено двумя основными причинами. Прежде всего опустившиеся на дно споры за короткий промежуток времени оказываются глубоко погребенными в толстом слое ила, что сильно уменьшает возможность заглатывания их рыбой. Сильная заиленность дна, летняя температурная стратификация и связанная с нею кислородная недостаточность создают неблагоприятные условия для существования олигохет, что в свою очередь снижает питание бентосоядных рыб инфауной (организмами, живущими в толще ила). Вследствие этого также уменьшается вероятность заглатывания рыбами спор миксоспоридий.

В оз. Джапана обнаружено всего 17 видов миксоспоридий, в то время как в оз. Палеостоми, водоеме с также сильно обедненной вследствие осолонения паразитофауной, их насчитывается 27.

Почти все рыбы в оз. Джапана слабо инвазированы миксоспоридиями. Исключение составляют только 3 вида: зарывающийся в ил линь, красноперка и плотва. Последние 2 вида, возможно, в бóльших количествах употребляют в пищу бентодетрит, что повышает вероятность заглатывания спор. Даже плотва заражена миксоспоридиями в оз. Джапана заметно слабее, чем в оз. Палеостоми (соответственно 6 и 11 видов).

С зарастанием связана слабая зараженность миксоспоридиями рыб Варваринского водохранилища (бассейн р. Кура), для которого на более ранних этапах его существования Кандилов (1963, 1964а, 1964б) указывал лишь 10 видов. По данным Казиевой (1984), за 10–12 лет количество видов миксоспоридий уменьшилось до 5, что несомненно связано с прогрессирующим зарастанием водоема.

На лимитирующее влияние зарастания водоема по отношению к паразитофауне рыб указал также Евланов (1982), изучавший водоемы Калининградской области (бассейн р. Преголь). Однако он отметил, что степень влияния высшей водной растительности на паразитов не определяется лишь количественной стороной. Кроме степени зарастания большую роль играет видовой состав фитоценоза, а также характер зарастания. Среди сильно заросших озер Камышево, Островное и Боровиково наибольшее обеднение фауны миксоспоридий наблюдается в оз. Боровиково, где растительность равномерно покрывает всю площадь водоема. В нем обнаружено всего 11 видов миксоспоридий. 2 других озера заросли лишь вдоль береговой линии, поэтому в них отмечено большее число видов миксоспоридий: в оз. Камышево 17, в оз. Островное 16.

Юнчис (1972а, 1984б) отмечает, что мальки плотвы, нагуливающиеся в ассоциациях погруженных водных растений, которые имеют широкую листовую пластинку или образуют густые заросли (элодея, рдест гребенчатый), сильнее заражены миксоспоридиями, чем мальки, обитающие в зарослях подводных растений с узкой листовой пластинкой или в разреженных зарослях. Это связно с тем, что споры миксоспоридий оседают на листовую пластинку и становятся легкодоступными малькам плотвы при их питании обрастаниями. При этом в зарослях рдеста, где много моллюсков, численность миксоспоридий меньшая. По мнению Юнчиса, это связано с элиминацией спор миксоспоридий моллюсками, которые, питаясь листьями рдеста, заглатывают одновременно и споры. Далее автор отметил, что мальки плотвы, обитающие в зарослях растений на песчаном грунте, слабее заражены миксоспоридиями, чем мальки, живущие в зарослях на илистом грунте. По его мнению, споры миксоспоридий, проваливаясь между песчинками, становятся труднодоступными для молоди рыб. Нам кажется, что этот факт скорее можно объяснить тем, что молодь плотвы, находясь на илистом грунте, может переходить к питанию бентодетритом, что увеличивает возможность заглатывания спор миксоспоридий.

Из этого краткого обзора видно, что значительную роль в лимитирующем влиянии зарастания водоема высшей водной растительностью на фауну миксоспоридий играет сопутствующее ему заиление. Поэтому можно ожидать, что заиление водоема, не сопровождающееся зарастанием, также окажет угнетающее воздействие на фауну миксоспоридий. Это предположение нашло подтверждение в работах Лосевой (1974, 1975), исследовавшей паразитофауну локальных стад густеры в разных участках оз. Верхнее Врево. Один из участков – Белое озерцо – характеризуется при слабо развитой водной растительности повышенным содержанием органических веществ, обильным илообразованием и дефицитом кислорода на расстоянии 20–30 см от дна при общей глубине участка 6–7 м. Густера, пойманная в районе Белого озерца, отличается сравнительно низкой экстенсивностью заражения миксоспоридиями. Для этого участка, окруженного лесом и не подвергающегося действию ветра и течения, характерно очень слабое перемещение слоев воды и значительное отложение ила. Опустившиеся на дно споры быстро оказываются погребенными в илу и не могут подняться в более высокие слои. По-видимому, инфауна играет сравнительно небольшую роль в питании густеры. В противном случае густера заглатывала бы погребенные в илу споры в большем количестве. Об этом косвенно свидетельствует отсутствие в паразитофауне густеры из Белого озерца паразитов, промежуточными хозяевами которых служат олигохеты и личинки тендипедид. Бентосные животные, относящиеся к эпифауне (организмы, живущие на поверхности ила), в питании густеры из Белого озерца по сравнению с густерой других районов также играют относительно небольшую роль.

5.8. Соленость воды

Солевой режим водоемов оказывает двоякое влияние на скорость опускания спор в толще воды. Как уже отмечалось (см. раздел 5.1), при повышении солености воды несколько увеличивается ее вязкость. Однако это увеличение незначительно и, по-видимому, не может оказать существенного влияния на экологию миксоспоридий.

Более существенным является заметное повышение плавучести тел в результате повышения концентрации солей в воде. Именно поэтому можно a priori ожидать, что в условиях осолоненных водоемов плавучесть спор заметно возрастает. Это явление чрезвычайно важно для морских и океанических акваторий, где адаптация миксоспоридий к определенным хозяевам требует парения их спор именно в тех горизонтах, где находятся эти рыбы. (Более подробно об этом см. разделы 6.1.2 и 6.5).

5.9 Глубина водоема

Глубина водоема играет существенную роль в жизни миксоспоридий даже в пределах пресноводных акваторий. Мы уже отмечали, что придонные рыбы заметно сильнее заражены миксоспоридиями, чем пелагические. Для последних же характерна менее разнообразная фауна миксоспоридий, в которой преобладают виды с медленно опускающимися спорами. Такое распределение миксоспоридий сильнее проявляется в акваториях, имеющих более или менее значительную глубину. В мелководных же водоемах и в мелководных плесах крупных акваторий различие в зараженности миксоспоридиями между пелагическими и придонными рыбами стирается.

Более сложная зависимость прослежена Заикой (1964) в глубоководном оз. Байкал. В нем большинство видов миксоспоридий встречаются в мелководных заливах – сорах, где живет не байкальская, а сибирская фауна рыб. К центральной же части Байкала приурочены преимущественно паразиты широколобок или бычков (сем. Cottidae) и голомянок (сем. Comephoridae). Из бычков совершенно свободна от миксоспоридий островная широколобка, обитающая только на мелководье. По-видимому, условия в прибрежном районе этого бурного озера не способствуют сохранению здесь спор миксоспоридий.

Наиболее широко распространен среди бычков и голомянок *Myxidium perniciosum*. Он встречается у всех родов байкальских бычков, как глубоководных, так и литоральных. В связи с этим Заика вполне обоснованно считает его эврибатной формой. К эврибатным видам он относит и *Myxobolus talievi*. Однако данный вид не так широко распространен. Он полностью отсутствует у представителей сем. Comephoridae и очень редко встречается у представителей рода *Cottocomephorus* из сем. Cottidae. Отсутствие этого вида у голомянок Заика связывает со специфичностью данного паразита, с чем мы, однако, не можем согласиться.

Прежде всего миксоспоридии сравнительно редко проявляют строгую специфичность. Трудно представить, что за период очень длительного сосуществования в одном водоеме двух близкородственных семейств миксоспоридии не смогли бы перейти с представителей одного семейства на представителей другого. На возможность такого перехода указывает наличие заражения в обоих семействах миксоспоридией *Myxidium perniciosum*. Нам кажется, что причину отсутствия *Myxobolus talievi* у голомянок следует искать не в специфичности миксоспоридий, а в экологии этих рыб. Действительно, все голомянки – пелагические рыбы, а споры *Myxobolus talievi* плохо приспособлены к парению и сравнительно быстро опускаются на дно. Именно поэтому в пределах сем. Cottidae *Myxobolus talievi* очень редок у представителей рода *Cottocomephorus*, которые также являются пелагическими формами. Следовательно, *M. talievi* практически отсутствует у всех пелагических рыб независимо от их принадлежности к тому или иному семейству, и его распределение связано не с систематическим положением рыбы, а с его экологией. Единственное исключение – желтокрылая широколобка, на которой в незначительных количествах обнаружен *M. talievi*. Хотя она и пелагическая рыба, но в период нереста связана с дном, что, по-видимому, и обусловливает возможность ее заражения. Таким образом, *M. talievi* нельзя считать в полном смысле этого слова эврибатной формой, ибо он почти полностью отсутствует в пелагиали и очень редко встречается в литорали. Речь может идти только о приуроченности ко дну в сравнительно широком диапазоне: от профундали до самых больших глубин. Трудность попадания этого паразита в пелагических рыб обусловлена еще тем, что донные бычки после гибели не всплывают, в связи с чем споры *M. talievi* лишены возможности попасть в верхние слои воды.

Мы не можем согласиться с Заикой и в его оценке *Myxobilatus baicalensis* и *M. paragasterostei*. Их также нельзя отнести к эврибатным формам. Отсутствие

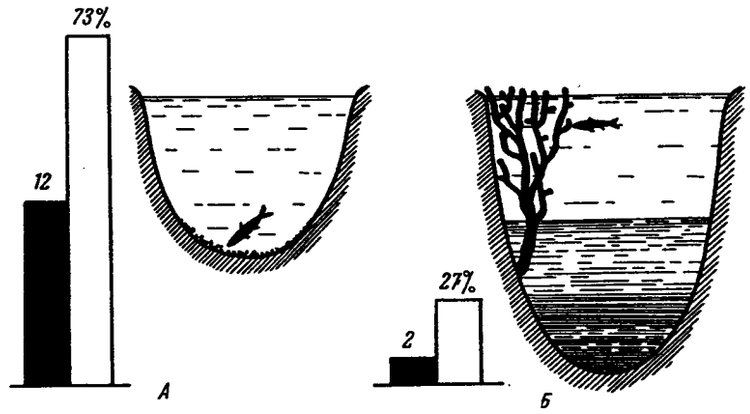


Рис. 173. Зараженность храмули миксоспоридиями в Тбилисском (*А*) и Мингечаурском (*Б*) водохранилищах (из: Гогебашвили, Кандилов, 1964).

Черные столбики – количество видов миксоспоридий, обнаруженных в храмуле, экз.; *светлые столбики* – зараженность храмули миксоспоридиями, в %.

этих видов у голомянок Заика опять-таки связывает в основном с систематическим положением данных рыб. Однако и в этом случае остается непонятным отсутствие *Myxobilatus* у многих представителей сем. Cottidae. Так, в подсем. Abyssocottinae эти виды встречаются только у представителей рода *Asprocottus* и отсутствуют в родах *Abyssocottus* и *Cottinella*. В подсем. Cottocomephorinae они отсутствуют у рода *Procottus*. Если обратиться к биологии этих рыб, то окажется, что все роды, у которых отсутствуют *Myxobilatus*, приурочены к большим глубинам, как правило, превышающим 100 м. Почти все виды, у которых были обнаружены *Myxobilatus*, обычно приурочены к меньшим глубинам. Исключение составляют только шершавая и горбатая широколобки. Оба вида – глубоководные формы, хотя иногда встречаются и на глубинах несколько меньше 100 м. Шершавая широколобка очень слабо заражена *Myxobilatus baicalensis* (всего на 8 %), что вполне согласуется с ее биологией. Что касается горбатой широколобки, то в одном районе она действительно заражена слабо (15 %), в другом же заражение относительно высокое (30 %). Возможно, что здесь она сравнительно длительное время проводит на глубинах меньше 100 м. Таким образом, представители рода *Myxobilatus* являются скорее пелагическими формами, приуроченными к глубинам до 100 м.

Итак, мы вправе сделать вывод, что среди эндемичных миксоспоридий Байкала можно различить эврибатные, пелагические и глубоководные придонные формы. При этом пелагические формы, как правило, не встречаются на глубине больше 100 м, а придонные встречаются преимущественно на глубине более 100 м.

Примером косвенного влияния глубины водоема на зараженность рыб миксоспоридиями может служить храмуля из Мингечаурского водохранилища, которое до создания Нурекского водохранилища было самым глубоким в бывшем Советском Союзе – до 96 м. Здесь благодаря постоянному подтоку более холодной и сильно минерализованной воды возникла резкая стратификация, т. е. расслоение водной толщи по температуре, солености, плотности и пр. Придонные слои отличаются низкой температурой, сильной минерализацией и пониженным содержанием кислорода, что приводит к тому, что фитобентос, которым обычно питается храмуля, в Мингечаурском водохранилище почти полностью отсутствует. В связи с этим теплолюбивая храмуля, которая к тому же не опускается глубже, чем на

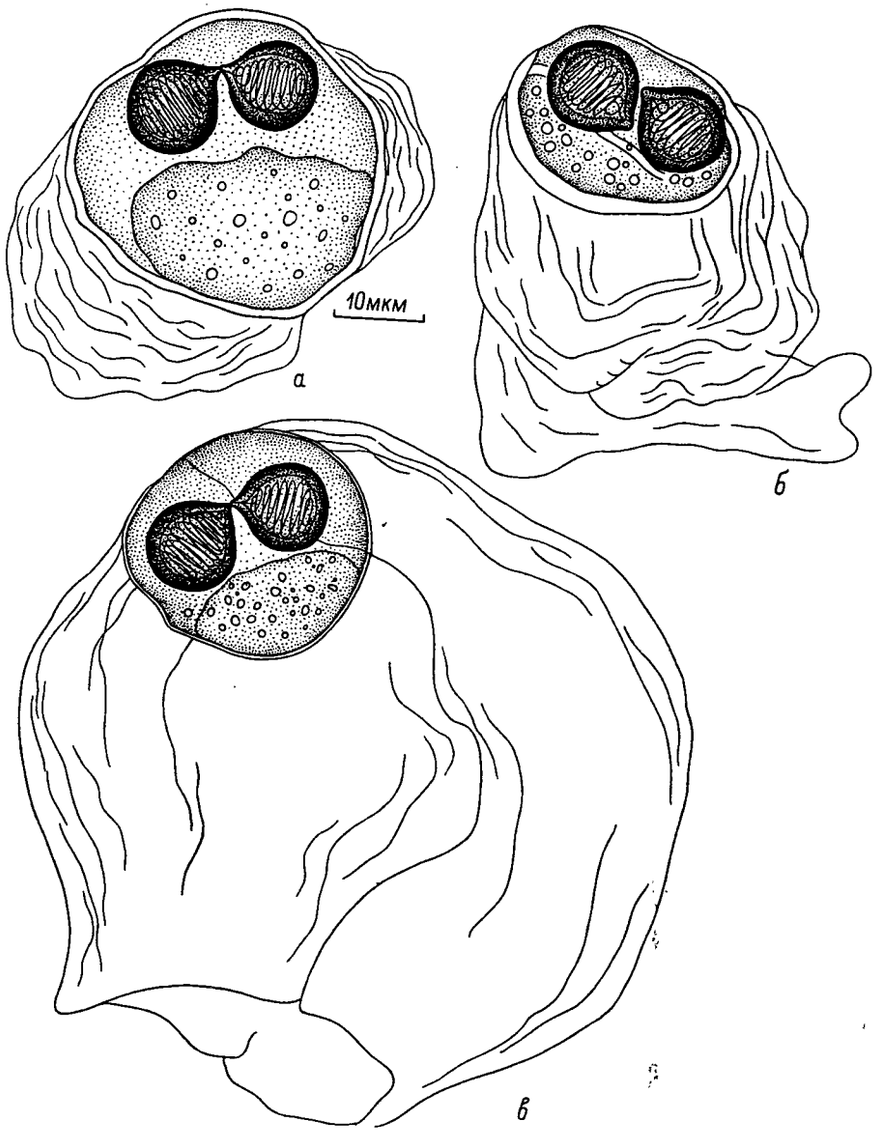


Рис. 174. Споры *Palliatus grandis* (из: Шульман и др., 1979).
а–в – различные стадии раскрывания парашютообразного плаща.

16 м, вынуждена перейти на питание фитопланктоном или обрастаниями ветвей затопленных деревьев, что резко сокращает возможность ее заражения миксоспоридиями (рис. 173). У нее обнаружено только 2 вида миксоспоридий при общей экстенсивности заражения 23 %. В то же время храмуля из менее глубокого Тбилисского водохранилища, питающаяся фитобентосом, заражена 12 видами миксоспоридий при общей экстенсивности заражения 73 %. Забегая вперед, заметим, что резкая стратификация в морских водоемах, связанная с притоком больших масс речной воды, сопровождается большими различиями в солености верхнего и глубинного слоев, что приводит к развитию сероводородных зон и к исчез-

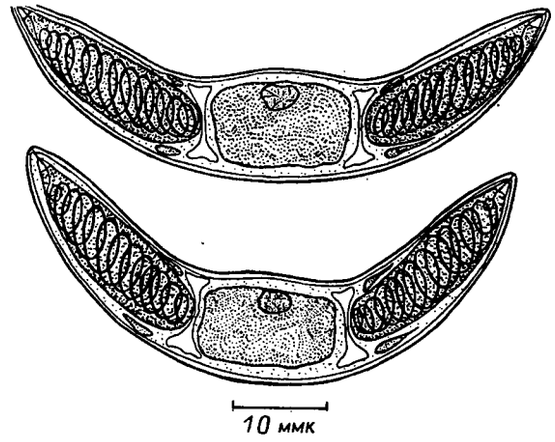


Рис. 175. *Myxidium gigantissimus* (из: Дубина, Исаков, 1976).

новению в них фауны и флоры. Это губительно сказывается на фауне миксоспоридий, примером чему может служить Черное море, где было обнаружено лишь 32 вида миксоспоридий, из них только 28 – морских (в Каспийском море 52 вида). Пока большинство находок миксоспоридий приходится на северный и прибрежные участки Черного моря, т. е. на мелководные районы, где сохранился еще фитобентос.

В открытых же океанических акваториях каждый горизонт водной толщи содержит свою, характерную только для него фауну. Мы уже указывали, что в пелагиали сосредоточились виды, споры которых тем или иным образом приспособлены к парению. Здесь же отметим, что те виды миксоспоридий, которые характерны для более глубоких горизонтов, также должны обладать парящими спорами, однако приуроченными к другим глубинам. Так, в гладкоголовых (сем. Alepocephalidae) из родов *Alepocephalus* и *Xenodermichthys* кроме различных видов *Myxidium* встречаются представители характерного для них рода – *Palliatus* (рис. 174). Крупные размеры спор, снабженных большими полярными капсулами – самым тяжелым компонентом спор, – обеспечивают пребывание этих спор на глубоких горизонтах (от 480 до 1200 м). С другой стороны, необходимость держаться не ниже этого слоя обеспечивается наличием парашютообразного плаща из тонкой мембраны, образующейся на створках (Шульман и др., 1979). Для гладкоголовых характерен и *Myxidium gigantissimus*, обладающий самыми крупными для данного рода спорами (Дубина, Исаков, 1976) (рис. 175). Их размеры достигают 97.5 мкм, в то время как длина полярных капсул равна 30 мкм, что превышает размеры спор обычных представителей данного рода. Это нельзя не рассматривать как адаптацию к более глубоким горизонтам.

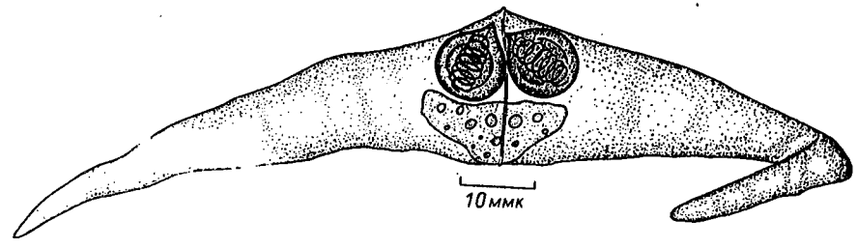


Рис. 176. Споры *Ceratomyxa schulmani* (из: Дубина, Исаков, 1976).

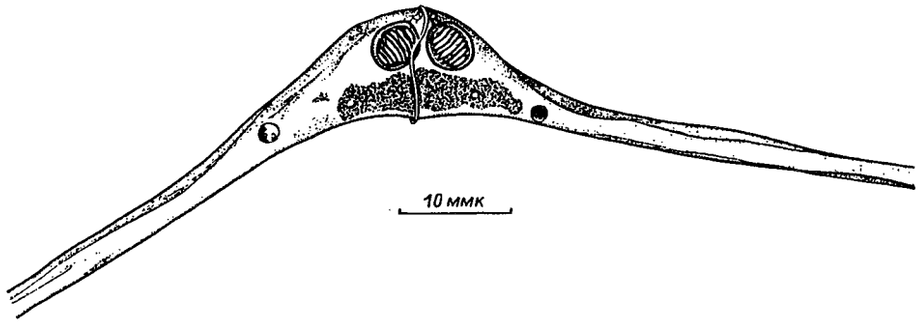


Рис. 177. Споры *Ceratomyxa tenuispora* (из: Ковалева, Гаевская, 1983).

Заслуживает упоминания найденная у гладкоголовов (*Alepocephalus*) *Ceratomyxa schulmani*, для которой характерны крупные размеры спор (толщина 100–120 мкм) и полярных капсул (7–11 мкм) (рис. 176).

Гигантские размеры характерны для миксоспоридий других батипелагических рыб. Так, у угольной сабли-рыбы (*Aphanopus carbo*) на большой глубине (около 700 м) обнаружена *Ceratomyxa tenuispora*, обладающая еще более крупными спорами, чем *Ceratomyxa schulmani* (рис. 177) (Kabata, 1960; Гаевская, Ковалева, 1980в). Наконец, самые большие размеры имеют споры *Ceratomyxa maxima* (рис. 178), обнаруженной в бериксе (*Berix splendeus*) – типичной батипелагической рыбе. И здесь наблюдаются крупные размеры спор и полярных капсул. Заметно бóльшие размеры спор этого паразита, найденного у берикса, которого поймали на глубине 990 м в районе Срединно-Атлантического хребта, по сравнению со спорами, взятыми из берикса в районе Гвинейского залива и Китового хребта на глубинах 220–545 м (табл. 9), свидетельствуют о том, что это один из важнейших путей адаптации к пребыванию в глубоких слоях воды.

Таким образом, крупные размеры споры *Ceratomyxa*, и особенно их полярных капсул, как мы уже отмечали, обеспечивают пребывание спор на больших глубинах, в то время как уменьшение плотности, связанной с крупными размерами створок, бóльшая часть которых ничем не заполнена, а также сильное удлинение створок, увеличивающее их поверхность, способствуют парению именно в тех же горизонтах, где обитает их хозяин. Наконец, для представителей сем. Macruridae,

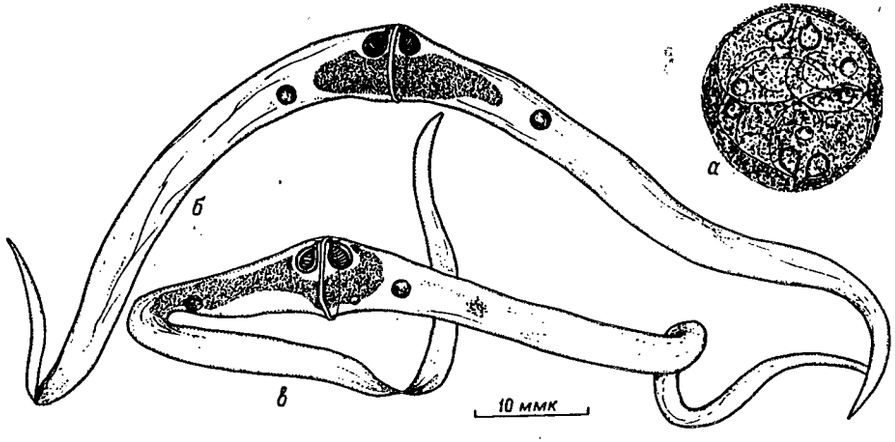


Рис. 178. Споры *Ceratomyxa pacifica* (из: Ковалева, Гаевская, 1983).

а – плазмодий, *б*, *в* – споры.

Таблица 9

Размеры спор и полярных капсул *Ceratomyxa maxima* из различных глубин Атлантического океана (в мкм)

Показатель	Глубина (в м)	
	990	220–545
Длина споры	16–16.5	10.7–12.8
Толщина споры	470–740	292–476
Ширина споры	12.8–13.9	10.7–11.2
Длина полярных капсул	7.5–8.5	5.3
Диаметр полярных капсул	5.3	4–4.3

распределяющихся по всем глубоководным хребтам Мирового океана на глубине 400–1200 м, и для *Genipterus* из района Новой Зеландии характерен представитель рода *Auerbachia* (рис. 50), открытый Мегличем (Meglitsch, 1968). Споры, расширенные на переднем полюсе и суженные на заднем, имеют единственную крупную полярную капсулу и своим обликом несколько напоминают авиабомбу. Очевидно, такая форма споры обеспечивает ее быстрое опускание, не сопровождающееся значительным сносом, что очень важно для заражения макрурусов, обитающих именно на подводных хребтах.

Весьма характерна для макрурусов почти всех глубоководных хребтов группа сходных видов *Mixydium* типа „coryphaenoidium". Исключение составляют лишь макрурусы Берингова и Охотского морей, что свидетельствует об их изоляции.

В общем же для большинства миксоспоридий морских глубоководных рыб характерны крупные размеры спор, а часто и сильно выраженный гигантизм. Это обычно сочетается с хорошо выраженной адаптацией к парению на определенных горизонтах.

Что касается других морских рыб, как донных, так и пелагических, то их характеризует сильная зараженность представителями самых разнообразных родов миксоспоридий, споры которых прекрасно адаптированы к пребыванию на разных горизонтах. Пока остается необъясненной приуроченность представителей рода *Parvicapsula* к придонным рыбам, ибо внешний облик спор, их размеры и размеры полярных капсул никак не свидетельствуют об адаптации к опусканию. По-видимому, мы не смогли учесть какие-то еще не замеченные нами особенности их морфологии и экологии, обеспечившие приуроченность этих паразитов к придонным рыбам. Однако не исключено, что полное или почти полное отсутствие специализации к парению или к быстрому опусканию дает возможность спорам сем. Parvicapsulidae (роды *Parvicapsula* и *Neoparvicapsula*) оставаться на дне около своих малоподвижных придонных хозяев независимо от глубины акватории.

5.10. Изменчивость спор

Каждому, кто изучает миксоспоридий, неизбежно приходится сталкиваться с исключительной изменчивостью размеров и формы их спор, подчас сильно затрудняющей определение видовой принадлежности этих паразитов. Этому очень интересному явлению в данной монографии посвящена специальная глава (см. гл. 11). Здесь мы остановимся лишь на адаптивном характере изменчивости, в той или иной степени способствующей попаданию в хозяина.

Шульман (1966) указывал, что изменчивость спор миксоспоридий может иметь большое значение, поскольку обусловливает экологическую пластичность видов, позволяя им занять различные экологические ниши. Так, простое изменение

размеров споры, не говоря уже об изменении формы, отражается на ее способности к парению. *Myxobolus muelleri* благодаря меньшим размерам полярных капсул (меньше половины длины споры), по-видимому, находится близко к границе или на самой границе между видами с быстро опускающимися и промежуточными по скорости опускания спорами. Кроме того, споры данного вида, отличающиеся широкой вариабельностью, получают возможность широкого распространения как у рыб, берущих пищу со дна водоема, так и у рыб, берущих ее из толщи воды. Это и определяет очень большой круг хозяев *M. muelleri* и его широкое распространение по всем водоемам Голарктики – свыше 60 видов рыб, относящихся не только к разным родам, но и семействам, и даже отрядам. Большой вариабельностью отличаются и другие широко распространенные виды: *Myxobolus musculi, M. bramae, M. ellipsoides, M. carassii, Zschokkella nova* и др.

В отношении *Zsch. nova* представляют значительный интерес работы карельских паразитологов (Иешко, 1981; Иешко, Голицына, 1982; Иешко и др., 1983). Этот паразит отмечен для более чем 40 видов и подвидов рыб, в основном карповых, что не исключает, однако, паразитирования его на представителях других семейств и отрядов: ручьевая форель, сиг, ряпушка (Salmonidae), окунь, ерш (отр. Perciformes), лобан, сингиль (отр. Mugiliformes) и др. Тщательное исследование размеров спор и их частей от разных хозяев разного возраста, вскрытых в разные сезоны, дали следующие результаты. В большинстве случаев выявленные различия носили случайный характер и не были связаны ни с сезоном, ни с различными биологическими показателями хозяина (возраст, пол, масса, стадия зрелости). Таким образом, в пределах одного вида хозяина изменчивость не имеет закономерного характера. Достоверные различия обнаружены лишь при сравнении спор, взятых от разных видов рыб, в той или иной степени приуроченных к разным горизонтам. Они отличаются друг от друга по двум ведущим параметрам: длине спор и диаметру стрекательных капсул. Споры из уклеи (типичного планктофага) имеют меньшую длину и капсулы с меньшим диаметром. И то, и, особенно, другое обусловливает меньшую массу споры. С другой стороны, уменьшение размеров связано с увеличением относительной поверхности. Все вместе взятое способствует уменьшению скорости опускания спор, что нельзя не рассматривать как адаптацию к планктофагам. Споры, взятые из леща, отличаются бóльшими длиной и диаметром полярных капсул, что свидетельствует о более высокой скорости их опускания на дно и в конечном итоге об адаптации к типичным бентофагам. Споры из плотвы занимают по вышеперечисленным параметрам промежуточное положение, хотя при этом их отличия от спор леща недостоверны. По мнению авторов, плотва, беря пищу и со дна, и из толщи воды, заражается как теми, так и другими спорами.

Для проверки этого предположения была определена с помощью интерференционного микроскопа удельная плотность спор *Zsch. nova* из тех же хозяев. И по этому параметру, уже непосредственно связанному со скоростью опускания спор, были получены аналогичные результаты: наименьшей удельной плотностью обладают споры из уклеи, наибольшей – из леща, а споры из плотвы заняли промежуточное положение, хотя достоверных различий между спорами плотвы и леща не выявлено. Все это свидетельствует об определенной тенденции *Zsch. nova* к образованию двух популяций, отличающихся гидростатическими свойствами спор и связанной с этим приуроченностью к рыбам из разных горизонтов. Первая из них приурочена к уклее, вторая связана с лещом и частично плотвой, поскольку на последней встречаются, по-видимому, и представители первой популяции.

Как уже отмечалось, размеры йодофильной вакуоли у многих видов миксоспоридий подвержены значительным колебаниям. Поскольку йодофильная вакуоль утяжеляет спору, изменчивость ее не может не усилить разброс скорости

опускания последней. К тому же расходование гликогена вызывает изменение размеров йодофильной вакуоли во времени (Galinsky, Meglitsch, 1970; Подлипаев, 1974). По мнению Подлипаева (1974), это также отражается на скорости опускания даже одной и той же споры. Возможно, именно поэтому многие представители сем. Myxobolidae, характеризующегося наличием йодофильной вакуоли, имеют очень широкий круг хозяев.

По-видимому, увеличение длины хвостовых отростков у спор *Henneguya cutanea, H. lobosa, Myxobilatus legeri* из водохранилища, о котором мы упоминали в специальном разделе (5.6, с. 197), связано с отбором в сторону образования популяций с удлиненными хвостовыми отростками.

Не исключено, что появление карликовых форм *Henneguya cutanea* f. *nanum* на уклее из Невской губы (Догель, Петрушевский, 1933а, 1933б), *H. oviperda* f. *alburni* на уклее из Пертозера (Петрушевский, Быховская, 1935), *H. psorospermica* var. *minor* на судаке из Онежского озера (Петрушевский, 1940) или крупных форм *H. lobosa* f. *major* на щуке из оз. Резна (бассейн Зап. Двины (Шульман, 1962)), оз. Большой Иван (бассейн р. Ловать (Калецкая, 1958)), *H. psorospermica* на окуне из оз. Гусиное (бассейн оз. Байкал (Шагдуров, 1977)) имеет также местное (возможно, временное) адаптивное значение.

Ярким примером адаптации спор одного и того же вида миксоспоридий к разным глубинам может служить *Ceratomyxa maxima*, паразитирующая у батипелагической рыбы берикса (Гаевская, Ковалева, 1980в), у которого на большей глубине (800–900 м) встречаются гигантские споры, в 2–3 раза превышающие размеры спор, обнаруженных на глубине 240–400 м (с. 206–207). Здесь изменчивость размеров спор способствует освоению различных горизонтов океана.

Вопрос о значении изменчивости спор миксоспоридий несомненно нуждается в более углубленной разработке. Однако приведенные нами примеры достаточно убедительно свидетельствуют о ее большой адаптивной роли.

Как бы ни была велика роль всех перечисленных выше экологических факторов, как абиотических, так и биотических, их лимитирующее или стимулирующее влияние на зараженность определенных видов рыб миксоспоридиями проявляется лишь опосредованно. Во всех случаях на первый план выходят основные для миксоспоридий экологические факторы: скорость опускания спор и способ приема рыбами пищи. Такое положение связано с двумя особенностями миксоспоридий: пассивным способом попадания их спор в хозяина и способом заражения рыб, осуществляемым лишь путем заглатывания спор.

Данные о том, что у некоторых видов миксоспоридий споры становятся инвазионными только по прошествии определенного времени, не снимают вопроса о зависимости заражения хозяев-рыб от степени адаптации спор к парению. Даже после опускания на дно флотирующие споры будут легче подниматься турбулентным течением и вертикальными токами воды, чем быстроопускающиеся.

Об этом свидетельствует и картина распределения миксоспоридий по их хозяевам. Не случайно виды, споры которых так или иначе адаптированы к парению, составляют основной контингент миксоспоридий, заражающих рыб, которые берут пищу из толщи воды. Также не случайна сильная зараженность бентофагов и фитофагов миксоспоридиями, среди которых преобладают виды с быстро опускающимися спорами. Любое отступление от этой закономерности в большинстве случаев легко объясняется теми или иными конкретными условиями данного водоема и связанными с этим особенностями биологии рыб.

ГЛАВА 6

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА ЗАРАЖЕННОСТЬ РЫБ МИКСОСПОРИДИЯМИ

Из предыдущих глав вытекает, что основное назначение вегетативных форм – адаптация к жизни в хозяине, рост, бесполое размножение и продуцирование спор, а основная функция спор кроме полового процесса – обеспечение возможности существования во внешней среде, расселения и попадания в хозяина.

Соответственно экология и пути адаптаций вегетативных стадий и спор, и даже направление и темпы их эволюции могут не совпадать и проявляться по-разному. Однако это не означает, что пути их эволюции не связаны и не влияют друг на друга. В тех случаях, когда благодаря интенсификации пристеночного пищеварения вегетативные стадии достигают гигантских размеров (*Sphaeromyxa, Auerbachia,* некоторые *Myxidium* и др.), в них формируется огромное количество (сотни тысяч и даже миллионы) спор (Шульман, 1966). Это существенным образом увеличивает вероятность попадания спор в нового хозяина и поэтому не стимулирует специальной адаптации спор к расселению и заражению хозяев. Возникает парадоксальная картина, когда у миксоспоридий с далеко продвинутыми в эволюционном отношении вегетативными формами оказываются самые примитивные споры. С другой стороны, слабое развитие вегетативных стадий, ограничивающее продукцию спор, создает ситуацию, при которой возникает острая необходимость в их совершенствовании и специализации. За счет этой специализации и совершенствования увеличивается возможность попадания последних в хозяина.

В некоторых случаях, однако, строение спор может косвенным образом повлиять и на характер вегетативных стадий. Прочность и устойчивость к раскрыванию у спор Platysporina, имеющих линзообразную форму, является одним из факторов, обеспечивающих возможность существования в тканях, где вегетативные формы и созревающие в них споры подвергаются значительному давлению. Изобилие питательного субстрата в тканях по сравнению с желчным и мочевым пузырями создает предпосылки для развития крупных и даже гигантских вегетативных форм, что резко увеличивает продукцию спор. Такая взаимосвязь двух стадий жизненного цикла миксоспоридий не исключает, однако, того очевидного факта, что в адаптации к внешней среде основную и непосредственную роль играют споры. Именно от их формы и внутреннего устройства зависит возможность существования зародыша в тех или иных гидрологических условиях и попадание его в определенных хозяев.

Одни и те же факторы могут по-разному воздействовать на споры и вегетативные стадии, из чего слагается большая или меньшая возможность заражения рыбы миксоспоридиями.

Данная глава посвящена именно общему влиянию разных экологических факторов на различные этапы жизненного цикла миксоспоридий, что в той или иной степени увеличивает или уменьшает возможность инвазии.

6.1. Факторы внешней среды

6.1.1. Осушение водоемов

Рассматривая влияние колебаний уровня водоемов (см. раздел 5.6), мы отмечали, что споры миксоспоридий очень чувствительны к пересыханию. Действительно, будучи паразитами водных позвоночных, они очень слабо адаптированы к пребыванию на суше. Даже их споры, хорошо предохраняющие амебоидный зародыш от механических повреждений и влияния некоторых химических реагентов, в большинстве случаев не переносят высыхания. В этом отношении значительный интерес представляют наблюдения Алигаджиева (1969а, 1969б). По его данным оз. Мектеб в бассейне р. Сулак после двухлетнего осушения в 1961 г. было снова обводнено. Вместе с водой в озеро проникли рыбы и беспозвоночные. При исследовании в 1962 г., т. е. на второй год после обводнения, миксоспоридии отсутствовали. При исследовании в 1964 г., т. е. через три года после залития водоема, было обнаружено 10 видов миксоспоридий. По-видимому, в Мектеб вместе с водой зашли рыбы, уже зараженные миксоспоридиями. Однако в первые годы новое заражение рыб этими паразитами было столь мизерным, что его не улавливали при обычных нормах паразитологических вскрытий. Лишь через три года, после накопления существенного количества спор в новом для данных паразитов водоеме, зараженность рыб увеличилась настолько, что стала заметной даже при сравнительно небольшом числе вскрытий.

Из этих наблюдений можно сделать вывод, что осушение (особенно длительное) ложа водоемов приводит к полному уничтожению всей фауны миксоспоридий. При вторичном вселении рыб во вновь образовавшийся водоем миксоспоридии сравнительно медленно восстаналивают свою численность. Обычный уровень заражения возникает лишь по прошествии определенного, иногда весьма длительного промежутка времени. Это обстоятельство используют в прудовых хозяйствах. Осушение и летование прудов является одним из методов борьбы с миксоспоридиозами. Лишь отдельные виды миксоспоридий служат исключением из этого общего правила. Споры *Myxobolus ellipsoides* сохраняют способность к экструзии полярной нити после многомесячного высушивания (Thélocan, 1895), а споры *M. aeglefini* – даже после двухлетнего высушивания (Auerbach, 1909b, 1909c, 1910c). Экструзию у спор *M. muelleri* наблюдали после 35-суточного содержания на сухих мазках (Lom, 1964). К сожалению, эти примеры нельзя считать достоверными, ибо способность полярных капсул к выстреливанию полярной нити – еще не свидетельство жизнеспособности амебоидных зародышей. Наиболее устойчивы к высыханию споры *Myxosoma cerebralis,* которые сохраняли инвазионность и вызывали вспышку заболевания даже после продолжительного летования прудов: 22-месячного (Hoffman et al., 1962) и 12-летнего (Plehn, 1924), что связано с длительным сохранением костной, а возможно, и иной гниющей ткани, где могли находиться споры.

В связи с этим при борьбе с вертежом форели рыбоводы вынуждены сочетать летование прудов с применением хлорной извести и цианистого кальция (Успенская, 1957а, 1957б, 1959; Hoffman, Putz, 1969, 1971; Hoffman, O'Grodnik, 1977).

6.1.2. Изменение солевого режима

Солевой режим водоема оказывает существенное влияние на миксоспоридий. Об этом свидетельствует тот факт, что миксоспоридии довольно резко распадаются на 2 группы – морские и пресноводные. К морским миксоспоридиям относится

весь отряд Multivalvulida, а среди Bivalvulida – роды с наиболее примитивными спорами *Sphaeromyxa, Aurbachia, Meglitschia,* роды с наиболее примитивными вегетативными формами *Ceratomyxa* и *Leptotheca* (за исключением нескольких видов), роды *Sinuolinea, Noblea, Ortholinea, Myxoproteus, Coccomyxa, Davisia, Bipteria, Neobipteria, Schulmania, Alatospora, Pseudoalatospora, Fabespora, Palliatus, Parvicapsula, Neoparvicapsula.* К пресноводным миксоспоридиям относятся почти все представители (за исключением небольшого числа видов) подотряда Platysporina – *Myxosoma, Hoferellus, Myxobolus, Henneguya, Thelohanellus, Agarella, Myxobilatus, Phlogospora, Neohenneguya, Dicauda, Unicauda,* а также *Neomyxobolus* (подотряд Bipolarina), *Caudomyxum* и *Wardia* (подотряд Eurysporina).

Представители родов *Myxidium, Myxobilatus, Sphaerospora, Chloromyxum* и *Zschokkella* встречаются как в морской, так и в пресной воде. Все же каждый вид, как правило, является или морским, или пресноводным. Количество морских и пресноводных представителей каждого рода приведено в табл. 10. Такое деление не исключает возможности большей или меньшей эвригалинности определенных видов, позволяющей им существовать в условиях необычного для них солевого режима.

Впервые влияние осолонения на пресноводных миксоспоридий было прослежено Догелем и Быховским (1934, 1939) в Аральском и Каспийском морях. Сравнивая результаты исследования в морях и дельтах крупных, впадающих в них рек, они отметили сильное обеднение фауны пресноводных миксоспоридий в морских акваториях. В Каспийском море, в его южной, наиболее осолоненной части (район о. Сара), обнаружено всего 6 чисто пресноводных и 4 солоноватоводных вида, более приспособленных к существованию в море. В то же время в устье Волги ими было найдено 13 видов. Наши исследования увеличили это число до 28. Более точные данные были получены Кандиловым (1964). Учитывая, что о. Сара (ныне полуостров) расположен на расстоянии более 700 км от дельты Волги и находится в иной климатической и зоогеографической зоне, он использовал для сравнения нижний 75-километровый участок р. Куры (от Мингечаурского водохранилища до устья). В этом участке Куры число пресноводных видов оказалось заметно бо́льшим (24), чем в море. Всего же для бассейна Куры известно 40 видов миксоспоридий.

Еще более глубокое исследование по влиянию осолонения на миксоспоридий провел Газимагомедов (1970б). По его данным, пресноводные виды составляют основную массу миксоспоридий Каспийского моря. Наибольшее количество их было встречено в сильно опресненном Аграханском заливе (37 видов). Далее следует район о. Тюлений из Северного Каспия (соленость воды колеблется от пресной до 6 ‰) – 30 видов (рис. 179). Также небольшое число видов (27) встречено и в районе п-ова Пешной (устье р. Урал). Здесь, как уже отмечалось (раздел 5.4), определенное лимитирующее влияние оказало сильное течение р. Урал.

Заметно слабее (13 видов) заражены миксоспоридиями рыбы из среднего Каспия (район Самур–Каякент), где осолонение колеблется между 12 и 14 ‰. То же наблюдали в двух пунктах южного Каспия – районе о. Огурчинский и Большого Кировского залива (соленость 8–13 ‰) – соответственно 7 и 5 видов. В Малом же Кзылагачском заливе, куда впадает Кура, вода опреснена и число пресноводных видов возрастает до 11.

Эта закономерность не менее четко проявляется в зараженности одних и тех же видов рыб, взятых из разных районов. Так, зараженность сазана отдельными видами миксоспоридий в Аграханском заливе может достигать 76.3, в районе п-ова Пешной 73.3 %, в то время как около о. Огурчинский экстенсивность инвазии составляет 7.1, а в Кировском заливе 24.8 %. Жерех в Аграханском заливе может быть заражен на 68.8, в районе п-ова Пешной на 100, а возле о. Огурчинский

Таблица 10

Количество морских и пресноводных видов в отрядах, подотрядах и родах миксоспоридий

Таксон	Количество видов		Всего в отрядах и подотрядах
	морских	пресноводных	
I. Отр. Bivalvulida	**357**	**675**	**1032**
1. Подотр. Sphaeromyxina	**29**	–	**29**
Sphaeromyxa	27	–	
Auerbachia	1	–	
Meglitschia	1	–	
2. Подотр. Bipolarina	**122**	**93**	**215**
Sinuolinea	12	–	
Ortholinea	6	–	
Davisia	14	–	
Myxoproteus	21	–	
Noblea	1	–	
Bipteria	3	–	
Neobipteria	1	–	
Schulmania	5	–	
Palliatus	3	–	
Myxidium	45	66	
Coccomyxa	2	–	
Zschokkella	9	23	
Neomyxobolus	–	4	
3. Подотр. Eurysporina	**193**	**122**	**315**
Leptotheca	40	5	
Ceratomyxa	106	2	
Parvicapsula	6	–	
Neoparvicapsula	2	–	
Sphaerospora	10	34	
Wardia	–	3	
Chloromyxum	17	52	
Caudomyxum	–	2	
Alataspora	8	–	
Pseudalatospora	1	–	
Fabespora	2	–	
Myxobilatus	1	22	
Podospora	–	2	
4. Подотр. Platysporina	**13**	**460**	**473**
Hoferellus	–	4	
Myxobolus	8	253	
Spirosuturia	–	1	
Unicauda	–	3	
Dicauda	–	1	
Henneguya	4	98	
Phlogospora	–	1	
Neohenneguya	–	1	
Tetrauronema	–	1	
Trigonosporous	–	1	
Thelohanellus	–	22	
Myxosoma	1	73	
Agarella	–	1	
II. Отр. Multivalvulida	**60**	–	**60**
Trilospora	3	–	
Unicapsula	6	–	
Kudoa	46	–	
Pentacapsula	3	–	
Hexacapsula	2	–	
Итого в отрядах	**417**	**675**	**1092**

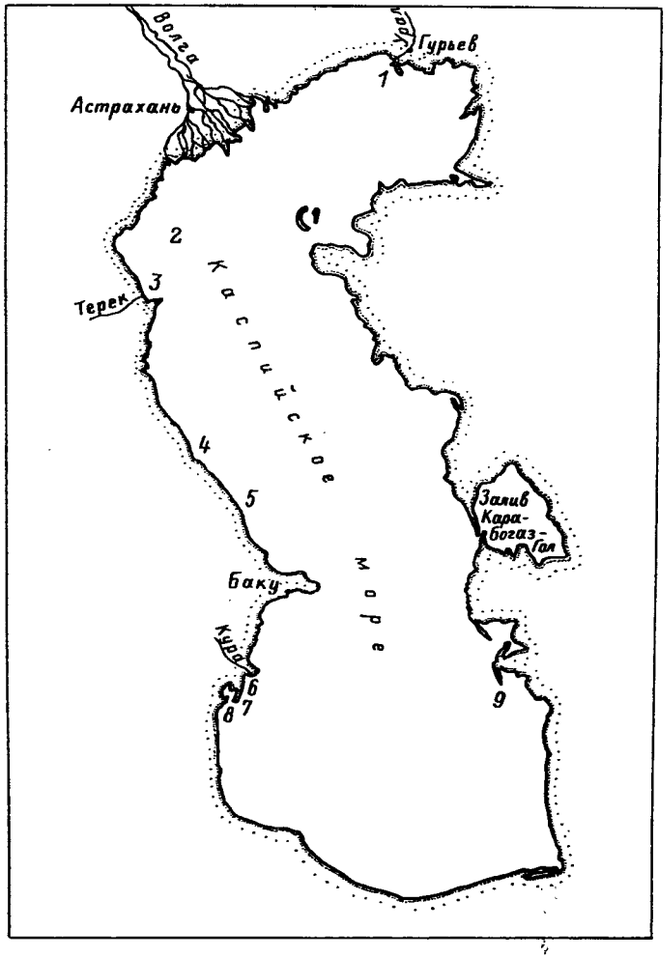


Рис. 179. Карта-схема Каспийского моря.

1 — район п-ова Пешной, *2* — район о. Тюлений, *3* — район Аграханского залива, *4* — район Каякента, *5* — район устья р. Самур, *6* — район Кызылагачского залива, *7* — район о. Сара, *8* — район зал. им. Кирова, *9* — район о. Огурчинский.

не более 50 %. Наконец, окунь в Аграханском заливе заражен на 20 %, в то время как в районе Самур–Каякента он оказался свободным от миксоспоридий.

Еще сильнее влияние осолонения на фауну миксоспоридий сказалось в Аральском море. Здесь в осолоненном участке Догель и Быховский (1934) не обнаружили ни одного вида миксоспоридий, в то время как в дельте Амударьи (Муйнак) было найдено 16 видов. Эти данные подтверждены более поздними исследованиями Османова (1959, 1964, 1966в, 1971). В пределах осолоненных участков Аральского моря он только 2 раза обнаружил миксоспоридий: *Myxobolus musculi* на аральском усаче и *Henneguya psorospermica* на щуке. Поскольку эти паразиты богато представлены у данных рыб в реках и опресненных участках моря, можно с большой долей вероятности предполагать, что заражение рыб произошло в реках, после чего эти паразиты были занесены в море своими хозяевами. Таким образом, воды Аральского моря оказывали заметно более губительное влияние на миксоспоридий, чем воды Каспийского моря. По мнению Дубинина (1948), степень воздействия

осолонения на паразитофауну в значительной мере зависит от состава солей. Для вод Арала характерно богатство сульфатов магния и кальция, что, по-видимому, небезразлично для миксоспоридий.

Столь же губительное воздействие на миксоспоридий наблюдается и в некоторых осолоненных озерах. В оз. Балхаш отмечен лишь 1 вид – *Myxobolus bramae,* да и то в опресненном его участке (Максимова, 1962). Нет миксоспоридий в оз. Иссык-Куль и Алакульских озерах (Агапова, 1966).

Шульман (1959а) наблюдал заметное количественное обеднение фауны пресноводных миксоспоридий в Рижском заливе в районе Рижского взморья, где было обнаружено только 5 видов: *Zschokkella nova, Myxobolus bramae, M. oviformis, M. ellipsoides* и *Henneguya creplini.* Всего на 80 исследованных рыбах было отмечено 9 случаев заражения, в то время как уже в устье Западной Двины обнаружено 13 видов миксоспоридий при 69 случаях заражения на 237 вскрытых рыбах. При этом следует учитывать, что осолонение в районе Рижского взморья сравнительно небольшое – около 5 ‰. Влияние осолонения на паразитофауну рыб, и на миксоспоридий в частности, имело место и на Барабинских озерах (Быховский, 1936). Однако здесь оно проявилось в более завуалированном виде. В осолоненных озерах Большие и Малые Чаны почти не произошло качественного обеднения состава миксоспоридий. Здесь обнаружено 6 видов миксоспоридий, в то время как в пресных озерах Сартлан, Убинское и др. 7 видов. Однако 4 вида встречались в осолоненных озерах в небольших количествах. Процент заражения ими тех или иных видов рыб колебался от 4 до 8.8 (*Myxobolus muelleri, Myxosoma dujardini, Myxidium rhodei, Myxobolus ellipsoides*). Только 2 наиболее эвригалинных вида, *Myxobolus bramae* и *M. dispar,* давали более высокий процент заражения. Заражение взрослой плотвы из оз. Малые Чаны *M. dispar* достигало даже 72 %. Таким же сильным было заражение взрослой плотвы *M. bramae* из оз. Большие Чаны.

Что касается неосолоненных водоемов, то здесь почти для всех видов миксоспоридий (даже эвригалинных), за исключением *M. ellipsoides,* характерны более высокие показатели зараженности. Кроме того, миксоспоридии встречаются в пресных озерах у заметно большего числа видов рыб. В осолоненных озерах миксоспоридиями фактически заражены только 3 вида рыб – плотва, язь и карась. При этом высокий процент заражения миксоспоридиями наблюдался только у наиболее эвригалинной рыбы – плотвы. В неосолоненном же оз. Сартлан высокий процент заражения миксоспоридиями наблюдался у плотвы, карася, линя, щуки.

Влияние осолонения на миксоспоридий наблюдается и в реках. Дубинин (1948), исследуя паразитофауну рыб из осолоненных и пресноводного участков степной р. Малый Узень, частично пересыхающей в летний период, отмечал заметное влияние возникающего здесь осолонения на ее качественный и количественный состав. Так, в осолоненных участках отсутствовал такой распространенный паразит щуки, как *Myxidium lieberkuehni.* Отсутствовал и *Myxobolus* sp. (по-видимому, *M. sandrae*) на жабрах судака. В заметно меньших количествах на жабрах щуки встречались *Myxosoma anurum,* а также паразиты плотвы *Myxobolus bramae* и *M. dispar.* Последние два вида давали все же сравнительно высокий процент заражения и в осолоненных участках – соответственно 23.8 и 66.6 %, что свидетельствует о значительной эвригалинности данных видов.

Интересные сведения о влиянии осолонения на миксоспоридий приводит Донец (1964). Исследуя рыб в Днестровском лимане, в пункте, находящемся в переходной части от верхнего опресненного к нижнему осолоненному участку (с. Николаевка), она не обнаружила никакого изменения в зараженности рыб миксоспоридиями. Они почти не отличались по степени зараженности от рыб низовьев Днестра в районе сел Беляевка, Коротное. Это связано с небольшой опресненностью основной части лимана.

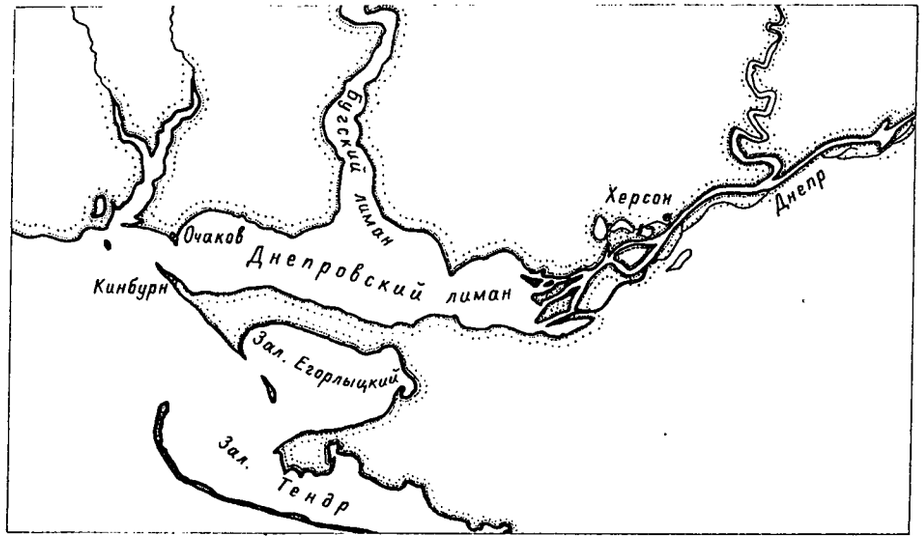


Рис. 180. Карта-схема Днепровского лимана.

Иначе обстоит дело в Днепровском лимане. Османов (1940) указывал на наличие в нем пресноводных видов миксоспоридий, однако он не отметил мест находок этих паразитов. Между тем это обстоятельство весьма актуально для всей системы Днепро-Бугского лимана, так как его большая протяженность, наличие широкой связи с морем, способствующей осолонению, и приток больших масс пресной воды из Днепра и Буга создают предпосылки для образования участков, резко различающихся по своему гидрохимическому режиму. Донец (1963, 1964) проводила исследования в низовьях Днепра в районе Херсона и в трех пунктах Днепровского лимана (рис. 180). Относительно невысокая зараженность рыб в районе Херсона, возможно, связана с течением. В районе с. Кизомыс, расположенном в дельте Днепра, недалеко от устья, наблюдалась сравнительно высокая зараженность рыб миксоспоридиями, что связано с тем, что данный участок лимана сильно опреснен, и лишь в зимние месяцы его придонные слои испытывают незначительное осолонение. В районе с. Станислав, находящегося на северном берегу близ границы между восточным и центральным участками, наблюдалось незначительное уменьшение зараженности рыб миксоспоридиями. По-видимому, здесь осолонение еще слабо сказывалось на миксоспоридиях.

Иная картина наблюдалась в районе с. Прогнои, куда поступала рыба, выловленная из центрального и западного участков лимана, по своему режиму приближающихся к опресненным участкам моря. Здесь имеет место как заметное обеднение видового состава миксоспоридий (11 видов), так и снижение экстенсивности заражения до 25 % при среднем показателе 0.3 заражения на 1 рыбу.

Все эти наблюдения относятся к 1950–1952 гг. Строительство каскада водохранилищ на Днепре уменьшило поступление пресных вод в Днепро-Бугский лиман, в связи с чем можно ожидать, что зараженность рыб пресноводными миксоспоридиями резко уменьшится, а в лимане появятся представители морской фауны. Подтверждением этого предположения служат находки в этом районе типично морских родов *Sphaeromyxa, Ceratomyxa* и *Sinuolinea* (Исков, Каратаев, 1984; Каратаев, Исков, 1984а, 1984б).

Заметное влияние осолонения наблюдается и в устье р. Кубань, несмотря на то что Азовское море по сравнению с Черным сильно опреснено. Общий процент

заражения рыб миксоспоридиями в среднем течении 30.3,[1] а в устье 27 %. В среднем участке обнаружено 26 видов, а в низовьях 19 (Шаова, 1969б, 1969в). Еще более заметно влияние осолонения в Азовском море вблизи устья Кубани. Здесь Шаова (1969б) отмечает 8 видов. В Ахтаринских лиманах Быховский и Быховская (1940) обнаружили 9 видов. При этом даже такой типичный бентофаг, как лещ, обычно сильно зараженный миксоспоридиями, оказался совершенно свободным от них.

Все приведенные выше примеры свидетельствуют о существенном влиянии осолонения на пресноводных миксоспоридий. Не меньшее влияние оказывает на морских миксоспоридий и опреснение. В сильно опресненном Каспийском море сохранилось небольшое число солоноватоводных паразитов морского происхождения. Для Каспийского моря указывают паразитов сельдевых *Sphaerospora caspialosae* и *S. donecae* и паразита бычковых *Ceratomyxa caspia* (Догель, Быховский, 1939; Газимагомедов, 1970б, 1970в). Закономерность распространения этих эвригалинных видов по данной акватории противоположна закономерности распределения пресноводных миксоспоридий: *Sphaerospora caspialosae* и *Ceratomyxa caspia* найдены только у о. Сара (ныне полуострова), т. е. в районе с повышенной соленостью. И лишь *Sphaerospora donecae* была обнаружена не только в осолоненном участке у о. Огурчинский, но и в опресненном Аграханском заливе. Несомненно, что данный паразит занесен сюда из более осолоненных мест своими хозяевами (анчоусовидная и обыкновенная кильки), совершающими длительные миграции.

Аналогичное распределение морских миксоспоридий имеет место и в Черноморско-Азовском морском бассейне: в опресненном Азовском море встречено всего 4 морских вида (*Sphaeromyxa sevastopoli, Myxidium bentophili, Sphaerospora caspialosae, Kudoa nova*), в то время как для Черного моря их известно 26.

В сильно опресненной восточной части Балтийского моря почти не встречаются морские миксоспоридии. Так, в районе о. Готланд у трески был обнаружен *Myxobolus aeglefini* – один из немногих представителей пресноводного рода, ставший настоящим морским паразитом. В районе о. Готланд соленость воды равна примерно 7.5 ‰. Возможно, что такой солености уже достаточно для существования спор этого вида. Вероятнее, однако, предположение, что заражение трески произошло в более осолоненных участках Балтийского моря, т. е. в западной его части. В восточной части Балтики, вплоть до Рижского залива включительно, встречается только 1 настоящий морской вид – *Myxobilatus platessae,* паразитирующий на камбалах. При этом в Балтийском море он встречался как на каменной, так и на речной камбале, а в более опресненном Рижском заливе – только на речной камбале. Однако этот вид относится к роду, имеющему явно пресноводное происхождение.

В наиболее опресненном заливе Белого моря – Двинском обнаружено всего 5 видов морских миксоспоридий, в то время как в Онежском заливе их 9, а в Кандалакшском 14 (Шульман, Шульман-Альбова, 1953).

Все изложенное выше показывает, что изменение солевого режима – фактор, существенно влияющий на состав фауны миксоспоридий и на степень зараженности ими рыб. Как правило, это влияние лимитирующее. Однако почти всегда находятся виды, в той или иной степени выдерживающие изменение солености, что свидетельствует об их эвригалинности.

Список таких паразитов не так уж мал. Чернова (1967, 1969, 1970а, 1970б), изучавшая паразитофауну рыб оз. Палеостоми, которое благодаря связи с морем подвержено резким и частым колебаниям солевого режима (соленость поверхностного слоя меняется в пределах от 0.4 до 8.5, а придонного от 0.5 до 16.5 ‰),

[1] Зараженность рыб миксоспоридиями в среднем участке Кубани сравнительно невысока, так как здесь сказывается лимитирующее влияние быстрого течения.

нашла, что миксоспоридии сравнительно хорошо адаптированы к таким изменениям, о чем свидетельствует наличие здесь 27 видов этих паразитов. Ею отмечено также, что миксоспоридии чаще и в бóльших количествах встречаются у рыб, адаптированных к изменению солености. Стеногалинные виды рыб (лещ, красноперка) слабо заражены этими паразитами: всего 2 вида миксоспоридий при невысокой экстенсивности заражения.[2] У эвригалинной плотвы наблюдается богатый видовой состав миксоспоридий (11 видов) при низкой экстенсивности инвазии (не более 12.5 %). Для морских эвригалинных рыб – лобана и сингиля – при меньшем разнообразии пресноводных видов миксоспоридий характерна высокая зараженность ими: лобан – *Myxosoma circulus* 66.7, *Myxobolus muelleri* 53.3 %; сингиль – *Myxosoma branchialis* 20, *Myxobolus exiguus* 40 %. Кроме этих видов для сингиля Чернова указывает *M. parvus* и *M. rotundus*.

Ряд авторов (Буцкая, 1952; Решетникова, 1954, 1955а, 1955б; Шульман, 1957в, 1966; Донец, 1964; Погорельцева, 1964; Газимагомедов, 1970а, и др.) отмечают для кефалевых Каспийского, Черного, Японского и Желтого морей не только указанных выше паразитов, но и такие типично пресноводные виды, как *Zschokkella nova, Myxobolus aschmerovi, M. cheni, M. parvus*. Причем многие из них встречаются у кефалевых даже в самых осолоненных лиманах, например в северной части Сиваша, где соленость достигает 40 ‰ (Решетникова, 1954, 1955а, 1955б).

Для бычковых рыб Каспийского (Догель, Быховский, 1939; Газимагомедов, 1970б, 1970в) и Черного (Чернова, 1970а, 1970б; Найденова, 1974) морей отмечают наличие пресноводных миксоспоридий. В свою очередь многие морские паразиты легко переносят опреснение в эвригалинных морских хозяевах. Специфичные паразиты эвригалинных солоноватоводных рыб – колюшек (*Sphaerospora elegans, Myxobilatus medius, M. gasterostei* и др.) могут встречаться в водоемах с самым разнообразным солевым режимом: морях, солоноватоводных водоемах, реках, озерах. В данном случае их трудно причислить к какой-то определенной группе. По-видимому, их следует считать солоноватоводными, могущими существовать и в пресной, и в морской воде. На примере типично пресноводных видов – *Myxobolus exiguus, M. muelleri, Zschokkella nova* и *Myxosoma branchialis* – прослеживается начало постепенного освоения морских акваторий.

В отношении редко встречающейся в море *Myxosoma branchialis* можно предположить, что заражение ею произошло в пресных водах. Что же касается трех других видов, особенно *Myxobolus exiguus*, давшей высокий процент заражения (иногда 100 %), то можно считать, что кефаль заглатывает их споры уже в самом море.

Многие пресноводные виды миксоспоридий, используя наиболее эвригалинных пресноводных рыб, проникли в Каспийское море, где составили основное ядро его миксоспоридной фауны. Сравнительно большое число пресноводных видов, отмеченных нами выше, перешло к паразитированию на эвригалинных морских рыбах – кефалевых, бычковых и других. В пределах Каспийского моря из пресноводных миксоспоридий возникли солоноватоводные виды – *Myxobolus saidovi, M. alievi* и *Henneguya chaibulajevi* (Газимагомедов, 1970б, 1970в).

Наконец, представитель типичного пресноводного рода *Myxobolus, M. aeglefini* стал уже настоящим океаническим паразитом, приуроченным к тресковым, отличающимся своей эвригалинностью. Адаптированность *M. aeglefini* к жизни в море достигла такой степени, что его споры погибают после более чем 12-часового пребывания в пресной воде (Auerbach, 1907a, 1909c). Морскими же паразитами стали и *Myxobolus najdenowae* из бычка-травяника (Найденова, 1974), *M. marinus* из угря

[2] Возможно, именно из-за своей стеногалинности лещ из Ахтаринских лиманов был свободен от миксоспоридий (Быховская, Быховский, 1940).

(Исакова-Кео, 1952), *M. petruschewsky* из чукотского керчака (Жуков, 1962). Все три хозяина – эвригалинные виды. В дальнейшем в море возможен переход и на стеногалинных хозяев.

По любезному сообщению В. К. Красина, им недавно обнаружен новый вид из рода *Myxobolus* – *Myxobolus* sp., паразитирующий у ската, который ведет прибрежный образ жизни, но не является эвригалинным. Это единственный случай полной адаптации представителя типичного пресноводного рода к морским хрящевым видам.

С другой стороны, миксоспоридии, развиваясь без смены хозяев, паразитируют только в костистых рыбах и близких к ним группах водных позвоночных, т. е. в животных, обладающих хорошо развитой системной осморегуляцией, позволяющей сохранять внутри организма более или менее постоянный ионный состав. Это обстоятельство, по мнению Шульмана (1957а, 1966), способствует большей устойчивости их паразитов к изменению солевого режима. По-видимому, слабо защищенные вегетативные формы миксоспоридий более чувствительны к изменению солености, чем споры. Поэтому наиболее благоприятные условия для существования в водоемах с необычным для них солевым режимом они находят на эвригалинных рыбах, лучше сохраняющих в своем организме постоянство внутренней среды. Эти эвригалинные хозяева способствуют адаптации пресноводных миксоспоридий к морю и дают им возможность существовать в самых осолоненных лиманах, режим которых неблагоприятен даже для многих типично морских форм.

Столь хорошо развитая адаптированность миксоспоридий к различным солевым режимам и их изменению, по-видимому, не случайна. Створки спор, как отмечалось выше, хорошо защищают амебоидный зародыш от химического воздействия внешней среды, вследствие чего миксоспоридии сравнительно легко переносят изменения солености. Например, споры пресноводного вида *Myxobolus lintoni* могут без заметного для себя ущерба существовать 10 сут в морской воде (Linton, 1901), а споры паразитирующих на *Fundulus heteroclitus, Myxidium folium, Myxosoma subthecalis, M. funduli, Myxobolus bilineatum* имели одинаковую продолжительность жизни как в пресной воде, так и в 1 %-ном растворе поваренной соли (Bond, 1938). Более подробно этот вопрос освещен в гл. 5 (раздел 5.8).

Таким же путем происходит освоение морскими миксоспоридиями пресноводных хозяев. *Ceratomyxa caspia*, паразит эвригалинных бычковых, сумел сохраниться в Каспийском море, хотя и был найден пока только в наиболее осолоненных участках этого солоноватоводного бассейна. Паразиты килек *Sphaerospora donecae* и сельдевых *S. caspialosae* вместе со своими хозяевами проникают и в самые опресненные участки этой акватории. Другой паразит сельдевых – *S. caudata* не только проникает вместе с хозяевами в опресненные водоемы, но и сохраняется в некоторых из них (оз. Комо) в качестве морского реликта. Наконец, 2 представителя обширного морского рода *Ceratomyxa* перешли на пресноводных хозяев: *C. shasta* паразитирует на лососевых, для которых характерна большая эвригалинность, а *C. hongzensis* на *Pseudobagrus rubiginosus* (сем. Bagridae) (Hsieh Shing-ren, Chen Chih-leu, 1984b).

Если принять точку зрения Шульмана (1966), что исходными хозяевами миксоспоридий были морские костистые рыбы, то можно себе представить, что переход их на пресноводных рыб шел также путем использования эвригалинных хозяев. Наличие в составе многих родов миксоспоридий как морских, так и пресноводных видов свидетельствует о том, что этот процесс осуществляется широким фронтом.

Таким образом, солевой режим водоема не только обеспечивает определенный состав и численность фауны миксоспоридий, но и служит мощным фактором, определяющим направление адаптации и эволюции миксоспоридий.

6.1.3. Температура воды

Хотя температура воды является одним из существенных факторов, влияющих на экологию и распространение гидробионтов, ее влияние на миксоспоридий сравнительно слабо изучено. Выше мы уже отмечали, что температура воды, изменяя ее вязкость, существенно влияет на скорость опускания спор, что обусловливает преимущественное попадание их в того или иного хозяина. Однако воздействие температуры на миксоспоридий более многосторонне.

Как отметила Шаова (1969в), спорообразование у *Myxobolus obesus* приурочено к температурам 14.7–18, а у *M. elegans* – 8–14.7 °С. Благодаря этому оно в годы с разным температурным режимом весны сдвигается на более ранние или более поздние сроки. В значительной степени температура может оказывать влияние и на скорость развития миксоспоридий. По данным Шеперклауса (Schäperklaus, 1931), мальки форели, выращиваемые в пруду при температуре 20–25 °С, заболевали вертежом, возбудителем которого является *Myxosoma cerebralis,* на 46-й день после посадки, в то время как при 15 °С – лишь на 50-й день. Таким образом, повышение температуры увеличивает скорость развития этого паразита.

По данным Юнчиса и Чернышевой (1977), продолжительность жизненного цикла *Chloromyxum fluviatile* у плотвы при зимних температурах резко увеличивается. Если в июне и в июле она равняется соответственно 14 и 45 дням, то зимой этот срок увеличивается до 75 дней. Обращает на себя внимание тот факт, что в июле, т. е. в самое жаркое время, цикл был более продолжителен, чем в июне. По мнению авторов, в данном случае заметную роль играет интенсивность обмена веществ. Она существенно снижается как при сильном повышении, так и при заметном снижении температуры. Соответственно оба случая отступления от температурного оптимума приводят к одному результату – снижению скорости развития паразита. По-видимому, такого рода влияние температуры на скорость развития проявляется если не у всех, то у большинства миксоспоридий. Однако данных по этому вопросу пока чрезвычайно мало.

Повышение температуры влияет, по-видимому, и на скорость метаболических процессов паразитов. Как мы уже отмечали, с повышением температуры в экспериментальных условиях заметно увеличивается скорость расходования гликогена в йодофильной вакуоли амебоидного зародыша: вначале гликоген диффундирует в цитоплазму, а затем утилизируется амебоидным зародышем (Galinsky, Meglitsh, 1970; Подлипаев, 1974; Подлипаев, Шульман, 1978). Наконец, температура может определять и среди заражения рыб некоторыми миксоспоридиями. По данным Б. С. Шульмана (1985), заражение окуня *Henneguya creplini* становится возможным лишь при среднемесячной температуре не выше 13 °С. Автор связывает это явление с тем, что при температуре выше 13 °С резко возрастает резистентность пойкилотермного организма рыбы и становится возможной выработка антител. Соответственно в годы с разным температурным режимом лета заражение окуня новой генерацией *H. creplini* происходит в разные сроки (рис. 181). В 1974 г., с теплым летом, первое заражение имело место в сентябре, при среднемесячной температуре 9.6 °С, а в 1975 г., с наиболее холодным летом, – в июле (среднемесячная температура 13.1 °С); в годы с менее холодным летом: в 1976 г. – в августе (среднемесячная температура 13.1 °С), в 1977 г. – в сентябре (среднемесячная температура 12.5 °С). Таким образом, несмотря на малое число работ, можно сделать вывод, что температура несомненно оказывает многообразное влияние на миксоспоридий.

Следует при этом отметить одно очень интересное свойство миксоспоридий. Успенская (1955, 1978б) экспериментально доказала, что споры *Myxosoma cerebralis* выдерживают по крайней мере 3-часовое замораживание при температуре –20 °С.

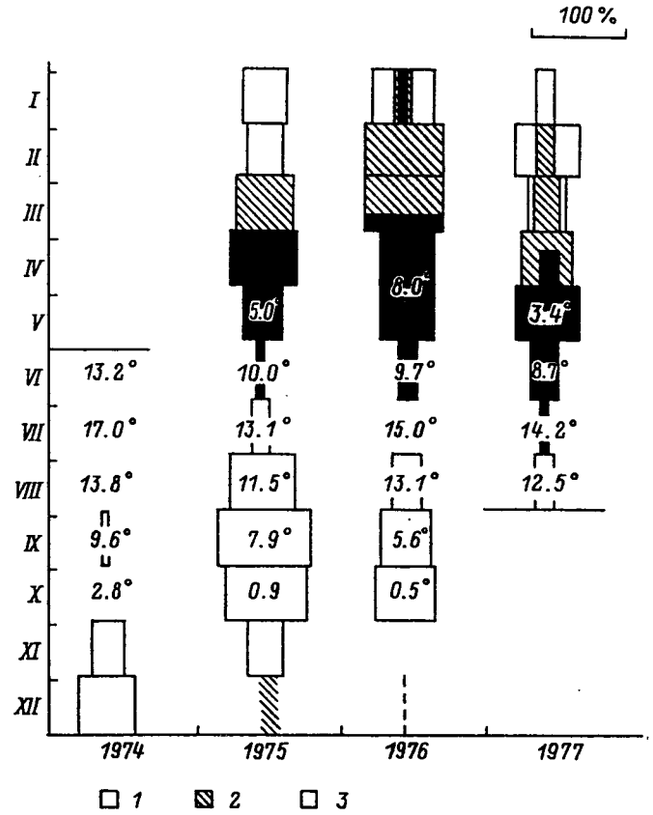


Рис. 181. Сезонные изменения зараженности окуня миксоспоридией *Henneguya creplini* в разные годы (из: Шульман Б. С., 1989).

1 – цисты без спор, *2* – цисты с формирующимися спорами, *3* – цисты со зрелыми спорами. *Ширина столбика* отражает экстенсивность заражения окуня, в %; *неочерченный столбик* – малое число вскрытий; *вертикальная прерывистая линия* – рыбы в эти месяцы не вскрывались; для весенних, летних и осенних месяцев – среднемесячная температура воды.

Другими авторами (Hoffman, Putz, 1969, 1971) было отмечено, что эти споры выдерживают замораживание при той же температуре в течение 2 мес. По наблюдениям Ковалевой и Шульмана (1978), морские миксоспоридии чрезвычайно устойчивы к воздействию низких температур и даже промораживанию. По их наблюдениям, плазмодии *Kudoa thyrsitis* после неоднократного (до 3 раз) и продолжительного (до полугода) промораживания сохраняют свою жизнеспособность, активно двигаются и приступают к спорообразованию. Аналогичная картина наблюдалась у *K. histolytica* из тунца (*Auxis tazard*). Активное движение плазмодиев после дефростации замороженной рыбы наблюдалось также у *Myxidium gigantissimus, Ceratomyxa schulmani,* а в дальнейшем и у многих других морских миксоспоридий. Адаптивное значение такой устойчивости миксоспоридий к промораживанию пока неясно. Ведь в природе рыба, подвергаясь полному замораживанию, не часто сохраняет способность оставаться в живых. Гибель же хозяина сравнительно редко приносит пользу их паразиту, если он еще не успел завершить свое развитие. Во всяком случае вегетативные стадии по истечении определенного срока должны погибнуть. Это свойство, однако, может быть использовано для более совершенного сбора и исследования миксоспоридий. В тех случаях, когда исследование

свежеотловленных рыб затруднено (например, во время морских экспедиций), достаточно заморозить живую рыбу, отложив исследование до более благоприятного момента.

Как видно из этого кратного обзора, изучение влияния температуры на состояние и развитие миксоспоридий находится пока в зачаточном состоянии. Столь важная в практическом и теоретическом отношении проблема нуждается в дальнейшей углубленной разработке.

6.2. Образ жизни рыб

6.2.1. Питание

В разделе 5.2 мы подробно разбирали вопрос о роли способа приема пищи в заражении рыб тем или иным видом миксоспоридий. Однако этим фактором далеко не исчерпывается значение питания рыбы для развития миксоспоридий, точнее, для их существования в определенном хозяине. На многочисленных примерах мы убедились в том, что, несмотря на сравнительно широкое и не очень строгое проявление специфичности, каждый из видов миксоспоридий все же отдает предпочтение определенному, широкому или узкому, кругу хозяев. В одних случаях этот круг состоит из более или менее родственных видов, объединяемых общностью свойств пищеварительной и других систем; в других он определяется тем или иным типом питания: планктофаги, бентофаги, фитофаги, хищники. При этом характер приема пищи играет хотя и очень важную, но не исключительную роль. Действительно, и *Chloromyxum fluviatile,* и *Ch. esocinum* – виды, обладающие медленно опускающимися спорами. Однако первый паразитирует у планктофагов, второй у хищников. Видимо, весьма существенную роль играет и состав пищи. В этом плане большой интерес представляют эксперименты, проведенные Юнчисом (1984б) (табл. 11–17). Рыбы перед экспериментальным заражением определенным видом миксоспоридий переводились на специальную диету. Как видно из табл. 11, в группе, питающейся трубочниками, мотылем или фитопланктоном, лишь 1 рыба заразилась *Chloromyxum fluviatile.* В группе, получавшей такое же питание, но с добавлением циклопов, заражению подверглась заметно бóльшая часть рыб. Наконец, в третьей группе, питающейся исключительно циклопами, заразилось больше половины рыб. Еще более четкие результаты дал повторный опыт: у рыб, питающихся циклопами, наблюдалось 100 %-ное заражение, в то время как ни одна из рыб, питающихся трубочником и мотылем, не заразилась.

Не менее интересные данные получены в эксперименте по заражению плотвы *Myxobolus pseudodispar.* Рыбы, питающиеся мотылем или трубочником, совсем не заразились, рыбы, питающиеся уже упомянутой смесью, дали невысокий процент заражения, а питающиеся только циклопами при 4-кратной повторности во всех случаях показали высокую зараженность: от 40 до 78 % (табл. 15).

Не менее яркая картина предстала в экспериментах с заражением щуки. Личинки с неоформившимся желудком и не питающиеся рыбой дали отрицательные результаты при заражении как *Myxosoma anurum,* так и *Myxidium lieberkuehni.* Мальки со сформировавшимся желудком, но не питающиеся рыбой, частично заразились, однако зараженность не превышала 45 %. Наконец, мальки со сформированным желудком и питающиеся рыбой дали высокую зараженность – 90–100 % (табл. 13, 14).

Эти эксперименты четко показывают, какую важную роль играет состав пищи в заражении рыб миксоспоридиями. Поскольку возможность заражения

Таблица 11

Зависимость зараженности молоди плотвы *Chloromyxum fluviatile* от состава пищи (по: Юнчис, 1984б)

Номер опыта	Состав пищи	Количество заражаемых рыб	Зразившиеся рыбы	
			Число особей	%
1	Трубочники, мотыль или фитопланктон	31	1	3.2
	То же в смеси с циклопами	12	2	16.6
2	Трубочники и мотыль	15	0	0
	Циклопы	15	15	100

Таблица 12

Зависимость зараженности молоди плотвы *Myxobolus pseudodispar* от состава пищи (по: Юнчис, 1984б)

Номер опыта	Состав пищи	Количество заражаемых рыб	Зразившиеся рыбы	
			Число особей	%
1	Мотыль или трубочники	17	0	0
	Дафнии	15	1	6.6
	Смесь	9	1	–
	Циклопы	15	6	40
2	Циклопы	25	19	76
3	”	16	12	75
4	”	8	7	–
5	”	49	38	77.5

Таблица 13

Заражение щук *Myxosoma anurum* (по: Юнчис, 1984б)

Возраст, состояние и питание рыбы	Количество заражаемых рыб	Зразившиеся рыбы	
		Число особей	%
Мальки с несформированным желудком, не питаются рыбой	19	0	0
Мальки со сформированным желудком, не питаются рыбой	14	6	42.8
Мальки со сформированным желудком, питаются рыбой	10	9	90

была одинакова для всех групп, правильнее даже утверждать, что состав пищи определяет возможность существования миксоспоридий в организме рыбы.

Исследования физиологов показали, что состав пищеварительных ферментов и желчи рыб подвержен возрастным и сезонным изменениям и зависит от температуры и состава пищи (Чепик, 1964а, 1964б). Опыты Юнчиса (1984б) показывают, как чутко реагируют миксоспоридии на эти изменения, в частности на изменения, связанные с составом пищи. В экспериментах с *Chloromyxum fluviatile* и *Myxobolus pseudodispar* мы видим, какую роль играют циклопы в заражении этим паразитом. Эксперименты со щукой показывают, что в заражении ее специфичными видами миксоспоридий основную роль играет появление желудка, ибо его наличие обеспечивает характерную для желудочного сока кислую среду; питание рыбой еще более увеличивает возможность развития миксоспоридий.

Все вышеизложенное, несмотря на сравнительно небольшое число экспериментов, несомненно свидетельствует о том, что адаптация спор к попаданию в своего хозяина – лишь первый этап общей адаптации миксоспоридий к рыбам. Становится понятным, почему заражение этими паразитами происходит у рыб с определенным типом питания, в определенный сезон или на определенном этапе жизненного цикла (Юнчис, Чернышева, 1977; Чернышева, 1979а, 1979б, 1980; Юнчис, 1979б). Этим, однако, не исчерпывается вся сложность и тонкость адаптаций миксоспоридий к своим хозяевам, ибо даже адаптация к определенному химическому составу пищеварительного тракта происходит на фоне разнообразных и многочисленных нюансов физиологии и экологии рыбы.

Еще в 1924 г. Плен (Plehn, 1924) сообщала, что ей не удавалось заразить мальков форели спорами *Myxosoma cerebralis,* только что выделенными от больных рыб. Успенская (1955а, 1955б, 1978б, 1984) экспериментально доказала, что находящиеся в воде споры *M. cerebralis* становятся инвазионными лишь по прошествии 4–5 мес. Опыты, проведенные Юнчисом (1969, 1971, 1972а, 1974, 1984б), показали, что спорам и других видов миксоспоридий по выходе из хозяина требуется определенный срок для достижения инвазионной стадии. При этом каждый вид ведет себя по-разному. Как видно из табл. 15, 16, споры *Chloromyxum fluviatile,* пролежавшие в воде с момента выхода во внешнюю среду 150–180 дней, инвазировали не только молодь плотвы, но и гуппи, относящуюся к другому отряду – Cyprinodontiformes. Что касается другого вида, *Myxobolus pseudodispar* (табл. 17), – то основная масса спор давала почти 50 % заражения лишь после длительного пребывания в воде (год и более), однако и свежевыделенные споры этого вида заражали небольшое количество рыб (около 5 %).

С другой стороны, японский исследователь Ахмед (Ahmed, 1974) успешно заражал золотых рыбок миксоспоридиями рода *Sphaerospora,* скармливая им инвазированные ткани. Ауербах (Auerbach, 1909a, 1909b, 1909c, 1910c) получил экспериментальное заражение *Pollachius virens* свежевыделенными спорами *Myxidium bergense.*

Таким образом, несмотря на еще незначительное количество данных, можно уже сейчас сделать вполне обоснованный вывод о том, что каждый конкретный вид миксоспоридий имеет вполне определенные, присущие только ему сроки созревания спор. Одни виды (*Sphaerospora cyprini* и *Myxidium bergense*) способны к инвазии сразу же после выделения спор во внешнюю среду. Другие (*Chloromyxum fluviatile, Myxosoma cerebralis*) инвазируют своих хозяев лишь после длительного пребывания спор во внешней среде. Что касается *Myxobolus pseudodispar,* то он, по-видимому, находится на промежуточном этапе перехода от короткого периода дозревания спор к более длительному. При этом бóльшая часть спор уже утратила способность заражать рыбу сразу после выхода во внешнюю среду.

По мнению Юнчиса (1984а, 1984б), все это можно рассматривать как один

Таблица 14

Заражение щук *Myxidium lieberkuehni* (по: Юнчис, 1984б)

Возраст, состояние и питание рыбы	Количество заражаемых рыб	Заразившиеся рыбы	
		Число особей	%
Мальки с несформировавшимся желудком, не питаются рыбой	7	0	0
Мальки со сформировавшимся желудком, не питаются рыбой	20	9	45
Мальки со сформировавшимся желудком, питаются рыбой	10	10	100

Таблица 15

Результаты заражения молоди плотвы спорами *Chloromyxum fluviatile* (по: Юнчис, 1984б, с изменениями)

Номер опыта	Возраст спор, сут	Количество заражаемых рыб	Заразившиеся рыбы	
			Число особей	%
1	2–3	39	0	0
	150–180	15	6	40
2	2–3	45	0	0
	150–180	37	11	30
3	3–4	30	0	0
	150–180	15	15	100

Таблица 16

Результаты заражения гуппи спорами *Chloromyxum fluviatile* (по: Юнчис, 1984б, с изменениями)

Возраст спор, сут	Количество заражаемых рыб	Заразившиеся рыбы, число особей
2–3	34	0
150–180	7	3

Таблица 17

Результаты заражения плотвы спорами *Myxobolus pseudodispar* (по: Юнчис, 1984б, с изменениями)

Номер опыта	Возраст спор	Количество заражаемых рыб	Заразившиеся рыбы	
			Число особей	%
1	5 дней	33	1	3
	1 год	44	7	16
2	2–3 дня	15	1	6.6
	3 года	25	19	76
3	2–3 дня	7	0	–
	1 год	16	12	75
4	2–3 дня	10	1	–
	1 год	8	7	–

из способов более глубокой адаптации к широкому или узкому кругу хозяев. Причем укороченный или удлиненный срок дозревания спор является, по его мнению, адаптацией к каким-то не всегда уловимым особенностям экологии хозяев. Так, например, удлиненный срок дозревания спор *Myxosoma cerebralis* можно рассматривать как адаптацию к заражению именно молоди, а не взрослых лососевых. По мнению Шеперклауса (Schäperklaus, 1932) и Успенской (1955а, 1955б, 1978б, 1984), это связано с необходимостью инвазировать в весеннее время молодь с еще неокостеневшим скелетом. Взрослые рыбы, по их предположению, не могут заразиться *M. cerebralis* ввиду замены хрящевой ткани костной. С этой трактовкой, однако, не соглашается Юнчис (1984а, 1984б), справедливо указывающий, что полной замены хряща костной тканью у лососевых нет, в связи с чем всегда сохраняется достаточное количество хрящевой ткани как в черепе, так и в других участках скелета. По его мнению, приуроченность инвазии *M. cerebralis* к мальковому периоду, скорее, связана с особеностями строения эпителия их кишечника (Дементьева М. А., 1976), а возможно, и с тем химизмом пищеварительного тракта, который обусловлен этой специфичной для данного возраста морфологией. Что касается *Chloromyxum fluviatile,* то, по мнению Юнчиса, длительность сроков дозревания спор позволяет ему включить в круг своих хозяев разные возраста самых разнообразных видов карповых.

Одним из способов адаптации миксоспоридий к определенному кругу хозяев являются также длительные сроки сохранения спор живыми, наблюдаемые у некоторых видов. Юнчис (1984а, 1984б) отмечает, что после 12-летнего хранения 18 % спор *Henneguya zschokkei* сумели сохранить свою жизнеспособность. Эта особенность данного вида позволяет ему хорошо адаптироваться к лососевым, пребывание которых в крупных водоемах и склонность к протяженным миграциям при большой скорости передвижения сильно уменьшают вероятность встречи спор *H. zschokkei* со своими хозяевами.

Способность спор к длительному выживанию, – по-видимому, широко распространенное явление среди миксоспоридий. Телоан (Thélohan, 1895), изучая споры разных видов миксоспоридий, указывал, что в воде они обычно дегенерируют в течение 1–2 мес. Бонд (Bond, 1938b) отмечал, что споры разных видов имеют разные сроки выживания в воде: *Myxidium folium* 10 сут, *Myxosoma subthecalis* около 15, *M. funduli* 20, наконец, *Myxobolus bilineatum* почти полностью сохранялся до 28 сут. По прошествии этого срока в их спорах округлялся амебоидный зародыш. Все остальные компоненты споры сохраняли нормальный облик. Эксперименты Успенской (1984), проведенные совместно с Юнчисом, показали, что ряд видов *Myxobolus* и *Henneguya* не выдерживают 5-летнего хранения в чистой воде при температуре 4 °С, но хорошо сохраняются в течение 4 мес. Хорошо очищенные от гниющих тканей рыб споры большинства видов *Myxobolus* и *Myxosoma* могут сохраняться в воде при температуре 4 °С больше года (Lom, 1964). Успенской (1984) удавалось сохранять споры *Sphaeromyxa* и *Kudoa* в течение 2 и 3 лет. Некоторые виды могут длительно сохраняться и в анаэробных условиях. Таковы споры *Myxosoma cerebralis,* сохраняющиеся более года среди гниющих остатков хряща (Auerbach, 1909; Успенская, 1955а, 1984), и *Myxobolus kavabatae, M. gigi* и *M. uniporus,* оставшиеся жизнеспособными в гниющих тканях почек в течение 2 мес (Шульман, 1966). С другой стороны в ряде экспериментов (Galinski, Meglitsch, 1970; Подлипаев, 1974) была отмечена невысокая продолжительность жизни спор многих видов рода *Myxobolus.* По-видимому, продолжительность сроков сохранения спор зависит от целого ряда еще не учтенных исследователями факторов.

Все сказанное выше свидетельствует о большой сложности и разнообразии путей адаптации миксоспоридий к хозяевам, в которой значительная роль принадлежит составу пищи хозяина и специфике физиологии пищеварения рыб,

а также специфике физиологии отдельных видов миксоспоридий. Как мы увидим дальше, это играет большую роль при возрастных и сезонных изменениях зараженности рыб миксоспоридиями.

6.2.2. Осморегуляция

Миксоспоридии как паразиты позвоночных, живущих в водной среде, находятся в большой зависимости от одной из важнейших функций водного организма – осморегуляции. Совершенный осморегуляторный аппарат создает весьма благоприятные условия для внутренних паразитов, в том числе и для миксоспоридий, ибо организм хозяина дает хорошую защиту от любых солевых изменений внешней среды. Именно поэтому миксоспоридии, споры которых также обеспечивают хорошую защиту амебоидному зародышу, сравнительно легко совершают переход из океанических вод в пресные и наоборот. Мы уже отмечали, какую роль в этом переходе сыграли эвригалинные рыбы (раздел 6.1.2). Большую роль в адаптации к паразитированию в определенных органах играет и способ осморегуляции.

Фауна миксоспоридий морских акваторий заметно разнообразнее пресноводной фауны. Морские миксоспоридии широко распространены среди костистых рыб, однако места паразитирования у морских Bivalvulida ограничены только желчным пузырем, мочевым пузырем, мочеточниками и мочевыми канальцами. В этом отношении они заметно уступают пресноводным Bivalvulida, которые освоили все без исключения органы и ткани пресноводных рыб. Немногие представители Bivalvulida, паразитирующие в тканях морских рыб, оказываются или эвригалинными пресноводными формами, или морскими видами с явно пресноводным происхождением. Такое удивительное различие в распределении миксоспоридий в организме морских и пресноводных рыб, по мнению Шульмана (1959б, 1959в, 1966), связано с принципиально различными способами осморегуляции у морских и пресноводных костистых рыб.

Как известно, все рыбы имеют пресноводное происхождение. По отношению к окружающей их пресноводной среде они гипертоники. Повинуясь осмотическому градиенту, вода беспрерывно поступает через покровы в организм рыбы (рис. 182). Основная проблема, которая стоит перед организмом пресноводной рыбы, – это выведение воды. В выполнении данной задачи главную роль играют почки. В связи с этим у пресноводных рыб преобладает фильтрационная деятельность почек, выделяется обильное количество мочи. Этот процесс обеспечивается хорошо развитой гломерулярной системой. В почках находится большое число (свыше 10000) хорошо развитых мальпигиевых клубочков диаметром более 60 мкм.

Хотя у морских костистых рыб по сравнению с пресноводными осмотическое давление несколько выше, однако по отношению к окружающей их морской воде они являются гипотониками (рис. 182). Вода через покровы беспрерывно уходит из организма морских костистых рыб, в связи с чем перед ним возникает иная задача: уменьшение и возмещение этой потери. Для возмещения ее морские костистые рыбы усиленно пьют воду, а уменьшению потери воды способствует преобладание в их почках не фильтрационной, а секреторной деятельности. Соответственно в почках морских рыб или имеется очень небольшое число редуцированных мальпигиевых клубочков диаметром до 37 или 37–60 мкм, или они вообще отсутствуют, благодаря чему выделяется очень незначительное количество слегка гипотонической мочи. Как показал Шульман (1959б, 1959в, 1966), освоение тканей миксоспоридиями шло путем постепенного перехода от паразитирования в мочевом

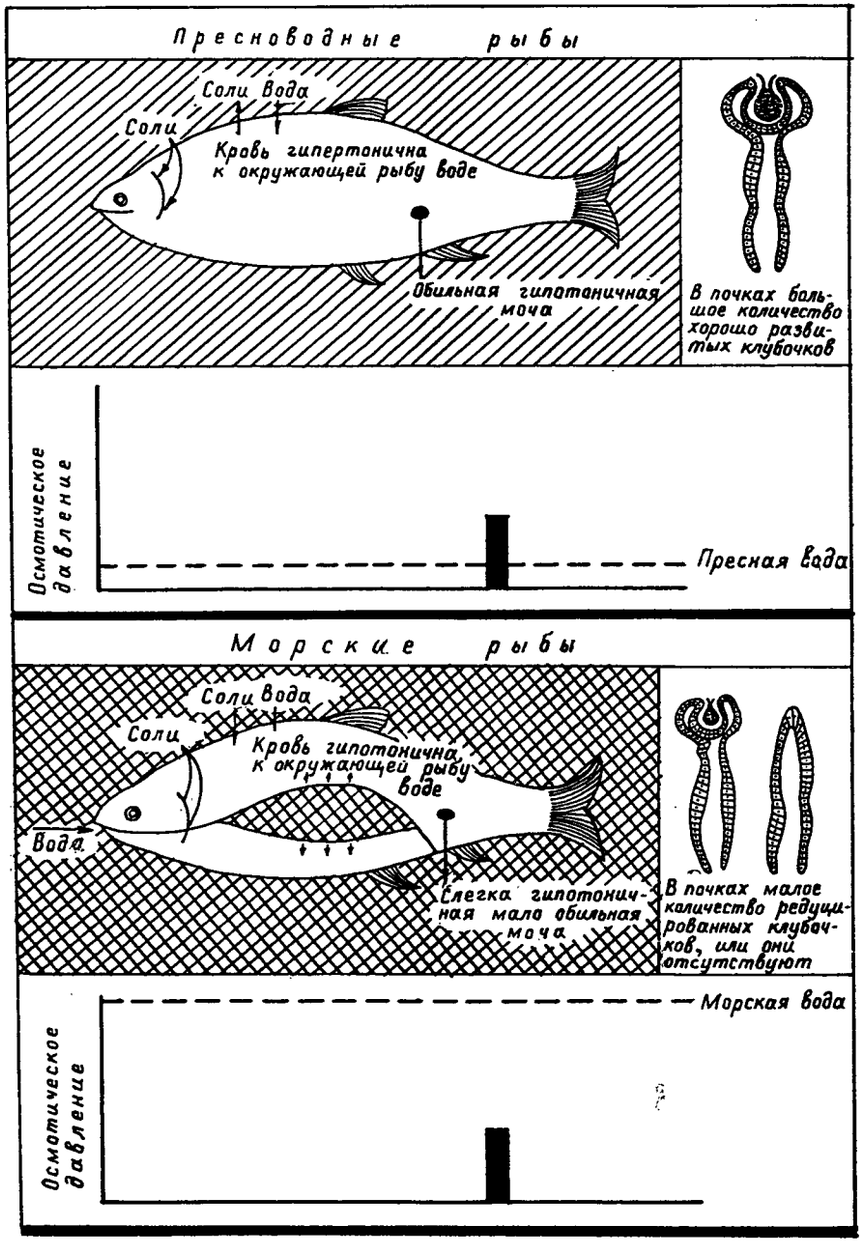


Рис. 182. Осморегуляция у пресноводных и морских костистых рыб (из: Шульман, 1966).

пузыре и мочеточниках и далее в мочевых канальцах к паразитированию в баумановых капсулах, где расположены мальпигиевы клубочки, затем в тканях почек, жабр и, наконец, во всех органах и тканях (см. гл. 11).

Разные роды Bivalvulida мы застаем на том или ином этапе такого перехода, который, однако, осуществляется только в пресной воде. Если принять, что мальпигиевы клубочки являются воротами, через которые осуществляется переход Bivalvulida от полостного паразитизма к тканевому, а анализ распределения миксоспоридий показывает именно это, то станет понятным, почему тканевой паразитизм столь сильно распространен среди пресноводных рыб и почти не встречается у морских: у морских рыб мальпигиевы клубочки слабо развиты, малочисленны или совсем отсутствуют, поэтому переход Bivalvulida к тканевому паразитизму здесь очень затруднен.

Эволюция Multivalvulida пошла по пути адаптации к внутриклеточному паразитизму. Она осуществилась путем перехода непосредственно от паразитирования в желчном пузыре к клеткам разных органов (главным образом, к мышечным волокнам). Поскольку этот переход не зависел от гломерулярной системы, он осуществился и в костистых рыбах морских акваторий.

Хрящевые рыбы раньше костистых осуществили переход из пресных вод в морские. При этом они избрали иной путь компенсации потери воды организмом. У них к мочевым канальцам добавился участок, реадсорбирующий мочевину обратно в кровь. За счет мочевины резко повышается осмотическое давление крови, благодаря чему хрящевые рыбы оказываются гипертониками даже по отношению к морской воде. Соответственно кровь хрящевых рыб существенно отличается от крови всех других позвоночных значительным содержанием мочевины (1.5–2.8 %). Это, по-видимому, оказало влияние на зараженность хрящевых рыб миксоспоридиями и, главным образом, на локализацию последних. Пока для хрящевых рыб известно не более 40 видов миксоспоридий. Их слабое распространение среди хрящевых рыб можно объяснить тем, что они лишь вторично освоили последних. Все обнаруженные на хрящевых рыбах миксоспоридии паразитируют только в желчном пузыре, не используя даже мочевой пузырь и мочеточники, обычно широко освоенные миксоспоридиями морских костистых рыб. Нам кажется, что это связано с тем, что при паразитировании в любом другом органе, кроме желчного пузыря, амебоидный зародыш, чтобы достигнуть места паразитирования, должен вначале проникнуть в кровяное русло, а кровь всех хрящевых рыб, сильно отличающаяся от крови всех позвоночных как по содержанию мочевины, так и по высокому осмотическому давлению, оказалась недоступной для амебоидного зародыша.

Таким образом, характер осморегуляции хозяина оказывает значительное воздействие на существование, пути адаптации и направление эволюции миксоспоридий.

6.2.3. Возраст

Уже в первых своих работах по экологической паразитологии Догель (1927, 1933, 1935, 1938) рассматривал возраст хозяев как один из важнейших факторов, определяющих их зараженность теми или иными паразитами. Действительно, с возрастом неизбежно меняются не только размеры, но и морфология, и биология хозяина, поведение, способ его питания, состав пищи, характер обмена веществ и т. п. Все это не может не отразиться на паразитофауне и паразитах, находящихся в сложной зависимости как от среды обитания I порядка – хозяина, так и от среды обитания II порядка – среды, в которой живет сам хозяин. Особенно резко эти изменения протекают у рыб на первом году жизни.

Уже первые исследования возрастной динамики паразитофауны рыб (Горбунова, 1936; Дубинин, 1936; Догель, 1941, 1948а; Быховская-Павловская, 1949) показали, что среди их паразитов можно различить три группы: 1) паразиты, характерные только для молоди; 2) паразиты, характерные только для взрослых; 3) паразиты, встречающиеся у всех возрастных групп. Догелем был сформулирован ряд правил, отражающих закономерности возрастной динамики паразитофауны, особенно хорошо прослеживаемых на рыбах.

Глубоко адаптированные к рыбам миксоспоридии, становление и весь генезис которых связан только с этими хозяевами, могут служить материалом, четко иллюстрирующим все эти закономерности. Так, было отмечено (Sindermann, 1966), что годовики атлантической сельди (*Clupea harengus*) в северо-западной части Атлантического океана на 75 % поражены *Kudoa clupeidae,* в то время как старшие возрастные группы свободны от нее. С другой стороны, у помалобусов (*Alosa pseudohareugus*) этим же паразитом заражены старшие возрастные группы (Ковалева и др., 1979). То же самое наблюдается у путассу (*Micromisicius australis*) в районе Патагонского шельфа. Ее молодь размером от 10 до 24 см совершенно свободна от *Kudoa alliaria,* в то время как рыбы более старших возрастов заражены. При этом особенно сильно были инвазированы рыбы наиболее старшей возрастной группы размером 40 и более сантиметров. Аналогичная картина наблюдается и у *Pagellis acarne* в районе Западной Сахары.

Очень интересные данные получены в результате углубленного исследования возрастных изменений паразитофауны рыб в первый год их жизни. Эти работы были широко развернуты начиная с 50-х гг. учениками и последователями В. А. Догеля. Для характеристики возрастных изменений паразитофауны рыб мы приведем лишь несколько примеров.

По данным Кулеминой (1969а), на оз. Селигер *Chloromyxum fluviatile* – характернейший паразит личинок карповых: плотвы, язя, леща и др., а *Myxobilatus legeri* – личинок леща и язя. Эти виды сохраняют высокий уровень зараженности у сеголеток, хотя к ним у разных рыб добавляются представители родов *Myxidium, Zschokkella, Sphaerospora, Myxosoma,Myxobolus, Thelohanellus.* У рыб более старших возрастов *Chloromyxum fluviatile* и *Myxobilatus legeri* встречаются заметно реже, а в отношении других видов намечается определенное расхождение: каждому виду рыбы соответствует свой набор миксоспоридий. Такое изменение зараженности в процессе онтогенеза связано с возрастными изменениями питания: переходом от чистой планктофагии к полному или частичному приему пищи со дна.

Таким образом, и среди миксоспоридий имеются паразиты, приуроченные только к молоди, только к взрослым или встречающиеся в течение всей жизни рыбы. Эти возрастные различия связаны как со сменой морфологии, физиологии и мест обитания, так и со сменой спектра питания. Возрастные изменения питания у рыб подчас не столь резко сказываются на их зараженности миксоспоридиями. Переход некоторых карповых к бентофагии (лещ) или эврифагии (плотва, язь) не снимает полностью возможность заражения их характерными для планктофагов паразитами. Даже медленно опускающиеся споры могут в конечном итоге оседать на дно и быть заглоченными бентофагами. С другой стороны, бентофаги могут иногда брать пищу из толщи воды, благодаря чему происходит лишь уменьшение зараженности данными паразитами. Кроме того, рыбы в молодом возрасте довольно лабильны в выборе пищи: переход к бентофагии не снимает полностью питание планктонными организмами, а питание планктоном не исключает использование в пищу бентоса.

Исследования Кулеминой (1969а) выявили еще одну очень важную особенность возрастной динамики паразитофауны рыб. В процессе развития от икринки до сформировавшегося малька изменения морфологии, физиологии, экологии и этологии столь значительны, что заставляют ихтиологов различать на первом году жизни рыбы ряд периодов, слагающихся из последовательных этапов. При этом для каждого этапа характерен свой набор паразитов, в том числе и миксоспоридий.

На первом этапе периода предличинки, когда последняя не питается, а живет исключительно за счет желточного мешка, возможно ее заражение только эктопаразитами. Не происходит заражения эндопаразитами и на следующем этапе,

при частичном переходе предличинки на экзогенное питание фитопланктоном, детритом, обрастаниями.

Возможность заражения эндопаразитами возникает обычно лишь у личинок при полном переходе на экзогенное питание, когда в состав пищи начинает входить и зоопланктон. Ничтожно малая величина спор миксоспоридий по сравнению даже с самыми мелкими промежуточными хозяевами привела к тому, что миксоспоридии первыми из эндопаразитов заражают карповых и, как мы увидим дальше, многих других рыб. Причем в большинстве случаев первое заражение миксоспоридиями происходит только на втором этапе личиночного периода, когда заметно увеличивается подвижность личинок, что в свою очередь увеличивает возможность их встречи со спорами.

Таким образом, морфологическая и экологическая специфика самых первых этапов развития рыб, как правило, исключает их заражение миксоспоридиями.

Переход к личиночному периоду обеспечивает возможность заражения личинок плотвы *Chloromyxum fluviatile,* а леща – *Myxobilatus legeri.* В дальнейшем переход молоди карповых в мальковый период развития, при котором поштучный захват добычи сменяется массовым затягиванием в рот пищевых объектов, способствует обогащению видового состава и усилению зараженности всеми видами миксоспоридий.

На более поздних этапах малькового развития молодь карповых постепенно приобретает дефинитивные черты строения, что ведет к определенной специализации каждого вида. Вследствие этого наблюдаются и определенные различия в зараженности рыб паразитами, в том числе и миксоспоридиями. На первом этапе мальки плотвы, леща и язя отходят на более глубокие участки. Изменяется не только количество потребляемой пищи, но и ее качественный состав. Мальки берут пищу как из толщи воды, так и со дна, что резко увеличивает видовое разнообразие паразитов. На более поздних этапах плотва сохраняет эту особенность питания, что способствует сохранению разнообразия видового состава миксоспоридий как у сеголеток, так и у более старших возрастных групп. Мальки же леща постепенно переходят к питанию бентосом, в связи с чем у них все в большей степени появляются миксоспоридии с быстро опускающимися спорами. У язя в связи с эврифагией, так же как у плотвы, наблюдается видовое разнообразие миксоспоридий, среди которых представлены все экологические группы. В этом отношении он близок к плотве. Однако многие виды миксоспоридий у них не совпадают, что связано, по-видимому, с различием в местах обитания и с пространственной близостью к взрослым особям тех или иных видов рыб.

Определенный интерес представляют и данные Кулеминой (1969а) по зараженности молоди густеры. Несмотря на ограниченность материала (вскрыто только 20 экз. поздних личинок), были выявлены весьма характерные особенности возрастной динамики паразитофауны этих рыб. Высокая зараженность *Myxobilatus legeri* и наличие *Chloromyxum fluviatile* свидетельствуют о значительной роли в питании личинок планктонных животных. С другой стороны, наличие *Myxobolus bramae* с быстро опускающимися спорами и сильнейшая инвазия *M. musculi* (80 %) при большой ее интенсивности указывают на очень ранний переход молоди густеры к придонному питанию. Таким образом, густера, сохраняя свою специфику заражения миксоспоридиями, все же подчиняется общей закономерности возрастной динамики карповых рыб.

Примерно те же закономерности наблюдали у карповых Юнчис (1971, 1972а, 1972б) на оз. Верхнее Врево (бассейн р. Луга) и Кашковская (1984) на Иваньковском водохранилище (бассейн верхней Волги). И в этих водоемах заражение карповых миксоспоридиями приходилось на второй этап раннего личиночного периода. Все карповые вначале заражались миксоспоридиями с медленно опускающимися

спорами, характерными для планктофагов. В дальнейшем у каждого вида рыб проявились характерные для него изменения фауны миксоспоридий.

Сначала остановимся на данных Юнчиса, полученных во время наблюдений в 1966 и 1968 гг. Для плотвы оз. Врево в общих чертах характерны те же особенности возрастной динамики, что и для плотвы оз. Селигер. Миксоспоридии появились у них на более поздних этапах раннеличиночного периода. При этом вначале отмечены виды с медленно опускающимися спорами: *Myxidium rhodei* и *Zschokkella costata* (24.06.1968 г.). Затем (9.07.1968 г.) появились единичные представители рода *Myxobolus* с быстро опускающимися спорами. У поздних личинок отмечено сравнительно большое количество *Chloromyxum fluviatile, Zschokkella costata, Myxobolus pseudodispar* (до 44 %) и *Myxobolus* sp. У ранних мальков в 1968 г. был обнаружен только *Ch. fluviatile*. И лишь у мальков зимнего периода обнаружен богатый набор самых разнообразных миксоспоридий: *Chloromyxum fluviatile, Zschokkella nova, Z. costata, Myxobolus elegans, M. ellipsoides, M. pseudodispar, M. musculi.* В 1966 г. миксоспоридии отсутствовали на всех исследованных этапах. Столь сильное запаздывание инвазии молоди плотвы миксоспоридиями обусловлено паводком, о чем более подробно сказано в разделе 5.5.

Большой интерес представляют данные по зараженности уклеи. В 1966 и 1968 гг. заражение личинок и мальков сильно задержалось. В 1966 г. лишь у поздних личинок появились первые незначительные заражения *Myxobolus oviformis.* В 1968 г. *Ch. fluviatile* и *M. oviformis* отмечены лишь у ранних мальков, причем первый заметно преобладал, что характерно для планктофагов.

Довольно своеобразной предстала динамика паразитофауны язя. В 1968 и даже в 1967 г. его заражение миксоспоридиями заметно запаздывало по сравнению с 1966 г. Первые миксоспоридии в 1968 г. появились лишь на последнем этапе развития ранних мальков. Только у годовиков весной 1968 г. удалось обнаружить богатую фауну миксоспоридий: *Chloromyxum fluviatile, Myxobolus bramae, M. ellipsoides, M. elegans, Myxosoma anurum, M. dujardini* и 2 не определенные до вида сфероспоры.

В 1967 г. первое заражение плазмодиями неопределенных миксоспоридий произошло на последнем этапе развития ранних и первом этапе развития поздних личинок. Лишь поздние личинки и ранние мальки оказались зараженными *Ch. fluviatile* и 3 видами плазмодиев *Myxobolus*; на последнем этапе ранних мальков к ним добавился *Thelohanellus oculileucisci.* К концу лета и в сентябре фауна миксоспоридий язя обогатилась еще рядом видов: *Myxobolus ellipsoides, M. bramae, M. musculi, Myxosoma dujardini, Myxidium rhodei, Zschokkella nova.* Столь позднее заражение язя оз. Врево связано с тем, что его нерестилища находятся за пределами озера, в 3.5 км от него по р. Вревка. Хотя они располагались в заливных лугах, здесь должно было сказываться влияние течения и отсутствие рыб старших возрастов, особенно карповых. В первый период лета молодь язя постепенно выходит из заливчиков и заросших травянистых мест в русла ручьев и рек, где она пребывает до конца лета, медленно скатываясь по направлению к озеру. Здесь течение сказывается еще сильнее. Лишь осенью сеголетки язя собираются на мелководных песчаных отмелях в большие стаи вместе с 2-летками и 3-летками. Только в это время создаются благоприятные условия для заражения миксоспоридиями.

Наш обзор не был бы полным, если бы мы не остановились на возрастной динамике паразитофауны хищных рыб (Чернышева, 1979а, 1979б). У налима оз. Врево наблюдается определенное несовпадение с карповыми в очередности появления эндопаразитов. В отличие от последних налим прежде всего заражается не миксоспоридиями, а паразитами, попадающими в рыбу при поедании промежуточных хозяев. Уже поздние личинки в июне заражены цестодой *Triaenophorus nodulosus,*

промежуточным хозяином которого являются Copepoda. Первыми миксоспоридиями (*Chloromyxum mucronatum, Sphaerospora cristata*) заражаются в июле лишь мальки, обитающие в дневное время под плоскими камнями на песчаном пляже на глубине 5–10 см у самого уреза воды. Ночью с понижением температуры воды молодь налима передвигается в поисках пищи, что, по-видимому, способствует заражению миксоспоридиями. В это время мальки начинают питаться не только планктоном, но и личинками хирономид, и водяными осликами. Благодаря последнему обстоятельству они заражаются еще и скребнями. Прямого контакта между мальками и более старшими возрастными группами нет. Налимы 2–3-летнего возраста находятся от мест обитания мальков на расстоянии 10–20 м. Поскольку мальки при переходе на мелководье сразу же заражаются миксоспоридиями, Чернышева (1979а, 1979б) предполагает, что их споры были занесены течением и прибоем сюда еще до прихода молоди. На том же мальковом этапе, но на 2 мес позже, происходит заражение еще одним видом – *Chloromyxum dubium.* Так как споры этого вида в отличие от 2 предыдущих менее адаптированы к парению и входят в группу, занимающую по скорости опускания промежуточное положение, можно предположить, что их позднее выносит на мелководье прибой. Лишь у годовиков на жабрах появляются тканевые миксоспоридии – *Myxobolus lotae.*

Итак, для налима характерно заметное запаздывание сроков заражения миксоспоридиями, что, по-видимому, связано с очень слабым контактом молоди с взрослыми особями, от которых они могли бы получить споры специфичных видов этих простейших. К тому же молодь налима, не собираясь в стаи, ведет одиночный образ жизни, что заметно уменьшает возможность получения ею спор миксоспоридий и от других видов рыб. Не исключено также, что для паразитирования специфичных миксоспоридий необходимо создание в кишечнике определенной химической среды, характерной для налима. Такая среда может возникнуть лишь при переходе этой рыбы к питанию бентосом, что осуществляется на стадии малька.

Менее сдвинуты сроки появления миксоспоридий у окуня. По данным Чернышевой (1979а, 1979б), на оз. Врево как предличинки, так и личинки не были заражены этими простейшими, несмотря на то что у личинок на более поздних этапах развития появились кокцидии, микроспоридии, дермоцистидии и даже гельминты – личинки цестод (по-видимому, *Triaenophorus*), трематода *Azygia lucii.* Лишь у мальков размером более 30 мм 19 июля 1967 г. отмечена *Henneguya creplini.* К этому времени мальки были уже заражены трематодой *Bunodera luciopercae,* нематодой *Camallanus* и скребнем *Acanhocephalus lucii.* В сентябре 1967 г. к *H. creplini* добавилась еще *Zschokkella nova.* В 1968 г. *H. creplini* отмечена лишь в октябре. Кроме того, имело место незначительное заражение *Zsch. nova,* а в ноябре *Myxobolus muelleri.*

Сходную картину возрастной динамики зараженности окуня миксоспоридиями наблюдала Кулемина (1969а, 1969б) на оз. Селигер. *Henneguya creplini* отмечена ею на мальках во второй половине июля. К ней в незначительных количествах добавились *Myxidium macrocapsulare* и *Myxobolus exiguus.* В августе зарегистрировано заражение *M. permagnus.* Появление представителей *Myxobolus* Кулемина связывает с переходом на питание бентосом. Наличие этих паразитов свидетельствует в пользу взглядов Кривобока (1952), который в отличие от ряда авторов (Крыжановский, 1949, 1953; Константинов, 1957, и др.) считает, что сеголетков окуня нельзя относить к настоящим хищникам, а редкие находки остатков рыбы в желудках следует считать случайными. Позднее заражение окуня миксоспоридиями, возможно, связано с длительным отсутствием контакта молоди и взрослых рыб. Этот контакт возникает лишь у годовиков, о чем свидетельствует появление

у них на первом году жизни инфузории *Trichodina vrinaria.*[3] Именно поэтому зараженность миксоспоридиями окуней в возрасте старше одного года резко усиливается. Возможно, в это время имеет место пространственная близость окуней более старших возрастов к другим видам рыб, в том числе карповым, от которых они получают *Zschokkella nova, Myxidium macrocapsulare* и *Myxobolus exiguus.*

Заметно отличаются и от налима, и от окуня возрастные изменения паразитофауны у молоди щуки. Как указывает Чернышева (1979а, 1979б), ее заражение миксоспоридиями, равно как и другими эндопаразитами, приходится на очень ранние сроки. Уже на первом этапе развития ранней личинки (середина мая) произошло заражение *Chloromyxum esocinum* и трематодой *Azygia lucii.* На последующих этапах личиночного периода щука кроме крупного планктона питается личинками хирономид, поденок и ручейников, а также личинками рыб. Это способствует усилению зараженности специфичными паразитами: уже в начале июня наряду с увеличением экстенсивности *Ch. esocinum* имеет место относительно высокое заражение *Myxidium lieberkuehni.* У мальков щуки, полностью перешедших к питанию рыбой, зараженность миксоспоридиями упомянутых видов достигает высокого уровня (60–100 %). Наконец, в августе у щуки в возрасте 4 мес появляются еще 2 вида специфичных миксоспоридий: *Myxosoma anurum* на жабрах и *Henneguya psorospermica* в мышцах. В сентябре исчезает *Ch. esocinum,* весной заражение возобновляется, а паразитофауна с этого момента по своему составу близка к паразитофауне взрослых щук. Столь раннее заражение молоди щуки миксоспоридиями, равно как и другими эндопаразитами, связано с ее очень быстрым ростом на ранних этапах развития, обусловленным большой активностью и интенсивным питанием. Благодаря раннему переходу на питание рыбой в кишечнике щуки создается благоприятный для развития специфичных миксоспоридий химический режим, что было подтверждено специальными экспериментами Юнчиса (1979б, 1984б).

Приведенные примеры, так же как и большинство не процитированных здесь работ, показывают, что на первом году жизни рыб особенно четко проявляются закономерности („правила"), сформулированные для возрастной динамики паразитофауны Догелем. Почти у всех рыб наблюдается общее обогащение видового состава миксоспоридий, а также увеличение экстенсивности и интенсивности заражения с возрастом хозяина. Это служит хорошей иллюстрацией одной из подмеченных Догелем закономерностей, а именно: с ростом молоди рыб происходит обогащение паразитами, попадающими в нее при питании, в том числе и миксоспоридиями, которые благодаря своим микроскопическим размерам обычно первыми среди эндопаразитов проникают в хозяев. Это, однако, не исключает некоторых частных отступлений от данного правила. Например, у многих карповых на фоне общего увеличения зараженности миксоспоридиями при переходе к приему пищи со дна намечается уменьшение заражения *Chloromyxum fluviatile* и *Myxobilatus legeri.* Смена пищи в данном случае не привела к полному исчезновению этих характерных для планктофагов паразитов. Изменение пищевой специализации хозяев привело лишь к снижению зараженности этими миксоспоридиями, которые в ограниченных количествах могут встречаться даже у самых старших возрастных групп.

В некоторых случаях узкая пищевая специализация рыб во взрослом состоянии может стать причиной обеднения видового состава миксоспоридий даже при сохранении высокой численности оставшихся видов. Наконец, общее повышение уровня зараженности может происходить на фоне некоторых периодических колебаний (иногда крупных), связанных с сезоном или другими факторами.

[3] По мнению Хайдера (Heider, 1964), переход *T. urinaria* от одной рыбы к другой возможен лишь при близких контактах.

Все приведенные выше примеры четко иллюстрируют еще одну из наиболее важных закономерностей возрастной динамики паразитофауны: качественный состав ее меняется с возрастом тем сильнее, чем резче изменяется параллельно с этим экология животных-хозяев. Согласно теории этапного развития, разработанной Васнецовым (1948, 1953а, 1953б) и другими исследователями (Вернидуб, Гусева, 1950; Владимиров, 1964, 1975; Владимиров, Семенов, 1959, и др.), жизненный цикл рыб состоит из нескольких довольно длительных интервалов – периодов, слагающихся в свою очередь из следующих друг за другом коротких этапов.

Поскольку в первые периоды жизни этапы намного короче (от нескольких часов до нескольких суток), чем у взрослых рыб, где их длительность может измеряться годами, в первый год жизни рыбы происходят наиболее серьезные и сложные изменения ее паразитофауны. Это мы наблюдаем и на примере миксоспоридий.

Однако возрастные изменения зараженности миксоспоридиями на первом году жизни рыб, подчиняясь общим закономерностям, в каждом конкретном случае имеют свои особенности. Один и тот же вид паразита у разных видов рыб может быть приурочен к разным этапам жизненного цикла. Уже отмечались определенные различия в возрастной динамике рыб, взятых из разных водоемов, например из озер Селигер и Верхнее Врево. Даже в разных заливах одного водоема могут иметь место определенные несовпадения в сроках появления тех или иных паразитов.

По данным Кашковской (1984), личинки плотвы из Сухаринского залива Иваньковского водохранилища (бассейн Волги) в 1975 г. впервые заразились *Chloromyxum legeri* 23 мая, а *Zschokkella costata* 12 июня. Заражение молоди плотвы *Ch. legeri* в Мошковичском заливе того же водохранилища произошло почти на месяц раньше – 29 апреля. Более высокая температура этого залива, связанная с воздействием сбросных вод ГРЭС, явилась причиной более раннего выклева и развития молоди плотвы, которая на месяц раньше достигла периода ранней личинки, когда обычно происходит заражение данным паразитом. Менее понятной оказалась картина зараженности другой миксоспоридией – *Zschokkella costata:* в холодном Сухаринском заливе 12 июня, а в Мошковичском лишь 16 июля, т. е. на месяц позже. Это парадоксальное на первый взгляд явление связано с тем, что первая партия выклюнувшихся на месяц раньше личинок в результате залпового сброса термальных вод ГРЭС погибла прежде, чем произошло ее заражение *Zsch. costata,* появление которой приурочено к последнему этапу периода поздней личинки или первому этапу периода раннего малька. Этих этапов новая партия плотвы, выклюнувшаяся на месяц позже, достигла лишь в середине июля, с чем и связано позднее заражение *Zsch. costata* в Мошковичском заливе.

Определенные различия в возрастной динамике возникают в одних и тех же акваториях, но в разные годы, отличающиеся друг от друга погодными условиями. Согласно данным Юнчиса (1971, 1972б), в 1966 г. на оз. Врево наблюдался исключительно высокий и длительный паводок, вследствие чего выклюнувшиеся личинки нагуливались в мелководных заливных участках, куда мало заходили взрослые рыбы. Соответственно они не смогли заразиться миксоспоридиями, во-первых, из-за небольшого количества спор, скопившихся здесь, во-вторых, и это самое главное, из-за того, что вновь выделенные споры еще не успели достигнуть инвазионного состояния. Возможность заражения миксоспоридиями появилась лишь после ската молоди с паводковыми водами в обычные летние границы озера. Это и вызвало задержку сроков заражения молоди миксоспоридиями не только у плотвы, но и у других рыб. В 1968 г. паводка на оз. Врево не было, вследствие чего имело место более раннее заражение молоди рыб относительно бо́льшим числом видов миксоспоридий.

Совершенно необычная картина наблюдалась у молоди почти всех рыб в 1967 г., отличающемся нормальным паводком и продолжительными сильными штормовыми ветрами. Оба эти фактора (особенно штормовые ветры) вызвали интенсивное перемешивание воды в озере, вследствие чего во взвешенном состоянии оказались даже быстро опускающиеся споры, что привело к раннему и сильному заражению почти всех рыб бóльшим числом видов миксоспоридий. Так, личинки плотвы оказались зараженными 10 видами; из них некоторые (*Chloromyxum fluviatile* и *Myxobolus pseudodispar*) попали в рыб в небывало ранние сроки – на стадии предличинки, лишь частично перешедшей к экзогенному питанию. Столь же сильное и более раннее заражение наблюдалось в 1967 г. и у личинок уклеи. Первое заражение *Chloromyxum fluviatile* произошло на стадии ранней личинки. Поздние личинки этих типичных планктофагов оказались зараженными еще и *Myxobolus oviformis* с быстро опускающимися спорами. Наконец, мальки были заражены 8 видами миксоспоридий, из которых 5 имеют быстро опускающиеся споры. Штормовые ветры не вызвали большого увеличения зараженности миксоспоридиями лишь у молоди язя, поскольку его нерестилища находились за пределами озера.

Таким образом, возрастные изменения зараженности миксоспоридиями, подчиняясь общим закономерностям, находятся одновременно в большой зависимости от дополнительного влияния самых разнообразных факторов внешней среды.

На первом году жизни особенно заметно проявляется еще одна закономерность, обнаруженная Догелем: „Раньше всего животные заражаются теми видами паразитов, которые не требуют для своего развития промежуточных хозяев". Действительно, эктопаразиты, а среди эндопаразитов – миксоспоридии первыми заражают молодь рыб. Эта закономерность проявляется, однако, лишь в том случае, когда имеет место контакт или пространственная близость молоди и взрослых рыб, когда же этого нет, паразиты, использующие для своего развития промежуточных хозяев, имеют больше возможности попасть на молодь рыб.Уже на примере налима демонстрировалась задержка в заражении его миксоспоридиями: оно происходит лишь на стадии малька, после заражения *Triaenophorus nodulosus*. Еще более яркое отступление от указанного правила наблюдается на примере морских рыб. Полянский и Шульман (1956) показали, что у тех морских рыб, где имеет место значительная пространственная изоляция между старшими возрастами и молодью, последние имеют возможность заразиться в первую очередь лишь теми паразитами, которых они могут получить от находящихся вблизи промежуточных хозяев. Что касается паразитов с прямым жизненным циклом, в том числе и миксоспоридий, то они могут попасть на молодых рыб лишь в том случае, когда последние вливаются в общее стадо. Так, баренцевоморская сайда заражается *Myxidium bergense* и *M. gadi* в возрасте 11–20 мес, беломорская сельдь – *Ceratomyxa orientalis* в возрасте 2+, баренцовоморский четырехрогий керчак – *C. longispina* в возрасте 1+, речная камбала – *Myxobilatus platessae* в возрасте 1+, полярная камбала – тем же паразитом в возрасте 3+ и т. п. Лишь в одном случае беломорская сельдь заразилась *Ortholinea orientalis* на один год раньше попадания в общее стадо, т. е. в возрасте 1+. Этого паразита она получила не от взрослых особей сельди, а от наваги, которая тоже, будучи заражена *O. orientalis*, на год раньше приблизилась к месту пребывания молоди сельди.

В заключение остановимся еще на двух характерных особенностях зараженности молоди рыб миксоспоридиями. У молоди заметно чаще, чем у взрослых, наблюдается ослабление явления специфичности, т. е. заражение не свойственными для данного вида паразитами. Так, характерная для щуки *Myxosoma anurum* была обнаружена на молоди плотвы, паразиты карповых *Zschokkella nova* и *Myxidium macrocapsulare* – на молоди окуня (Юнчис, 1972а; Чернышева, 1979а, 1979б).

По-видимому, это связано с меньшей резистентностью молодых организмов. Число такого рода примеров можно было бы увеличить. Мы ограничимся лишь ссылкой на работу Коновалова (1971), обнаружившего на сеголетках щуки из р. Пенжины большое число (16 из 22) видов паразитов, не свойственных щукам, из них 5 видов миксоспоридий. Из этих 5 видов 3 (*Myxidium macrocapsulare, Myxosoma dujardini, Myxobolus musculi*) – паразиты, характерные для карповых. Следовательно, они могли перейти на молодь щуки с единственного представителя этого семейства в бассейне Пенжины – гольяна. Истинные хозяева *Myxobolus alienus* и *Sphaerospora minuta* пока еще неизвестны. По аналогии с *Gyrodactylus decorus* – паразитом красноперки, плотвы и уклейки, отсутствующих в Пенжине, и *G. cernue* – паразитом также отсутствующих здесь окуневых ерша и окуня, можно предположить, что оба эти вида миксоспоридий – паразиты рыб бореального равнинного комплекса, вымерших в бассейне этой реки во время трансгрессий Мирового океана. Они смогли выжить, перейдя на молодь щуки – единственного представителя бореального равнинного комплекса, сохранившегося до наших дней в бассейне Пенжины.

Для паразитов, инвазирующих молодые возраста рыб, характерна также склонность к извращенной локализации. Так, жаберный паразит щуки *Myxosoma anurum* был встречен у плотвы на роговице глаза; *Thelohanellus oculileucisci,* обычно паразитирующий в стекловидном теле глаза, у личинок плотвы паразитировал в почках. Жаберный паразит *Henneguya psorospermica* обнаружен в мышцах щуки (Чернышева, 1979а, 1979б) и т. п. Эти явления, по-видимому, связаны или с невозможностью паразитировать на пока еще слабо развитом органе, или с неустойчивостью системы паразит–хозяин в молодом возрасте последнего.

6.2.4. Миграции

Вплотную к вопросам возрастной динамики паразитофауны рыб примыкает вопрос о влиянии на паразитов миграции хозяев. Следствием миграции является изменение мест обитания рыб, что неизбежно должно повлиять не только на этологию и физиологическое состояние рыбы, но и на ее паразитофауну. Как мы уже отмечали, возрастные изменения паразитофауны рыбы бывают тем существеннее и значительнее, чем резче и значительнее меняется ее образ жизни.

В предыдущем разделе мы отмечали, что многие изменения в зараженности теми или иными миксоспоридиями связаны с передвижением личинок и мальков. Особенно сильно сказывается миграция молоди на зараженность миксоспоридиями язя из оз. Врево. Пока личинки находятся в р. Невка, где расположено нерестилище язя, они полностью свободны от миксоспоридий. Только в июле, на мальковой стадии, когды рыбки скатываются в озеро и увеличивается пространственная близость как к взрослым язям, так и к молоди других карповых, возникает и со временем увеличивается возможность заражения их миксоспоридиями.

Более протяженные миграции, сопровождающиеся к тому же глубоким метаморфозом, оказывают еще более сильное влияние на паразитофауну рыб. Личинки угря (*Leptocephalus*) в течение трех лет пелагической жизни в море совершенно свободны от паразитов (Догель, 1941, 1948а). То же самое наблюдается при превращении личинки во взрослую форму (примерно около года). Как только молодые угри после метаморфоза заходят в реки и, опустившись на дно, начинают питаться бентосом, они заражаются в первую очередь паразитами с прямым циклом, в том числе и миксоспоридией *Myxidium giardi.* По данным Исаковой-Кео (1952), угай (*Leuciscus brandti*) при выходе из рек в море выносит и ряд пресноводных паразитов, в том числе *Myxobolus marinus.*

Протяженные миграции ряда морских рыб резко меняют обычный для большинства животных характер возрастной изменчивости паразитофауны: молодь не может заразиться паразитами с прямым жизненным циклом до тех пор, пока она не войдет в общее стадо. Возникший при этом контакт со старшими возрастными группами обеспечивает переход на нее паразитов с прямым жизненным циклом, в том числе и миксоспоридий (Решетникова, 1954; Полянский, 1955; Глухова, 1956; Полянский, Шульман, 1956; Шульман, 1956).

Аналогичное явление, правда, менее ярко выраженное, наблюдается у *Henneguya zschokkei.* Это типичный паразит пресноводных лососевых. У проходных лососевых он встречается только на неспустившейся в море молоди, и то лишь в том случае, если последняя сравнительно продолжительное время проводит в пресной воде. Кижуч западного побережья Камчатки почти лишен этого паразита. В то же время на восточном побережье Камчатки он сильно заражен *H. zschokkei.* Это связано с тем, что он в отличие от западнобережного кижуча позднее покидает пресные воды и раньше (меньше чем через год) возвращается в реки (Шульман, 1966; Коновалов, 1971).

По данным Коновалова (1971), *Myxobolus neurobius* паразитирует в головном и спинном мозгу нерки, кижуча, различных форм гольца, кумжи, хариуса в водоемах Камчатки и в р. Пенжина. В проходных рыбах он длительное время сохраняется и в море, в связи с чем может быть использован как индикатор отдельных стад лососевых. Паразит дальневосточных лососевых (кета, горбуша, сима, нерка и др.) *Chloromyxum orientalis* встречается у своих хозяев и по возвращении в реки, независимо от сроков пребывания их в море (Шульман, 1966; Стрелков, Шульман, 1971).

То же можно сказать и о *Myxidium salmonis,* встречающемся также и у европейских лососевых. Стрелков и Шульман (1971), исследуя в одно и то же время разные виды и более мелкие внутривидовые группировки проходных лососевых в Амуре, обнаружили большие различия в степени созревания спор миксоспоридий. В конце августа и в начале сентября в нерестящихся или уже отнерестившихся горбуше, симе и летней кете были обнаружены *Chloromyxum orientalis* и *Myxidium salmonis* с большим количеством созревших спор. В то же самое время осенняя кета, только еще начинавшая входить в реки на нерест, была заражена лишь вегетативными формами этих паразитов, в которых еще только начиналось спорообразование. В данном случае, по-видимому, решающим моментом для спорообразования послужили не сезон, а степень созревания половых продуктов хозяина: спорообразование приурочено примерно к V стадии зрелости гонад. Подобная картина наблюдается на Камчатке в бассейне р. Паратунка (Шульман, 1966; Коновалов, 1971). Здесь встречаются три локальных стада нерки: одно нерестится в оз. Дальнем, другое – в оз. Ближнем и третье – непосредственно в реке. Стадо из оз. Ближнего – раннерестящиеся рыбы, из оз. Дальнего – рыбы позднонерестящиеся, и, наконец, речное стадо имеет растянутые сроки нереста. Соответственно во время вскрытий, производимых в августе, у первого стада в массовом количестве были обнаружены созревшие споры *Myxidium obscurum, Leptotheca krogiusi, Chloromyxum wardi.* У рыб двух других стад споры встречались редко и в небольших количествах.

При дополнительных исследованиях стада оз. Дальнего и речного стада, проведенных Коноваловым (1971) специально на зараженность *Myxobolus neurobius,* оказалось, что первое стадо заражено на 100 %, в то время как второе было совершенно свободно от этого паразита. Связано это с тем, что молодь речного стада, равно как и стада из оз. Ближнего, значительно меньше времени проводит в пресной воде, чем молодь стада оз. Дальнего. По табл. 18 можно легко определить, молодь какого стада проводит длительное время в пресной воде.

На этом небольшом числе примеров видно, что чем больше протяженность миграции рыбы, тем сильнее оно сказывается на ее паразитофауне. Это влияние

Таблица 18

Фауна паразитических простейших нерки из различных районов побережья Камчатки (по: Коновалов, 1971)

Паразит	Экстенсивность заражения, %				
	Бассейн р. Паратунка			Р. Камчатка (Усть-Камчатск)	Р. Озерная
	Р. Паратунка	Оз. Ближнее	Оз. Дальнее		
Myxidium obscurum	0	0	6.6	6.6	6.6
Leptotheca krogiusi	6.6	0	33.3	6.6	13.3
Chloromyxum wardi	0	20	33.3	6.6	0
Myxobolus neurobius	0	–	96	50	100

особенно усиливается в том случае, когда рыба в процессе миграции существенно меняет свою среду обитания, переходя из пресной воды в морскую или наоборот. Те или иные экологические факторы в каждом конкретном случае могут усилить или ослабить изменения паразитофауны. Многие паразиты адаптируются к катадромным и анадромным миграциям рыб, используя при этом совершенную осморегуляторную деятельность хозяев, что позволяет им легко перенести смену среды II порядка. Последние примеры иллюстрируют наиболее далеко зашедшую адаптацию паразитов к катадромным и анадромным миграциям хозяев.

6.2.5. Плотность популяции

Несомненно, большую роль в распространении миксоспоридий играет плотность популяции хозяев.

Давно подмечено, что на экстенсивность и интенсивность заражения паразитами в значительной мере влияет частота встречаемости хозяина: рыбы, встречающиеся редко, имеют бедную паразитофауну, а частовстречающиеся – богатую (Догель, Быховский, 1934; Догель, 1941, 1947в; Бауер, 1959; Шульман, 1966, и др.). Это и неудивительно, ибо при высокой плотности популяции облегчается переход паразита с одного хозяина на другого.

Кандилов (1964а, 1964б) отмечает, что в бассейне р. Кура наиболее высокую зараженность простейшими вообще и миксоспоридиями в частности имели виды с большой плотностью популяции: вобла, усач-чанари, лещ, сазан, судак и др. При этом каждый из видов рыб был сильнее заражен в том водоеме, где плотность его популяции была наиболее высокой. Подобное явление наблюдала и Абдулаева (1971а, 1971б) в придаточных водоемах Нижней Куры (озера Аджикабул, Сарысу, Аггель).

Особенно яркую картину влияния плотности популяции на зараженность миксоспоридиями наблюдал Данияров (1975б, 1976а) в роднике Чилу-Чор-Чашма (Таджикистан). Известно, что в небольших изолированных водоемах наблюдается сильное обеднение паразитофауны (Быховская-Павловская, 1936а, 1936б; Догель, 1940, 1941, 1947в; Шульман и др., 1974). Однако в условиях данного источника, который среди местного населения считался „священным", облов рыбы не производится. В связи с этим возникла чрезвычайно высокая плотность популяции рыб (несколько десятков экземпляров на 1 м^3). Это привело и к высокой численности паразитов, в том числе и миксоспоридий. Несмотря на то что в этом источнике на храмуле не обнаружено 4 характерных для нее вида миксоспоридий (*Chloromyxum dzalilovi, Myxobolus disparoides, M. irinae, M. muelleri*), для остальных

5 видов (*Myxobolus musculi, M. musajevi, M. obpyriformis, M. varicorhini, M. tadzhikistanicus*) отмечена значительная интенсивность инвазии. Общая зараженность самаркандской храмули зимой, летом и осенью достигает 90 %. В меньшей степени заражена миксоспоридиями в этом водоеме восточная быстрянка – 20–30 % особей всего одним видом – *Myxobolus rachmani.* Однако и у нее экстенсивность и интенсивность заражения превышают таковые в р. Кафирниган.

6.2.6. Существование на краю ареала

С вопросом о влиянии плотности популяции хозяев на численность миксоспоридий тесно связан вопрос о значении другого сложного фактора – существования хозяина на краю ареала. Обеднение паразитофауны в таких случаях обычно объясняют двумя причинами: а) низкой плотностью популяции хозяев на краю ареала, б) отсутствием некоторых промежуточных хозяев. Для миксоспоридий, развивающихся без смены хозяев, вторая причина не имеет значения. Однако и у них довольно четко прослеживается уменьшение видового состава и численности на краю ареала хозяина. Так, в бассейне Кубани (Шаова, 1969б, 1969в), на южной границе ареала, отсутствуют все специфичные миксоспоридии щуки (*Mixidium lieberkuehni, Chloromyxum esocinum, Myxosoma anurum, Henneguya psorospermica, H. lobosa, H. oviperda* и др.). В Южном Каспии у щуки встречено только 2 вида – *Myxidium lieberkuehni* и *Henneguya oviperda* (Догель, Быховский, 1939). В бассейне же Куры (оз. Шильян) миксоспоридии у щуки отсутствуют (Кандилов, 1964а, 1964б; Микаилов, 1975), сильно обеднена фауна миксоспоридий у линя и красноперки – всего по 1 виду (Кандилов, 1964а, 1964б). Поскольку в оз. Шильян – водоеме, отшнуровавшемся от р. Кура, плотность популяции указанных 3 видов рыб достаточно велика, Кандилов (1964а, 1964б) связывает обеднение протофауны этих рыб с другой причиной – большей стенобионтностью некоторых паразитов по сравнению с их хозяевами. По его мнению, границы оптимума паразитов в отношении температуры и других факторов могут располагаться в более узких пределах, чем у их хозяев, что весьма актуально для границы ареала, где условия существования вида близки к экстремальным.

Интересные данные получены при исследовании паразитофауны рыб Ленкоранской природной области (Ибрагимов, 1977; Микаилов, Ибрагимов, 1980). Здесь 2 вида рыб – ленкоранский голец и ленкоранская храмуля находятся у северной границы своего ареала, а 6 видов – щука, закавказская уклейка, закавказская густера, каспийский рыбец, горчак, закавказская щиповка – у южной границы. Для всех рыб, кроме храмули, отмечается заметное обеднение паразитофауны. Не составляют исключения и миксоспоридии. У щуки, горчака и гольца миксоспоридии вообще не найдены. У закавказской густеры и каспийского рыбца обнаружено по 1 виду: *Myxobolus bliccae* и *M. bramae* соответственно. У закавказской шиповки 2 вида: *Myxidium macrocapsulare* и *Thelohanellus misgurni.* Только у закавказской уклейки обнаружено 4 вида миксоспоридий: *Chloromyxum legeri, Zschokkella nova, Myxobolus muelleri, M. musculi.* Эти широко распространенные и широкоспецифичные виды, по-видимому, сохранились благодаря наличию в этом водоеме других карповых, в том числе не находящихся на краю ареала. Все же и это количество видов по сравнению с уклейками центральных частей ареала явно занижено. Сильную обедненность паразитофауны щуки авторы объясняют тем, что она находится на границе ареала не только вида, но и рода (*Esox*), и семейства (Esocidae). Что касается храмули, у которой обнаружено такое же количество видов миксоспоридий, как и у усача (7), то сравнительное богатство ее паразитофауны авторы связывают с двумя причинами. Во-первых, храмуля имеет возможность

обмена специфичными паразитами с другим, наиболее древним среди карповых родом *Barbus* (*Myxobolus musajevi*). Во-вторых, храмуля и усач как рыбы переднеазиатского происхождения обитают в благоприятных для них и их паразитов условиях – горных реках с быстрым течением, в то время как большинство других рыб находится не только на краю ареала, но и в неблагоприятных для себя условиях. Это обстоятельство заметно усиливает обеднение паразитофауны храмули. Благодаря этому из миксоспоридий у нее сохранились лишь 3 специфичных вида: *Chloromyxum varicorhini, Myxobilatus varicorhini, Myxobolus rachmani.* Наконец, 3 широко распространенных и широкоспецифичных вида – *Myxobolus muelleri, M. bramae* и *M. musculi* – перешли на храмулю с других карповых, чему способствует сравнительно высокая плотность популяции храмули.

Интересные выводы можно сделать из результатов анализа зараженности миксоспоридиями различных рыб бассейна р. Сурхандарья (Алламуратов, 1974). Представитель нагорно-азиатского комплекса – маринка сильнее всего заражена миксоспоридиями в горных притоках Сурхандарьи – Каратаг и Туполанг. В первом обнаружено 15 видов, во втором 18. В верхнем течении Сурхандарьи, ниже слияния этих рек, их обнаружено 12, в среднем течении только 6. Хотя условия горных водоемов обычно не благоприятствуют существованию миксоспоридий, маринка, адаптированная именно к этим условиям, имеет здесь достаточно высокую плотность популяции. Это обстоятельство, а также то, что данная рыба берет пищу и со дна, и из толщи воды, благоприятствует ее сильному заражению миксоспоридиями. В среднем и нижнем течении Сурхандарьи маринка находится уже за пределами Нагорно-Азиатской подобласти[4] и, следовательно, приближается к краю своего ареала, что и отражается на ее зараженности миксоспоридиями, и в первую очередь специфичными.

Несколько иной характер имеет зараженность миксоспоридиями в Сурхандарье представителей переднеазиатского комплекса – самаркандской храмули и туркестанского усача. Эти рыбы сильнее всего заражены в среднем течении (соответственно 12 и 11 видов). По направлению к нижнему течению зараженность миксоспоридиями уменьшается: 6 у самаркандской храмули, 10 у туркестанского усача. Еще более значительное обеднение фауны паразитов наблюдается в верхних, более горных участках бассейна Сурхандарьи: в верхнем течении отмечено 6 видов миксоспоридий у храмули и 9 у туркестанского усача, в реке Каратаг у храмули 8, у туркестанского усача 9, наконец, в реке Туполанг у храмули найдено 6 видов. По-видимому, в этих участках, находящихся в пределах Нагорно-Азиатской подобласти, т. е. на краю ареала представителей передне-азиатского комплекса, условия существования для их паразитов, в том числе для миксоспоридий, менее благоприятны.

6.3 Сезонные изменения зараженности рыб

Одним из важнейших факторов, влияющих как на зараженность рыб миксоспоридиями, так и на состояние последних, являются сезонные изменения климата. Однако мы сознательно рассматриваем этот вопрос одним из последних, поскольку в данном случае имеет место комплексное влияние ряда экологических факторов.

Прежде всего первостепенное влияние оказывает сезонное изменение температуры. Как уже отмечалось, именно от температуры могут зависеть развитие

[4] Верховья Сурхандарьи относятся к Нагорно-Азиатской подобласти, а среднее течение – к Туркестанской провинции Средиземноморской подобласти (см. гл. 13, раздел 13.1.2.1).

миксоспоридий, сроки заражения ими рыбы, сроки появления той или иной фазы жизненного цикла, скорость спорообразования.

Сезонные изменения температуры Мончадский (1958, 1961, 1962) относит к закономерно повторяющимся первичным периодическим факторам. Адаптации к такого рода факторам наиболее древние и неспецифичные. Соответственно они и наиболее глубокие. Именно они определяют возможность существования паразита в данной местности, т. е. определяют его ареал. Наряду с этим могут возникать и связанные с ними другие периодически повторяющиеся факторы, как абиотические, так и биотические. Так, в зависимости от температуры в определенные сезоны могут усиливаться течения, возникать паводки, меняться экология и поведение хозяев и т. п. Эти факторы рассматриваются Мончадским как вторичные, периодически действующие факторы. Они вызывают менее глубокие адаптации и в основном определяют численность паразита в пределах его ареала. У паразитов адаптация к периодически действующим факторам проявляется прежде всего в наличии определенного жизненного цикла, в той или иной степени приуроченного к сезонным периодическим колебаниям.

В связи с тем что паразиты, в том числе и миксоспоридии, имеют двойственную среду обитания (хозяин, т. е. среда I порядка, и окружающая его среда, т. е. среда II порядка), мы во всех случаях сталкиваемся с приспособлением жизненного цикла одновременно и к первичным периодически действующим факторам (непосредственные сезонные изменения климата), и к вторичным периодически действующим факторам (сезонные изменения биологии хозяина).

На этом фоне миксоспоридии могут иметь циклы самой разнообразной продолжительности.

У многих миксоспоридий довольно четко прослеживается одногодичный жизненный цикл. Очень ярко выраженный годичный жизненный цикл имеет *Myxosoma cerebralis.* Заражение молоди лососевых происходит весной. В течение лета развиваются вегетативные стадии. Спорообразование заканчивается в конце лета. Однако даже после гибели рыбы и выхода спор во внешнюю среду последние становятся инвазионными только к весне следующего года (Plehn, 1924; Hoffman, Putz, 1969, 1971, и др.). Этим достигается возможность заражать только молодь лососевых. Продолжительный жизненный цикл дает возможность приспособиться к заражению проходных лососевых. Так, по данным Богдановой (1963а), *M. cerebralis* встречается у горбуши, симы, кижуча и нерки, возвращающихся из моря через год. Если это действительно так, то в данном случае паразит сохраняется в своем хозяине во время пребывания последнего в море. По возвращении рыбы в пресные воды на нерестилища и после гибели ее по окончании нереста споры высвобождаются из тела гниющей рыбы и служат источником инвазии молоди. Следует отметить, что *M. cerebralis,* по-видимому, не приспособилась к более длительному пребыванию ее хозяев в море. Возможно, по этой же причине пока не удалось обнаружить спор *M. cerebralis* в нерестящемся атлантическом лососе, проводящем в море несколько лет.

Четко проявляется одногодичный цикл у *Myxobolus obesus.* Кашковский (1965б, 1967) обнаружил первые плазмодии этого паразита в капиллярах жаберных лепестков плотвы из Ириклинского водохранилища в январе. Их размеры к маю постепенно увеличиваются от 0.1–0.13 × 0.23–0.34 до 0.18–0.45 × 0.21–0.58 мм. Они превращаются в цисты, в которых во второй половине мая начинается интенсивное спорообразование. К концу мая–началу июня споры созревают. За период с февраля по май экстенсивность и интенсивность заражения остаются примерно на одном уровне – 53–66% (при очень высокой интенсивности – 8–9 плазмодиев на 1 жаберный лепесток). В июне происходит массовый выход спор в воду в связи с разрывом цист. Соответственно наблюдается резкое сокращение интенсивности

инвазии в июне (всего 35 плазмодиев на 1 рыбу) и полное исчезновение цист *M. obesus* в июле. Все последующие месяцы, вплоть до января, цисты этого паразита в плотве не встречаются. Можно предположить, что заражение происходит в конце лета–начале осени и лишь к февралю амебоидный зародыш *M. obesus* достигает жаберных лепестков и вырастает до размеров, при которых его можно распознать. Почти такую же картину Кашковский наблюдал и у *M. elegans.* Аналогичная картина сезонных изменений, правда при меньшей степени заражения, отмечена им и у *M. lomi*: плазмодии появляются на жабрах в феврале, спорообразование длится с апреля по май.

Примерно такой же характер сезонной изменчивости зараженности у *M. obesus* и *M. elegans*: наблюдала Шаова (1969в) на кубанской быстрянке из р. Кубань. Однако, по ее наблюдениям, и появление плазмодиев в жабрах, и спорообразование приходятся на более ранние сроки: первое на январь–начало февраля, второе на апрель. Этот сдвиг несомненно связан с более ранним прогреванием воды в Кубани. По мнению Шаовой, спорообразование у *M. obesus* приурочено к температурам 14.7–18, а у *M. elegans* 8–14.7 °С. Интересно отметить, что в 1965 г., который на Кубани характеризовался более суровой зимой и весной (имел место даже ледостав), созревание спор сдвинулось по сравнению с 1966 и 1967 гг. на более поздние сроки – почти на месяц. В оз. Врево, расположенном на юге Ленинградской обл., созревание спор *M. obesus* приходится на конец мая–первую половину июня (Лосева Т. Г., 1974, 1976б).

Таким образом, время созревания спор *M. obesus,* равно как и других видов миксоспоридий, может сдвигаться на более ранние или более поздние сроки в зависимости от географического положения водоема и погодных условий каждого конкретного года. Одногодичный жизненный цикл Шаова (1969в) наблюдала и у *Myxosoma acuta.* При этом цисты со зрелыми спорами этого паразита в 1966–1967 гг. были обнаружены в начале апреля, а в более холодном 1965 г. – только в начале мая.

Аналогичную зависимость, правда менее ярко выраженную, мы наблюдали у *Henneguya zschokkei* – типичного паразита пресноводных лососевых. У проходных лососевых он встречается только у не спустившейся в море молоди и то лишь в том случае, если последняя сравнительно продолжительное время проводит в пресной воде. Именно поэтому кижуч западного побережья Камчатки почти не заражен этим паразитом. В то же время кижуч с восточного побережья Камчатки чрезвычайно сильно заражен *H. zschokkei.* Это связано с тем, что он в отличие от западнобережного кижуча позднее покидает пресные воды и раньше возвращается в реки. В данном случае срок жизненного цикла паразита точно не установлен, ибо заражение может происходить в течение всего года. Однако, по-видимому, продолжительность жизни *H. zschokkei* ограничена одним годом, что и позволяет ей сохраниться на проходных рыбах, выходящих в море на сравнительно небольшой срок. Таким образом, мы застаем данного паразита в момент становления годичного цикла.

По-видимому, годичный и даже 2- и 3-годичный цикл имеет место у некоторых миксоспоридий дальневосточных лососевых (кета, горбуша, сима, нерка и др.). *Chloromyxum orientalis* встречается у разных лососевых в момент их возвращения в реки независимо от сроков пребывания данной рыбы в море. При этом удалось наблюдать следующую закономерность. Исследуя разные виды и даже подвиды и расы рыб в одно и то же время, мы обнаружили большие различия в степени созревания в них спор миксоспоридий. В конце августа и в начале сентября, в уже нерестящихся или отнерестившихся горбуше, симе и летней кете были обнаружены *Chloromyxum orientalis* и *Myxidium salmonis* с большим количеством совершенно созревших спор. В то же самое время осенняя кета, только начинавшая входить

в реки на нерест, была заражена одними вегетативными стадиями того же паразита, в которых лишь начиналось спорообразование. По-видимому, в данном случае решающим моментом для спорообразования служит не сезон, а степень созревания половых продуктов рыбы. По нашим наблюдениям, спорообразование этих видов примерно приурочено к V стадии зрелости гонад. Подобную же картину мы наблюдали на Камчатке в бассейне р. Паратунка. Здесь встречаются 3 локальных стада нерки, нерестящихся в оз. Дальнем, в оз. Ближнем и непосредственно в реке. Стадо из оз. Ближнего – ранонерестящиеся рыбы, из оз. Дальнего – позднонерестящиеся рыбы, и, наконец, речное стадо имеет растянутые сроки нереста. Соответственно во время вскрытий, производимых в августе, мы обнаружили у рыб первого стада в массовом количестве созревшие споры *Myxidium obscurum, Leptotheca krogiusi* и *Chloromyxum wardi*. У рыб двух других стад споры встречались редко и в небольших количествах. Таким образом, и здесь наблюдается определенная зависимость спорообразования от степени созревания рыбы.

Эти примеры показывают, что, возможно, в некоторых случаях адаптация миксоспоридий к своим хозяевам зашла настолько далеко, что на них не сказывается непосредственное влияние первичных периодических факторов. Последние оказывают действие лишь опосредованно, через вторично-периодические факторы, в данном случае – через жизненный цикл самого хозяина.

В некоторых случаях имеет место приуроченность спорообразования не к нересту, а к другим моментам наибольшего скучивания рыбы. Так, появление цист со зрелыми спорами *Myxobolus sandrae* у судаков совпадает с залеганием их на ямы зимой (Дубинина, 1949; Изюмова, 1958). Сильное заражение судаков цистами со зрелыми спорами *Henneguya creplini* в тот же период наблюдали и другие исследователи (Шульман, 1961; Шульман, Рыбак, 1964). Любарская (1965б) отмечала появление цист *H. creplini* у судака из Куйбышевского водохранилища в начале осени, начало спорообразования – в марте и полное созревание в них спор в апреле.

Интересные данные о сезонной зараженности окуня бассейна р. Тулома (Печозеро) *H. creplini* приводит Б. С. Шульман (1985, 1989). Заражение окуня этим паразитом в 1974 г. происходило осенью и в начале зимы. В течение осени и зимы шло развитие вегетативных стадий, а в весенний период начиналось спорообразование, завершившееся в начале лета (рис. 181). Однако в последующие годы сроки заражения, спорообразования и исчезновения *H. creplini* оказались иными. По мнению Б. С. Шульмана, это в первую очередь связано с температурой воды: появление цист новой генерации имело место лишь в том случае, когда среднемесячная температура воды опускалась до 13 °С и ниже. Такое явление не случайно. Из литературных данных известно, что резистентность организма рыб усиливается при повышении температуры, а выработка антител у весненнерестующих рыб проявляется только при температуре воды не ниже 13 °С (Лукьяненко, 1971). Соответственно приживаемость многих паразитов в рыбе заметно часто уменьшается или совсем не проявляется при повышенных летних температурах (Awachie, 1968; Kennedy, 1971; Куперман, Шульман, 1972; Лосева, Гуркина, 1974; Шульман, 1979, 1982, и др.). Поэтому в данном случае температура воды 13 °С, по мнению Б. С. Шульмана, оказалась пределом, выше которого заражение *H. creplini* невозможно. Соответственно и заражение окуня в 1974 г. (с самой высокой летней температурой) задержалось до сентября, а в 1975 г. (с самым холодным летом) произошло в июле. Наконец, в 1976 и 1977 гг. начало заражения имело место в августе. Сроки начала заражения оказали влияние на сроки развития и созревания спор. Так, позднее заражение в 1974 г. обеспечило кучный характер развития спор: спорообразование началось ровно на 6-й месяц после появления вегетативной стадии, т. е. в марте, и завершилось в апреле–мае. В 1975 г. заражение новой

генерации *H. creplini* происходило начиная с июля в течение всего летне-осеннего периода. Соответственно и спорообразование *H. creplini* оказалось растянутым. Уже в декабре в некоторых цистах началось созревание спор, а в январе 1976 г. были обнаружены цисты, находящиеся на всех стадиях развития, в том числе и с уже зрелыми спорами. При этом у основной части цист спорообразование началось в январе–феврале, а завершалось с конца марта по июнь. В 1977 г. спорообразование было также растянутым и протекало от февраля до июля. Несколько нарушает общую картину сезонных изменений зараженности окуней *H. creplini* то обстоятельство, что в зимний период (ноябрь, декабрь, январь) в стадо окуней оз. Печа вливаются пришедшие из р. Печа особи, не зараженные миксоспоридиями. Благодаря этому уменьшается общий процент заражения исследованных рыб. Пришельцы в свою очередь заражаются *H. creplini*, что также влияет на растянутость сроков созревания спор. Особенно сильный приток речных особей наблюдался в конце 1975 г. и в начале 1976 г.

Во всех перечисленных выше случаях можно считать, что жизненный цикл рассматриваемых видов миксоспоридий равен или приближается к годичному. Однако продолжительность жизни не у всех миксоспоридий одинакова. Многие из них имеют более короткий жизненный цикл. Например, у *Myxidium bergense* жизненный цикл сравнительно небольшой продолжительности: его плазмодии попадались в желчном пузыре сайды (*Pollachius virens*) уже через 3.5 нед–2 мес после экспериментального заражения (Auerbach, 1910c). По-видимому, полное созревание спор наступает через 3 мес. *Myxobolus pseudodispar* и *M. musculi* встречаются во все сезоны на разных этапах созревания спор. Кашковский (1965б, 1967) считает, что *M. pseudodispar* имеет жизненный цикл продолжительностью примерно около 2 мес. а заражение им может происходить в любое время года.

Усиление зараженности рыб в отдельные месяцы связано с сезонными изменениями питания рыб. По данным Кашковского (1965б, 1967), Малаховой (1964), равно как и по нашим наблюдениям, *Myxidium rhodei* имеет жизненный цикл, многократно повторяющийся в течение года. Продолжительность его около 3 мес. При этом развитие *M. rhodei* не прекращается и зимой. Кашковский очень наглядно показал, что заражение плотвы из Ириклинского водохранилища может происходить в течение всего года, причем колебания экстенсивности и интенсивности ее зараженности в отдельные сезоны связаны с сезонными изменениями питания, что в свою очередь регулирует численность спор, заглатываемых в разное время. Переход на питание придонными водорослями и детритом усиливает заражение, питание зоопланктоном уменьшает его. Так, с января по апрель в кишечнике плотвы преобладает растительная пища, соответственно с января зараженность плотвы начинает повышаться и к апрелю достигает 73 % при интенсивности заражения до 99 цист. С апреля по июнь в кишечнике преобладают планктонные рачки, что вызывает падение зараженности к июню до 40%. Интенсивность заражения также падает до 28 цист в июле. С июля по ноябрь плотва опять переходит на питание детритом и водорослями, благодаря чему происходит второй подъем ее зараженности, которая к декабрю достигает 73 % при интенсивности заражения 231 циста. Наконец, в ноябре и декабре кишечник плотвы пустой, следствием чего является заметное сокращение зараженности в январе – 53 %, при интенсивности заражения 35 цист. Таким образом, у плотвы из Ириклинского водохранилища наблюдаются 2 подъема и 2 спада зараженности *M. rhodei*.

Шаова (1969в) считает, что увеличение заражения кубанской быстрянки *Myxobolus pseudodispar* в апреле и мае связано с более интенсивным добыванием пищи со дна. По-видимому, такой же многократно повторяющийся в течение года цикл имеют большинство других миксоспоридий. Заражение ими возможно в любое время года, а колебания численности в отдельные месяцы обусловлены

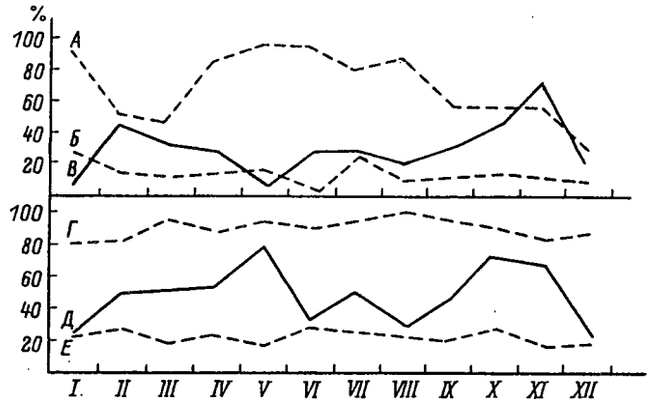


Рис. 183. Заражение *Fundulus heteroclitus* различными миксоспоридиями в течение года (*I–XII*) (из: Bond, 1939a).

А – Myxosoma funduli, Б – Myxobolus bilineatus, В – Myxidium folium, Г – Myxosoma subtecalis в мозгу, *Д – M. subtecalis* в плавниках, *Е – M. subtecalis* в почках. *По оси ординат* – зараженность рыб, в %.

сезонными изменениями состояния хозяев, их активностью и характером питания.

Однако подчас бывает очень трудно установить продолжительность жизни миксоспоридий в теле хозяина. Так, по данным Шульмана (1985, 1989), проводившего многолетние наблюдения над сезонной динамикой паразитов рыб Печозера (басейн р. Тулома), тканевой паразит гольяна *Myxobolus cybinae* имеет жизненный цикл, неоднократно повторяющийся в течение года. Цисты со зрелыми спорами этой миксоспоридии встречались на протяжении более 3 лет в любое время года. Однако высокая интенсивность заражения этим паразитом и разновременность созревания отдельных цист не давали возможности точно определить продолжительность его жизненного цикла.

Очень интересные круглогодичные наблюдения над зараженностью рыбы *Fundulus heteroclitus* миксоспоридиями провел Бонд (Bond, 1939a). По его данным, для развития миксоспоридий в теле этой рыбы необходимо примерно 50 дней. Однако сроки пребывания паразитов в рыбе бывают разные, и зависят от а) вида паразита, б) характера паразитирования, в) способа выхода спор наружу и г) сезонных изменений температуры, главным образом от связанных с ними изменений в экологии хозяина – рыбы. Так, например, паразитирование на плавниках способствует более раннему разрыву цист и выходу спор во внешнюю среду, особенно во время зарывания хозяина в грунт. Споры миксоспоридий, паразитирующих на жабрах, высвобождаются несколько позднее. Что касается паразитов мозга, то высвобождение их спор возможно только после смерти хозяина.

Соответственно каждый вид миксоспоридий, а иногда представители одного вида, паразитирующие в разных органах, ведут себя по-разному (рис. 183). Паразит мозга *Myxobolus bilineatus,* а также *Myxosoma subtecalis* в тех случаях, когда они обитают в мозгу или в почках, не меняют характера зараженности в течение всего года. Это связано с тем, что разрыва цисты и связанного с этим высвобождения спор при жизни хозяина не происходит, ибо оно становится возможным только в случае гибели хозяина, а вышеуказанные паразиты не настолько патогенны, чтобы вызвать эту гибель. Однако, у той же *M. subtecalis,* паразитирующей на плавниках, наблюдается иная картина сезонной зараженности. В мае отмечается высокая зараженность, в июне происходит заметное снижение заражения, в июле оно несколько повышается, в августе снова падает. Затем наступает сильное повышение зараженности, достигающее своего максимума в октябре и ноябре. В декабре и январе зараженность снова падает, затем постепенно повышается к маю. Причина небольшого июльского повышения зараженности пока неизвестна. Предполагается, что оно происходит только за счет заражения молоди или связана с какими-то еще нерасшифрованными экологическими моментами. Так или иначе, но в период усиленного питания рыб с июня до середины июля создаются предпосылки для массового заражения, что и наблюдается в виде неуклонного повышения зараженности к окрябрю. С наступлением холодов рыбы зарываются в грунт. При этом они могут при повышении температуры несколько раз выходить на поверхность. Зарывание воздействует на покровы тела и способствует разрыву цист и соответственно уменьшению зараженности. По мнению Бонда, в течение декабря происходит освобождение плавников от миксоспоридий, затем в течение последующего месяца имеет место новое заражение и накопление другого поколения миксоспоридий и, наконец, в течение еще 2–3 мес происходит созревание спор. Этим и объясняется 5-месячный интервал между осенним и весенним пиками наибольшего заражения. Несколько иначе ведет себя *M. funduli,* паразитирующая на жабрах. Поскольку сроки развития у нее и у *M. subtecalis* одинаковые, Бонд связывает эти различия с локализацией данных паразитов. Цисты, паразитирующие на жабрах, при зарывании рыбы в грунт более защищены от внешнего механического воздействия, чем цисты, расположенные на плавниках. У *M. funduli* наблюдаются два повышения зараженности: в мае–августе и в январе. По его мнению, в течение весны и лета должно быть два пика повышенной зараженности: в апреле–мае и августе, что должно примерно соответствовать срокам развития *M. subtecalis.* Однако вследствие защищенности цист резкого падения зараженности в июне–июле не наблюдается, благодаря чему образуется один сильно растянутый пик.

Далее, при осенне-зимнем понижении температуры, происходит более замедленное, чем у *M. subtecalis,* падение зараженности, достигающее минимума в декабре. Однако в январе происходит новое резкое увеличение зараженности, а затем в феврале и марте – ее снижение. Попытка объяснить январский пик и последующее падение зараженности быстрым созреванием и разрушением цист благодаря низким температурам и неблагоприятным условиям нам кажется мало убедительной. По-видимому, здесь действуют другие, не учтенные автором экологические факторы. Например, подход и включение в стадо не зараженных миксоспоридиями рыб, как это имело место в случае с *Henneguya creplini.*

Наконец, очень странно ведет себя *Myxidium folium* из желчных протоков и протоков печени разных рыб. Она дает два повышения зараженности: в феврале и в ноябре. По мнению автора, это свидетельствует о том, что продолжительность жизни плазмодиев и скорость созревания спор в зимний период заметно ниже, чем в летний. Нам кажется, что и в этом случае Бонду не удалось учесть каких-то очень важных экологических моментов, в связи с чем некоторые его выводы недостаточно обоснованы. Его наблюдения, однако, весьма ценны, так как наглядно показывают различную реакцию на сезонно-климатические изменения не только у разных видов, но и у представителей одного и того же вида. Кроме того, интересны указания на уменьшение зараженности некоторыми миксоспоридиями в зимний период. Наконец, особую ценность имеет его открытие, что скорость развития и продолжительность жизни даже одного и того же вида миксоспоридий может быть неодинаковой и зависеть от различных условий, в первую очередь от образа жизни и физиологического состояния хозяина. В свете этих данных придется, по-видимому, пересмотреть многие наши взгляды по поводу влияния сезонных изменений климата на паразитов.

По данным Донец (1982), заражение пескаря обыкновенного *Myxobolus gobiorum*

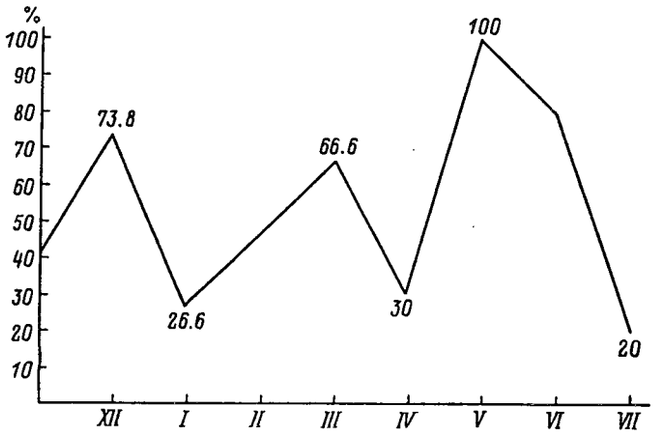


Рис. 184. Сезонные изменения (*XII, I–VII*) зараженности пескаря обыкновенного миксоспоридией *Myxobolus gobiorum*.

По оси ординат – зараженность, в %.

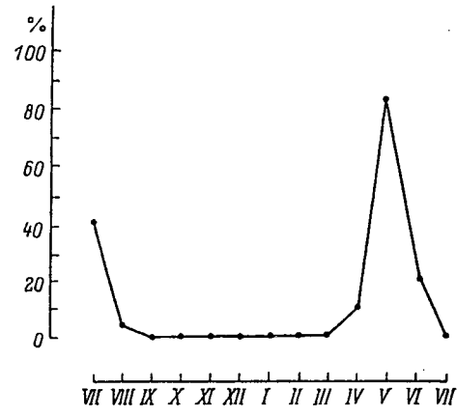
в р. Гиага (бассейн р. Кубань) имеет место, по-видимому, круглый год (к сожалению, исследования в августе и сентябре не проводились). При этом в одни месяцы (декабрь, февраль–март, май–июнь) наблюдались заметные подъемы заражения, а в ноябре, январе, апреле, июле значительные спады (рис. 184). По-видимому, спад в апреле связан с нерестом пескаря, когда он перестает питаться. Возможно, здесь имеет место и влияние паводка. Падение зараженности в июле определяется понижением активности вследствие высокой температуры воды (27–30 °С). Спад заражения в январе, возможно, связан также с понижением активности, но на этот раз вследствие воздействия низких температур (0–2 °С). Подъем зараженности, наоборот, связан с повышением активности пескаря и усиленным его питанием, что особенно четко наблюдается в мае, после нереста, когда экстенсивность заражения достигает 100 %. Столь резкие колебания зараженности *M. gobiorum* связаны также с донным образом жизни пескаря. Зрелые споры легко высвобождаются из цист, расположенных преимущественно на плавниках, так как трение плавников о грунт вызывает разрыв тонких стенок цист.

Таким образом, сезонные изменения климата могут оказывать как прямое, так и опосредованное (через сезонные изменения биологии рыб) влияние на миксоспоридий, что отражает двойственный характер среды обитания паразитов.

Одно время предполагалось, что ряд полостных паразитов – *Chloromyxum fluviatile, Ch. legeri, Sphaerospora cristata, Zschokkella nova, Zsch. costata* имеют одногодичный цикл (Малахова, 1961; Кандилов, 1964а, 1964б; Шульман, Рыбак, 1964; Кашковский, 1965б, 1967; Шульман, 1966). Эти выводы делались на основании того, что плазмодии со спорами наблюдаются у взрослых рыб только в период нереста. Исследования паразитофауны молоди многих рыб (Кулемина, 1969а; Юнчис, 1972а; Чернышева, 1979а, 1979б, и др.) показали, что в течение первого года жизни рыбы происходит многократное заражение миксоспоридиями, свидетельствующее о более коротком жизненном цикле. Такое заражение молоди связано с тем, что она остается вблизи нерестилищ, где обычно скапливаются споры. Взрослые рыбы, посещающие нерестилища только 1 раз в году, заражаются преимущественно однократно. При этом жизненный цикл этих миксоспоридий у молоди может или неоднократно повторяться в течение всего года, как это, например, имеет место у *Chloromyxum fluviatilis* на плотве, где за 1 год отмечается 3 периода заражения (Юнчис, 1972а; Юнчис, Чернышева, 1977), или прерываться на зиму (рис. 185). Так,

Рис. 185. Сезонные изменения (*VII–XII, I–VII*) зараженности карпа миксоспоридией *Sphaerospora renicola* (из: Grupcheva et al., 1985).

По оси ординат – зараженность, в %.



например, по данным Чернышевой (1979а, 1979б), у молоди щуки в течение лета дважды наблюдается заражение *Chloromyxum esocinum*. Зимой заражения не происходит.

Взрослые рыбы, посещающие нерестилища, только раз в году заражаются преимущественно однократно в период нереста. Однако сравнительно часто приходится наблюдать спорообразование и в другие сезоны. Донец (1964) отмечает наличие зрелых спор *Myxidium lieberkuehni* у единичных экземпляров взрослой щуки в августе. С. С. Шульман (1966) наблюдал это явление в конце сентября. Б. С. Шульман (1985, 1989) отмечал, что массовое заражение и созревание спор *Chloromyxum esocinum* у взрослых щук в Печозере происходит лишь в мае–июне, т. е. во время нереста. Вторичное заражение взрослой щуки наступает лишь спорадически, причем каждый год в разные сезоны: в 1974 г. в августе, в 1975 г. в июле, августе и сентябре, в 1976 г. в январе, апреле и с июля по сентябрь. По его мнению, это заражение или носит случайный характер, или связано с временным пребыванием взрослой щуки в местах скопления спор, т. е. на нерестилищах. С этим же, по-видимому, связано и заражение (с последующим спорообразованием) взрослых рыб некоторыми миксоспоридиями со сравнительно коротким жизненным циклом.

Несколько иначе обстоит дело с заражением взрослого речного гольяна паразитом мочевого пузыря *Chloromyxum mitenevi*. Здесь его инвазия наблюдается в течение почти всего года, за исключением 2 мес, которые в каждом году обычно не совпадают. По мнению Б. С. Шульмана (1985), это связано с тем, что гольяны не отходят далеко от мест скопления спор, что и обусловливает их почти постоянное заражение данным паразитом.

Каждый вид имеет свой срок развития в рыбе. Как показали на некоторых пресноводных миксоспоридиях Юнчис и Чернышева (1977), он может быть коротким (например, у *Chloromyxum esocinum* 15–20 дней; у *Ch. cristata, Myxidium lieberkuehnii, Myxosoma anurum* примерно месяц; у *Myxobolus musculi* и *Zschokkella costata* в плотве 45 дней) или длительным: у *Chlotomyxum dubium* 5 мес; у *Ch. mucronatum* 4 мес; у *Myxobolus pseudodispar* 1.2–2 мес; у *M. dispar* 3–5 мес; у *M. bramae* 6 мес. Даже у одного вида сроки развития могут быть разными. Так, *Chloromyxum fluviatile* в молоди уклеи и язя развивается 10–11 дней, а в плотве весной 14–15 дней, летом 1.5–2 мес, зимой до 2.5 мес.

К этому нужно добавить, что, как уже говорилось, споры многих видов миксоспоридий становятся инвазионными не сразу после выхода во внешнюю среду, а лишь по прошествии определенного для каждого вида периода дозревания („aging"). Это явление, первоначально отмеченное для *Myxosoma cerebralis* (Успенская, 1955а, 1955б, 1978б; Hoffman, Putz, 1969, 1971; Hoffman, 1971a, 1971b, и др.), в дальнейшем было подробно изучено на других видах миксоспоридий: *Chloromyxum fluviatile, Myxobolus bramae, M. pseudodispar, M. musculi* (Юнчис, 1974). Отсюда ясно, что в настоящее время нет еще четкого представления о продолжительности жизни миксоспоридий. Как справедливо было отмечено (Чернышева,

Юнчис, 1976; Юнчис, Чернышева, 1977), мы в лучшем случае можем установить лишь сроки встречаемости паразита или сроки его развития внутри рыб. Все это свидетельствует о необходимости еще более глубокого изучения жизненных циклов миксоспоридий на фоне сезонных изменений климата с обязательным учетом экологии рыб.

Являясь животными с далеко зашедшей адаптацией к паразитическому образу жизни, миксоспоридии в значительной степени осуществляют регуляцию своих взаимоотношений со средой II порядка через среду I порядка, т. е. хозяина. Поэтому особенности их жизненного цикла часто в большей степени связаны с жизненным циклом хозяина, т. е. с вторичными периодическими экологическими факторами, чем с вызывающими их первичными периодическими факторами. Отсюда исключительная зависимость миксоспоридий от самых разнообразных нюансов биологии хозяина, большая лабильность и разнообразие в прохождении жизненного цикла даже у одного и того же вида.

6.4. Влияние комплекса факторов на зараженность рыб

Рассматривая различные экологические факторы, оказывающие влияние на зараженность рыб миксоспоридиями, мы выделяли их из общей системы факторов и старались рассматривать изолированно от других.

Естественно, что в каждом случае действовал целый комплекс факторов, в котором превалировал тот или иной компонент. Примером воздействия разнообразных факторов на зараженность рыбы миксоспоридиями может служить храмуля. Эта рыба – типичный фитофаг, питающийся со дна и с подводных предметов. В связи с этим она сильно заражена миксоспоридиями. По данным Гогебашвили (1970) в Сионском водохранилище, где хорошо представлены мелководные прогреваемые участки и имеется большое количество разнообразных экологических ниш, наличие которых создает благоприятные условия для существования разнообразных видов рыб, беспозвоночных и их паразитов, у храмули обнаружено 14 видов миксоспоридий. В Тбилисском водохранилище, где имеются значительные глубины и наблюдается резкое нарастание их по направлению от берега к середине, сокращена площадь литоральных участков, в связи с чем отмечается уменьшение разнообразия условий и качественного разнообразия гидрофауны. Однако здесь встречаются и мелководные, сильно прогреваемые участки с развитым фитобентосом, что позволяет храмуле, приуроченной к этим участкам (Деметрашвили, 1950), не менять характера своего питания. В результате наблюдается значительная ее зараженность миксоспоридиями (12 видов при общей зараженности 73 %), хотя и не столь сильная, как в Сионском водохранилище. В р. Кура, в районе Тбилиси–Дардабан благодаря мелководью и сравнительно небольшому течению сохраняется высокая зараженность миксоспоридиями – 11 видов при высокой экстенсивности инвазии.

Иная картина наблюдается в азербайджанском участке Куры. В районе нижнего бьефа Варваринского водохранилища храмуля оказалась вообще свободной от миксоспоридий, что, по-видимому, связано с сильным течением, сносящим споры. В Мингечаурском водохранилище влияние течения отсутствует. Однако и здесь наблюдается очень слабая зараженность храмули миксоспоридиями – всего 2 вида при общей зараженности 27 %. Это связано с своеобразным режимом данного водоема, который до постройки Нурекской ГЭС был самым глубоким в бывшем Советском Союзе. Благодаря постоянному подтоку более холодной, сильно минерализированной воды, опускающейся на дно, создается резкая стратификация. Низкая температура, сильная минерализация и пониженное насыщение

кислородом в придонных слоях привели к полному исчезновению фитобентоса. К тому же теплолюбивая храмуля не опускается на глубину более 16 м (Деметрашвили, 1963). В связи с этим она вынуждена перейти к питанию фитопланктоном и обрастаниями затопленных деревьев. Возникшая при этом пространственная изоляция храмули от дна водоема резко ограничивает возможности заглатывания ею спор миксоспоридий.

Наконец, в горных участках бассейна Куры обнаружено 2 вида миксоспоридий *Myxobolus musculi* и *M. dispar*. В данном случае сохранению этих видов способствует наличие в отдельных участках заводей, отличающихся небольшими глубинами, замедленным течением и хорошей прогреваемостью воды, что способствует скоплению здесь большого количества беспозвоночных и рыб. Ко всему этому можно добавить, что, по данным Джалилова (1966), самаркандская храмуля в пойменных водоемах р. Вахш, где течение практически отсутствует, полностью лишена миксоспоридий. В данном случае лимитирующее влияние оказало осолонение.

Таким образом, в каждом конкретном случае тот или иной фактор или сочетание их оказались решающими в определении качественного состава миксоспоридий и степени зараженности ими храмули.

В заключение можно отметить, что, наблюдая лимитирующее воздействие того или иного фактора на фауну миксоспоридий, мы почти всякий раз сталкиваемся с адаптацией определенных видов к этому фактору. Эта адаптация осуществляется или путем непосредственной морфофизиологической или экологической адаптации самого паразита, или путем использования тех или иных физиологических и экологических особенностей хозяина. Факт приуроченности миксоспоридий к разнообразным костистым рыбам из водоемов с самыми различными режимами свидетельствует о том, что они хорошо адаптированы к своим хозяевам и полноценно используют их для регуляции своих взаимоотношений с внешней средой.

6.5. Специфика фауны морских миксоспоридий

Рассматривая экологию миксоспоридий, мы старались использовать весь известный материал – как по пресноводным, так и по морским видам. Однако последние изучены хуже, а главное, они в меньшей степени подвергались экологическому анализу. Между тем крайне необходимо оттенить своеобразие морских условий, где миксоспоридии возникли и прошли первые этапы своей эволюции. В данном разделе мы попытались собрать воедино все имеющиеся об этом сведения.

В настоящее время морская фауна миксоспоридий уступает пресноводной по числу известных видов (табл. 10). В то же время она заметно превосходит пресноводную фауну по разнообразию: если в морских водах известны уже представители 31 рода, то пресноводная фауна насчитывает только 19 родов. Это отражает многообразие морфологических особенностей как спор, так и вегетативных стадий, что, по-видимому, является следствием, во-первых, колоссального разнообразия экологических ниш, а во-вторых, более длительной истории.

Другой особенностью морской фауны миксоспоридий можно считать наличие мелких и крупных примитивных таксонов. Только в морях существует отряд Multivalvulida с многостворчатыми спорами и подотряд Sphaeromyxina с самыми примитивными спорами. С другой стороны, типично морскими родами можно считать *Ceratomyxa, Leptotheca* и других, обладающих самыми примитивными плазмодиями. Лишь единичные представители рода *Ceratomyxa* смогли перейти на пресноводных рыб, что, по-видимому, произошло сравнительно недавно. Обилие

примитивных таксонов – результат и свидетельство морского происхождения миксоспоридий.

Определенные различия имеют место и в адаптации спор к внешней среде.

Если у пресноводных миксоспоридий обычно наблюдается адаптация либо к парению или медленному опусканию, либо к быстрому опусканию на дно, то у морских рыб наряду с этими направлениями адаптаций часто встречаются их сочетания. Так, крупные размеры спор и полярных капсул у *Palliatus* несомненно способствуют опусканию спор, а парашютообразная мембрана обеспечивает парение.

Как мы уже отмечали в гл. 5 (раздел 5.1), споры типа *Ceratomyxa* хорошо обеспечивают парение, однако крупные размеры спор *C. schulmani, C. pacifica* и; наконец, гигантские для миксоспоридий споры *C. tenuispora,* толщина которых приближается к 1 мм, несомненно способствуют опусканию на большие глубины. То же самое можно сказать о спорах *Myxidium gigantissimus* и др.

На примере *Ceratomyxa maxima* прослежено влияние размеров споры на приуроченность к хозяевам из определенного горизонта водной толщи: чем крупнее размеры спор и полярных капсул, тем к более глубоким горизонтам они приурочены.

Таким образом, у морских миксоспоридий мы часто наблюдаем адаптацию и к парению, и к опусканию на определенную глубину. Образно выражаясь, споры морских миксоспоридий обладают одновременно и грузилом, и поплавком, что обеспечивает им приуроченность к определенным горизонтам.

Течение в морских водоемах, как горизонтальное, так и вертикальное, также оказывает большое влияние на споры миксоспоридий, при этом оно в одних случаях способствует заражению, в других – оказывает лимитирующее воздействие.

В морских акваториях не осуществился переход двустворчатых миксоспоридий к тканевому паразитизму. Однако именно в морских акваториях возник отряд многостворчатых миксоспоридий, эволюция которого пошла по пути адаптации к внутриклеточному паразитизму, что позволило некоторым из них в дальнейшем перейти и к тканевому паразитизму.

Наиболее богата миксоспоридиями шельфовая зона, где создаются оптимально благоприятные условия для попадания в хозяина и где они, по-видимому, возникли. Отсюда началось освоение всех остальных зон, где число видов уменьшается. Большая древность морских миксоспоридий обеспечила всесветное распространение некоторых примитивных видов, например *Sphaeromyxa balbiani.* Широкий ареал имеют паразиты глубоководных рыб.

Таковы основные особенности морских миксоспоридий.

ГЛАВА 7

СПЕЦИФИЧНОСТЬ

Рассматривая биологию миксоспоридий, нельзя обойти вниманием столь характерное для всех паразитов проявление специфичности по отношению к определенному виду хозяина или кругу хозяев. Уже при первом знакомстве с паразитами исследователям бросалась в глаза их приуроченность к определенному виду или группе видов хозяев. С прошлого столетия предпринимались попытки осмыслить это явление, интерес к которому тем более оправдан, что оно имеет наряду с теоретическим и большое практическое значение.

В данной главе мы не ставим своей задачей дать исчерпывающий обзор всех работ, посвященных этому вопросу, тем более что в настоящее время как в русской, так и в зарубежной литературе накопилось большое количество обзорных и специальных статей. Мы ставим себе целью только изложение своих взглядов на проявление специфичности у миксоспоридий с привлечением в качестве примеров и дополнительных иллюстраций сведений, касающихся других групп паразитов.

Воспринимая специфичность только как приуроченность, смешивая и даже идентифицируя эти два неоднозначных понятия, многие авторы не поняли сложности данного явления. Считая, что тело хозяина полностью ограждает паразита от влияния внешней среды, они при изучении групп, сравнительно строго приуроченных к определенным хозяевам, воспринимали специфичность как какую-то абсолютную и неизменную категорию. Это привело некоторых исследователей к извращенному пониманию специфичности. Критика подобных взглядов дана во многих работах советских исследователей (Догель, 1941, 1974в; Дубинин, 1950, 1951; Шульман, 1954, 1958а).

Между тем приуроченность паразита к определенному (узкому или широкому) кругу хозяев есть не первопричина, а конечный результат очень важного его свойства – наличия у каждого вида паразита адаптации к своему хозяину, т. е. к своей среде обитания I порядка. Адаптация к среде обитания характерна для каждого живого организма. Однако у паразитов это явление усложнено. В то время как свободноживущий организм имеет только одну среду обитания, у паразита эта среда двойственна: организм хозяина, т. е., в терминологии Догеля (1927, 1941, 1947в) и Павловского (1934), среда I порядка, и окружающая хозяина среда, т. е. среда II порядка. При этом среда обитания I порядка – хозяин – сама является живым организмом, который активно реагирует на существование в нем паразита и вступает с ним в определенные отношения, обеспечивающие существование системы паразит–хозяин. В результате паразит в той или иной мере навязывает хозяину регуляцию своих взаимоотношений с внешней средой – средой II порядка. Столь сложные взаимоотношения паразита с двойственной средой обитания вынуждают паразитологов при изучении паразитов рассматривать адаптированность к среде I порядка – хозяину отдельно, присваивая ей особый термин – специфичность.

По нашему мнению, в понятие специфичности должны входить все формы

адаптации паразита к хозяину: способность преодолевать защитные реакции, которые хозяин противопоставляет паразиту, морфологическая, физиологическая и экологическая приспособленность к существованию в данном хозяине.

Рассматривая приспособленность паразитов к хозяину, никогда не следует забывать, что даже в тех случаях, когда паразит почти полностью осуществляет через хозяина свои взаимоотношения с внешней средой (II порядка), сам хозяин продолжает существовать в этой среде, благодаря чему сохраняется, хотя и в опосредованном виде, зависимость от этой среды и самого паразита. Экологические условия, окружающие самого хозяина, продолжают оказывать большое влияние на паразита, так как они определяют и возможность попадания паразита в хозяина, и состояние самого хозяина, т. е. среды, в которой живет паразит, и ряд других моментов, благоприятствующих или ограничивающих возможность прохождения паразитом жизненного цикла. Влияние всех этих условий может вызвать ответно-приспособительные реакции паразита. Таким образом, специфичность является экологически обусловленным свойством.

Специфичность, как и всякая адаптация организма к определенному образу жизни, складывается не сразу, а в течение длительного времени, за которое происходят накопление и стабилизация ряда приспособлений, вырабатываемых паразитом. Специфичность можно понять только как наследственно закрепленное свойство, отражающее определенный этап специализации и эволюции паразитов.

Естественно, что, хотя специфичность проявляется в виде адаптированности отдельной особи, она является видовым признаком (Киршенблат, 1941; Марков, 1953; Быховский, 1957). Однако нам кажется, что в некоторых случаях можно говорить о специфичности более высоких таксономических единиц – родов, семейств и выше. Так, например, взрослые стадии ленточных червей и мариты трематод в основном являются паразитами позвоночных животных; партеногенетические поколения трематод (спороцисты и редии) – паразиты брюхоногих и пластинчатожаберных моллюсков; моногенеи – паразиты рыб (только отдельные виды приспособились к существованию на других позвоночных, живущих в воде или связанных в своем развитии с водой).

Миксоспоридии в основном паразитируют в костистых рыбах (подкласс Teleostei). Только сравнительно небольшое число видов сумело приспособиться к паразитированию на других позвоночных, живущих в воде.[1] В первую очередь это относится к экологически и филогенетически близкой к костистым рыбам группе – хрящевым рыбам (Elasmobranchia), у которых обнаружено около 40 видов, далее следуют амфибии (12 видов), водные рептилии (6), миксины (2), миноги (1). Учитывая, что у костистых рыб встречено более 1000 видов миксоспоридий, можно с уверенностью утверждать, что класс Myxosporea является группой, в основном приспособленной, а потому и приуроченной к костистым рыбам. По данным других авторов мы знаем, что у паразитов имеет место проявление специфичности к определенному кругу хозяев и на уровне таких крупных таксонов, как отряд и семейство. Так, 13 из 20 семейств моногеней встречаются только на представителях одного отряда своих хозяев (Быховский, 1957).

У миксоспоридий мы такого явления почти не наблюдаем: для отрядов, подотрядов и семейств этих паразитов характерна определенная приуроченность к костистым рыбам, однако внутри этой группы они встречаются на самых разнообразных ее представителях. Исключение составляет лишь род *Palliatus,* все 3 вида которого паразитируют на представителях сем. гладкоголовых (Alepocephalidae). Миксоспоридии многих морских семейств не могут паразитировать на рыбах,

[1] Исключение составляют лишь *Fabespora vermicola* и *Fabespora* sp., паразитирующие в паренхиме трематод из кишечника рыб (Overstreet, 1976; Siau et al., 1981).

относящихся к пресноводным отрядам и семействам; в свою очередь представители некоторых пресноводных семейств миксоспоридий не встречаются на морских рыбах. Однако это обусловлено чисто экологическими причинами и совершенно не связано с систематическим положением хозяев.

Почти то же самое мы можем сказать и о родах. Только в том случае, когда эти роды монотипичны или содержат очень ограниченное число видов, они имеют узкий круг хозяев; например, монотипичный род *Agarella,* единственный представитель которого *A. gracilis* встречается на двоякодышащей рыбе *Lepidosiren paradoxus.*

Любой монотипичный род не может служить примером родовой специфичности, ибо он свидетельствует только о специфичности единственного вида. Даже у небогатых видами родов наблюдается широкий круг хозяев. Так, один вид – *Caudomyxum nanum* – паразитирует в налиме, в то время как другой – *C. caudatum* – в тритоне (*Moilge cristata*). Это же можно сказать о роде *Coccomyxa.* Три представителя этого рода *C. morovi, C. claviforme* и *C. oviforme* встретились соответственно в костистых рыбах *Clupea pilachardus, Chilomycterus spinosus* и *Beryx splendens,* относящихся к разным семействам. Один вид рода *Ortholinea – O. orientalis* встречается в представителях разных семейств: наваге (Cadidae) и беломорской сельди (Clupeidae), другой вид – *O. divergens* – опять-таки в нескольких видах из разных семейств: *Pleuronichthys verticalis, Hippoglossoides limandoides* (Pleuronectidae), *Blennius pholis* (Blenniidae), *Crenilabrus melops, C. pavo* (Labridae), третий вид – *O. polymorpha* – у 2 видов рода *Obsanus* (Batrachoididae), четвертый вид – *O. gobiusi* – у бычка-травяника (Gobiidae) и тихоокеанской сельди (Clupeidae).

Таким образом, мы не можем говорить о том, что роды миксоспоридий приурочены к более узкой систематической группе хозяев, чем весь подкласс.

Иначе обстоит дело с отдельными видами миксоспоридий. Здесь во всех случаях выражена бóльшая или меньшая ограниченность круга хозяев. Прежде чем обратиться к разбору проявления специфичности у отдельных видов миксоспоридий, мы позволим себе сделать общие замечания по поводу проявления специфичности. Как и всякая адаптация, она может проявляться двояким образом. Во-первых, круг хозяев бывает узким или широким. Хорошо приспособленные к своим хозяевам паразиты обычно имеют узкий круг хозяев. В то же время можно себе представить, что некоторые виды паразитов развивались не по пути узкой адаптации, а, наоборот, выработали в себе способность паразитировать на широком круге хозяев. Таким образом, паразитирование и на узком, и на широком круге хозяев является одной из форм специализации паразитов. По мнению Быховского (1957), вообще следует говорить не о наличии или отсутствии специфичности, так как таковая имеется у всех паразитических видов, а о более узком или широком проявлении адаптированности к кругу хозяев.

Специфичность проявляется, во-вторых, в степени строгой адаптированности паразита к кругу своих хозяев, которая иногда частично, иногда полностью может исключить возможность существования в других хозяевах, т. е. за пределами этого круга. В данном случае уместно сравнение со стенобионтными и эврибионтными животными. Адаптация к каким-нибудь условиям в одних случаях может исключить существование в иных биотопах, в других же случаях не исключает возможность такого существования, хотя и в более или менее угнетенном состоянии. По данным Бонда (Bond, 1939a), *Fundulus diaphanus* при экспериментальном заражении в большей степени заражается миксоспоридиями *Myxosoma subtecalis* и *M. funduli,* чем *Fundulus heteroclitus.* При этом развитие миксоспоридий во второй рыбе идет медленнее, чем в первой. Следовательно, данные миксоспоридии более адаптированы к *F. diaphanus,* что, однако, не исключает возможности их существования и развития в *F. heteroclitus.* Возможность существования на других хозяевах

играет важную роль для эволюции паразита, так как именно это явление обеспечивает переход и освоение паразитом нового хозяина, что в свою очередь стимулирует дивергенцию паразитических видов.[2]

Степень специфичности паразита на разных фазах его развития неодинакова. По мнению Дубининой (1953), она сильнее всего проявляется на той фазе, на которой организм паразита претерпевает более существенные и сложные процессы морфологической перестройки и поэтому бывает более требовательным к условиям, необходимым для жизни и развития. Наиболее ярко специфичность у большинства цестод выражена по отношению к окончательному хозяину, в котором происходят закладка и созревание половой системы. По данным Дубининой, различные виды ремнецов проявляют бóльшую специфичность по отношению к их второму промежуточному хозяину – рыбе, чем к окончательному – рыбоядной птице. Это несомненно связано с тем, что закладка и развитие гонад у них происходят именно на стадии плероцеркоидов. Кроме того, у самих плероцеркоидов на более ранних стадиях, когда органогенез еще не начался, специфичность выражена слабее. То же наблюдается у скребней: специфичность в большей степени проявляется по отношению к промежуточным хозяевам, так как именно в это время происходит закладка и развитие большинства органов. Трематоды менее всего специфичны к вторым промежуточным хозяевам на стадии метацеркарии, где обычно слабо выражен органогенез. Соответственно для них характерен очень широкий круг хозяев. Более узок круг окончательных хозяев у мариты, когда у нее осуществляется закладка и развитие половой системы, особенно у партеногенетических поколений; здесь внутри одного хозяина происходит превращение мирацидия в спороцисту, зарождение и развитие в ней нескольких поколений редий, а в последних – зарождение и развитие церкарий. Нет ничего удивительного в том, что наиболее строгое проявление специфичности у трематод наблюдается по отношению к их первым хозяевам – брюхоногим и двустворчатым моллюскам. По-видимому, эта закономерность распространяется и на миксоспоридий, однако ее очень трудно уловить. Возможно, с этим явлением связаны сравнительно частые находки на некоторых видах рыб цист, лишенных спор и обозначаемых как *Myxosporidia* gen. sp. Отсутствие спор лишает возможности определить видовую и даже родовую принадлежность паразита и подтвердить это предположение.

Полянский и Шульман (1956) наблюдали в желчном пузыре ершей в возрасте 1–1.5 мес плазмодии, лишенные спор. У более старших возрастов они ни плазмодиев, ни спор не обнаружили. Не исключено, что это были вегетативные формы неспецифичных миксоспоридий, которые так и не смогли завершить свой жизненный цикл в несвойственном им хозяине.

[2] Заслуживают упоминания весьма интересные опыты Павловского и Гнездилова (1939), которые показали, что плероцеркоиды широкого лентеца могут при искусственном скармливании жить не только в рыбах, но и в миногах, лягушках, ящерицах, гадюках, черепахах и др. холоднокровных животных. Считается, что эти опыты служат доказательством того, что круг потенциальных хозяев паразита значительно шире круга фактических хозяев. На самом же деле эти опыты доказывают как раз противоположное явление – определенную ограниченность круга хозяев. Дело в том, что если бы плероцеркоид был проглочен подходящим хозяином (человеком, собакой, или каким-нибудь другим теплокровным), он бы развился во взрослого половозрелого паразита. Между тем попав в кишечник холоднокровного, т. е. недостаточно подходящего для последующего развития хозяина, он не только не продолжает дальнейшего развития, но и спасается бегством из кишечника, внедряясь в различные органы полости тела. Таким образом, мы имеем дело с явлением большой устойчивости организма паразита, создающей возможность переживания в несвойственных ему хозяевах. Наличие такой способности – причина появления резервуарных, т. е. необязательных для данного паразита хозяев. Для выяснения же круга вторых промежуточных, а не резервуарных хозяев следовало бы произвести заражение не плероцеркоидами широкого лентеца, а его процеркоидами, как это обычно и имеет место в природе.

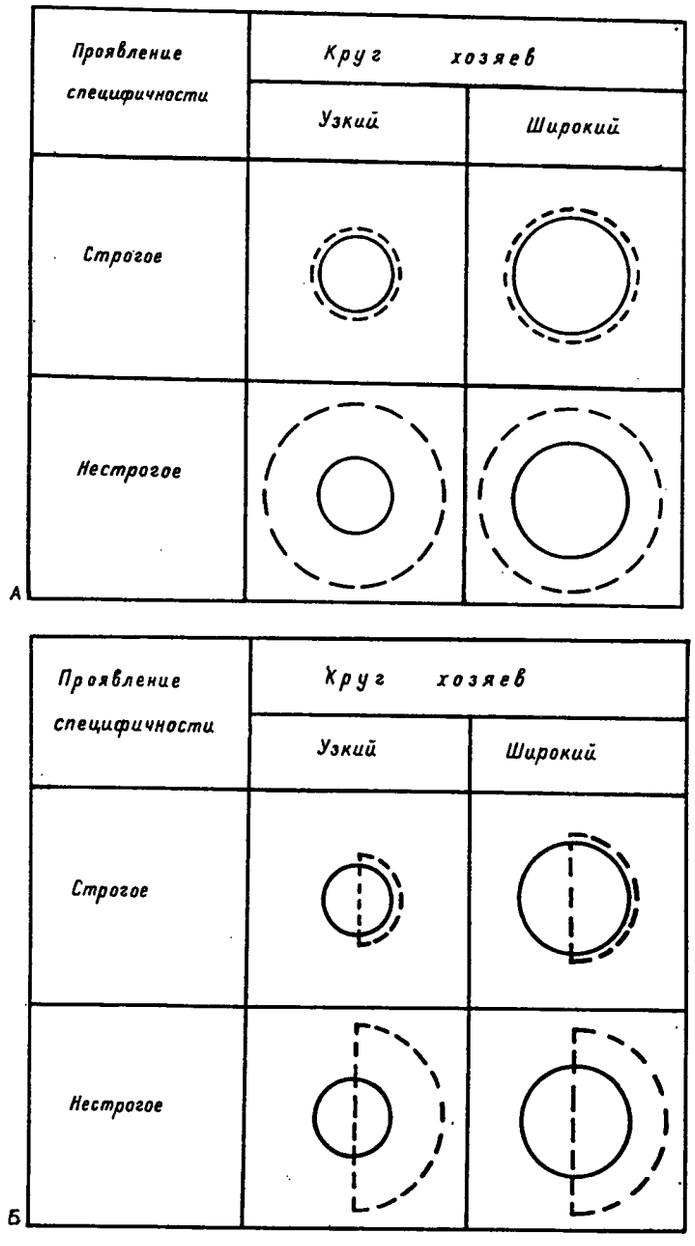


Рис. 186. Соотношение специфичности и встречаемости (из: Шульман, Добровольский, 1977).

***А* – при совпадении ареалов паразита и хозяина, *Б* – при их несовпадении. *Сплошной линией* изображена специфичность (круг специфичных хозяев), *прерывистой* – встречаемость (круг специфичных и неспецифичных хозяев).**

Исходя из того, что мы не всегда можем свести факт существования паразита в каком-нибудь хозяине только к явлению специфичности, Быховский (1957) предложил кроме понятия „специфичность" ввести также и понятие „встречаемость". Основное отличие явления встречаемости от специфичности следующее. Встречаемость – это явление в статике, конечный результат взаимодействия специфичности паразитов с различными факторами внешней среды. Специфичность – это явление в динамике, в значительной степени определяющее только возможность заражения этим паразитом. Часто при строгом проявлении специфичности встречаемость и специфичность совпадают и паразит не встречается за пределами круга хозяев, к которым он адаптирован (рис. 186). Как мы уже отмечали, при нестрогом проявлении специфичности паразит может существовать и за пределами круга своих хозяев. В этом случае встречаемость паразита окажется шире специфичности. Наконец, в случае, когда ареалы паразита и его хозяев не совпадают, встречаемость будет уже, чем специфичность. На Амуре и в водоемах Китая амурский сазан (*Cyprinus carpio haematopterus*) и золотой карась (*Carassius auratus gibelio*) имеют много видов миксоспоридий (*Myxidium cuneiforme, Sphaerospora cyprini, S. angulata, Chloromyxum carassii, Ch. koi, Myxosoma acuta, M. sphaerica, Myxobolus koi, M. orientalis, M. rotundatus, M. artus, Thelohanellus dogieli, Henneguya donecae, H. zykaweinsis* и др.),которые отсутствуют на сазанах и карасях из водоемов Европы и Средней Азии. Из них *Thelohanellus dogieli* вместе с интродуцированными сазанами завезен в бассейн Дуная.[3] Не подлежит сомнению, что при завозе других паразитов в европейские водоемы они легко перейдут на золотистого карася (*Carassius carassius*) и европейских сазанов и карпов.

Итак, в случаях, когда встречаемость шире специфичности, появляется возможность существования паразита на несвойственных ему хозяевах. Именно благодаря этому осуществляется переход, а подчас и дальнейшее приспособление паразитов к новым хозяевам. Таким образом, относительный характер специфичности, создающий возможность перехода при определенных условиях на новых хозяев, является одним из основных условий, способствующих эволюции паразитов, их дивергенции и образованию новых видов и родов.

Развитие системы паразит–хозяин идет различными путями: с одной стороны, может иметь место тесная связь филогенеза хозяина и паразита, длительное приспособление паразита к своему хозяину и связанная с этим более или менее строгая специфичность к одному хозяину или к узкому их кругу. С другой стороны, возможно расшатывание специфичности паразитов, расширение круга хозяев, переход паразита на совершенно несвойственных ему хозяев и в конечном итоге при дальнейшем адаптировании к новому хозяину – возникновение новых систем паразит–хозяин. В первом случае наблюдается закономерная связь и параллелизм между эволюцией паразитов и их хозяев. Именно это явилось причиной появления так называемых правил для некоторых групп паразитических организмов. Таковы „правило Фурмана" для птичьих ленточных червей („различные виды птичьих тенний всегда живут в одной из двадцати различаемых нами групп птиц"), „правило Быховского" для моногенетических сосальщиков („для представителей рода *Dactylogyrus* характерным является паразитирование или на одном виде хозяина, или на нескольких близких между собой и относящихся к одному роду видов, или на таких видах, которые хотя и относятся к разным родам, но дают между собой помеси") (Быховский, 1957, с. 236).

Весьма вероятно, что для некоторых строго определенных групп паразитов справедливы и более ответственные утверждения, как например „правило

[3] По мнению Молнера и Ковач-Гаер (Molnar, Kovács-Gayer, 1981–1982), в Дунай завезены 2 вида – *T. nikolskii* и *T. hovorkai*, которые Шульман (1962) считает синонимами *T. dogieli*.

Эйхлера" („общие предки современных паразитов были паразитами общих предков современных хозяев"), „правило Фаренгольца" („родственные отношения хозяев можно непосредственно выводить из родственных отношений их постоянных паразитов") и „правило Шидата" („филогенетический возраст хозяина можно непосредственно определять по высоте организации их постоянных паразитов") (Eichler, 1940).

Сами по себе эти „правила" выведены большей частью путем вполне достоверных наблюдений над определенной группой паразитов. Ошибочны лишь попытки возвести эти частные случаи эволюции системы паразит–хозяин в абсолют и считать их обязательными для всех групп паразитов.

Между тем второй путь развития системы паразит–хозяин дает как раз противоположные результаты: один и тот же или близкие виды паразитов могут существовать на филогенетически далеких друг от друга хозяевах. Все это неоспоримо свидетельствует о том, что в создании системы паразит–хозяин, в ее эволюции, равно как и в развитии специфичности паразита, большую роль играет не только среда I порядка – организм хозяина, но и среда II порядка, в которой существует сам хозяин. Догель (1941, 1947в), говоря о кишечных паразитах, отмечает, что „формирование кишечной паразитофауны идет по равнодействующей двух сил: исторических (родственные связи между хозяевами) и экологических (одинаковость питания и др.)". Если понимать под экологическими факторами не только питание, но и вообще все условия существования хозяина, то именно это обобщающее правило можно распространить и на все остальные группы паразитов.

В свете высказанных соображений рассмотрим проявление специфичности у отдельных видов миксоспоридий.

Следует отметить, что решение этого вопроса у миксоспоридий несколько затруднено, поскольку не выработано еще единого взгляда на видовые критерии. Ряд авторов без должной критической оценки описывали миксоспоридий, опираясь только на один признак – вид хозяина. В результате мы часто имеем дело с искусственными видами (например, *Myxobolus balleri, M. scardinii* и др.), часть из которых уже сведена в синонимы, часть же дожидается своей очереди. Таким образом, число видов миксоспоридий, которые адаптированы к узкому кругу хозяев, в настоящий момент скорее преувеличено. Однако и в этом случае список сравнительно невелик.

Первый небольшой обзор проявления специфичности миксоспоридий был сделан Ауербахом (Auerbach, 1910c). Уже он обратил внимание на то, что миксоспоридии редко обладают узкой специфичностью, а, наоборот, проявляют бо́льшую склонность к паразитированию на широком круге хозяев. В дальнейшем специально на этом вопросе никто не останавливался, хотя при описании отдельных видов, естественно, упоминалась их приуроченность к определенным хозяевам. Анализ проявления специфичности у миксоспоридий проведен Донец (1964). Учитывая, что при описании видов миксоспоридий не было единого подхода, она в своем анализе ограничилась только собственным материалом по миксоспоридиям Украины. Из тех же соображений мы в данной главе учитываем только миксоспоридий бывшего Советского Союза, взятых в первую очередь из собственных коллекций, или проверенные данные по ним других авторов.

Всего число видов миксоспоридий, приуроченных только к одному хозяину, равно 61, что составляет 21.0 % всей фауны пресноводных слизистых споровиков в пределах СНГ (табл. 19). Невелико и число миксоспоридий, специфичных к нескольким близкородственным видам, – 23 вида, т. е. 7.9 %. Сравнительно редки миксоспоридии, паразитирующие на представителях только одного рода, – 24 вида. Эти виды составляют всего 8.3 % миксоспоридий нашей фауны. Следует,

Таблица 19

Специфичность миксоспоридий к разным группам хозяев в пресноводных водоемах СНГ

Специфичность	Количество видов	
	экз.	%
К одному виду	61	21.0
К близким видам	23	7.9
К роду	24	8.3
К семейству	88	30.1
К нескольким семействам	23	7.9
К фаунистическому комплексу	35	12.1
Неясная	36	12.7
Всего	290	100.0

однако, заметить, что эта цифра, по нашему глубокому убеждению, сильно завышена. Мы уже отмечали, что такая „родовая специфичность" проявляется по отношению или к монотипичному роду, или к семейству, содержащему 1 род. В первом случае это фактически специфичность к одному виду, во втором – к семейству.

Малое количество примеров специфичности паразитов к роду хозяина связано с несколькими причинами. Во-первых, именно в определении рода в наибольшей степени проявляется субъективная оценка ученого, ибо разные исследователи по-разному оценивают значимость признака. Во-вторых, существенную роль играют и чисто объективные причины. Специфичность к одному виду хозяина есть крайний вариант узкой специализации паразита. Следующая ступень узкой специализации – адаптация к небольшому числу близкородственных видов хозяев. Если род хозяев содержит небольшое число видов, такая адаптация может соответствовать роду. Однако в обширном роде, содержащем большое число видов, отдельных его представителей (например, наиболее примитивный и наиболее продвинутый вид) уже нельзя назвать близкородственными. Можно утверждать, что у произошедших путем дивергенции двух близкородственных родов их наиболее примитивные представители будут ближе друг к другу, чем к наиболее продвинутым представителям своего рода. Так, по мнению Шутова (1968), густера является наиболее примитивным представителем рода *Abramis*. По своей паразитофауне она более всего близка к сырти (род *Vimba*), чем к представителям своего рода – лещу и особенно к синцу и белоглазке (Лосева, 1975). Если графически изобразить род *Abramis* и расположенный с ним рядом род *Vimba*, то окажется, что находящаяся у основания ветви густера будет более близка к сырти, чем к синцу и белоглазке, расположенных у самой вершины ветви рода *Abramis*. Таким образом, специфичность по отношению к роду является лишь частным случаем специфичности к нескольким родственным видам.

Наиболее распространено среди миксоспоридий проявление специфичности по отношению к семейству или к группе представителей одного семейства. Сюда относится подавляющее большинство тканевых паразитов и большое количество полостных. Таких миксоспоридий 88 видов, что составляет 30 % фауны в пределах СНГ. При этом одни виды встречаются у широкого круга представителей семейства, в то время как другие виды встречаются у сравнительно небольшого числа видов. Есть виды, характерные для представителей близких семейств, относящихся

к одному подотряду или отряду. Наконец, некоторых миксоспоридий можно встретить не только на представителях нескольких семейств, но даже на разных отрядах. Их в пределах СНГ и некоторых сопредельных стран насчитывается 35 видов, или 12.1 %. Почти столько же видов насчитывают и паразиты, специфичные к фаунистическому комплексу. Таким образом, 108 видов миксоспоридий имеют сравнительно узкий круг хозяев (отдельные виды или представители одного рода), а 148 видов встречаются на представителях разных родов, семейств и даже отрядов. Разбивая миксоспоридий на соответствующие группы, мы не принимали во внимание единичные, т. е. случайные, переходы на несвойственных им хозяев. Так, *Myxidium lieberkuehni*, по литературным данным, в очень редких случаях встречается и в мочевом пузыре налима. По сообщению Донец (1964), паразит усачей *Myxosoma branchialis* обнаружен один раз у лобана, а другой паразит усачей – *Myxobolus lobatus* – в подусте. Платонова (1963) отмечает единичную находку *M. branchialis* у храмули из оз. Севан. Типичный паразит карповых рыб *Zschokkella nova* изредка встречается у представителей других семейств – окуневых (окунь), лососевых (ряпушка и форель) и кефалевых (лобан). *Myxobolus dispar* и *M. ellipsoides*, широко распространенные среди карповых рыб, могут изредка встречаться и у представителей других семейств: первый у окуневых (судак и окунь), второй у окуневых (окунь и ерш) и вьюновых (щиповка). Паразит сем. Bagridae – *Myxobolus gigi* встречается у амурского сома.

Однако эти единичные случаи, по нашему мнению, не отрицают факта наличия у вышеперечисленных видов специфичности к определенному кругу хозяев. Мы уже отмечали раньше, что, с одной стороны, нужно иметь в виду широту круга хозяев, с другой – степень адаптации к этому кругу, исключающей или допускающей возможность существования на несвойственных хоэяевах. Большое количество примеров перехода на несвойственных хозяев свидетельствует о том, что у миксоспоридий степень адаптации к определенному кругу хозяев часто не настолько сильна, чтобы полностью исключить эту возможность.

Интересны примеры приспособленности некоторых видов миксоспоридий к представителям двух или нескольких семейств: *Myxobilatus legeri* и *Thelohanellus fuhrmani* встречаются на родственных семействах карповых и вьюновых, *T. pyriformis* – на представителях карповых, вьюновых и лососевых, *Zschokkella parasiluri* – на близких семействах сомовых и косатковых.

Myxobolus exiguus и *M. muelleri* – характерные представители преимущественно бентосоядных карповых, встречаются в большом количестве и у ряда кефалевых (лобан, сингиль, остронос и др.), питающихся бентодетритом. В последнем случае имеет место паразитирование на представителях различных семейств, хотя и далеких друг от друга в систематическом отношении, но имеющих сходный способ восприятия пищи. В значительных количествах встречается *M. muelleri* и у представителя тресковых – налима.

Иногда специфичность проявляется не по отношению к какой-нибудь систематической группе, а к определенному, исторически сложившемуся фаунистическому комплексу. Так, паразит *Ortholinea orientalis* встречается на Белом море только у 1 представителя сельдевых (беломорская сельдь) и 1 представителя тресковых (навага). При этом она полностью отсутствует у других тресковых (треска, сайка, сайда) и сельдевых (атлантическая сельдь) Белого и Баренцева морей. Это явление покажется еще более парадоксальным, если учесть, что сельдь и навага занимают разные экологические ниши, в то время как навага и треска имеют более или менее сходное питание и образ жизни. В Тихом океане этот паразит опять-таки встречается только у тихоокеанской наваги и тихоокеанской сельди, подвидом которой является беломорская сельдь. Среди ихтиологов нет единого взгляда на происхождение этих рыб. Андрияшев (1939) считает, что беломорская сельдь и

навага имеют тихоокеанское происхождение, Световидов (1949а, 1949б), – что они возникли в арктическом бассейне, а затем переселились в бассейн Тихого океана, где образовали соответствующие подвиды. Этого мнения придерживаемся и мы (Световидов, Шульман, 1960). Однако независимо от того, чья точка зрения более правильна, в данном случае важно то, что, по мнению всех авторов, навага и тихоокеанская сельдь относятся к одному фаунистическому комплексу и тесно связаны друг с другом в течение очень длительного времени. За это время к ним адаптировался определенный вид паразита.

Столь же ярким примером адаптации к определенному комплексу может служить *Myxidium perniciosum,* приспособившийся к паразитированию в представителях двух различных, но весьма характерных для Байкала семейств (Cottidae и Comephoridae). При этом он встречается только у тех видов семейства Cottidae, которые являются байкальскими эндемиками. *Myxobilatus paragasterostei* пока найден только у желтокрылой, песчаной, большеголовой и горбатой широколобок (сем. Cottidae) и сибирского ельца (сем. Cyprinidae). Хорошим примером проявления специфичности к фаунистическому комплексу может служить и *Myxidium rostowtschikowi,* встречающийся у представителей переднеазиатского (усачи, быстрянки, восточногребенчатый голец) и нагорно-азиатского комплексов (маринка). Оба комплекса имеют индийское происхождение. Нам кажется, что в будущем число примеров специфичности к представителям определенного фаунистического комплекса, связанным друг с другом в течение длительного исторического периода, увеличится.

Мы уже упоминали о наличии у миксоспоридий большого числа видов, приуроченных к очень широкому кругу хозяев, относящихся к далеко отстоящим друг от друга семействам и даже отрядам. Особенно часто встречаются такие виды среди морских паразитов. Ярким примером может служить *Myxidium incurvatum,* отмеченный на 36 видах, относящихся к 17 семействам.

Таким образом, и среди миксоспоридий имеются виды, эволюция которых пошла по линии адаптации к широкому кругу хозяев. Иногда переход паразита на несвойственных хозяев при определенных условиях принимает массовый характер. Так, *Henneguya zschokkei,* распространение которой обычно ограничено лососевыми рыбами, в условиях Ладожского озера переходит на целый ряд несвойственных хозяев: сома, чехонь, сырть, леща и ряд других рыб (Барышева, 1949; Барышева, Бауер, 1957). Это, по-видимому, связано с исключительным преобладанием в Ладожском озере лососевых, составляющих здесь 25 % всей ихтиофауны, что заметно увеличивает возможность заражения всех остальных рыб лососевыми паразитами. Этому явлению Киршенблат (1941) дал название „явления доминирования паразитофауны наиболее частых животных". Оно обусловлено изменением пищевого рациона неспецифичного хозяина, который становится сходным с таковым хозяев, специфичных для данного паразита, и обилием заразных начал (в данном случае спор), поступающих в воду.

Шульман (1954в) в своей статье о специфичности паразитов рыб отметил 5 основных факторов, влияющих на выработку у паразитов узкой и строгой специфичности. В качестве первого фактора указан тесный контакт паразита со своим хозяином. К сожалению, влияние этого фактора у миксоспоридий мы проследить не можем. Дело в том, что все виды миксоспоридий имеют одинаковый контакт со своим хозяином. Для всех них характерно пребывание вегетативных стадий в хозяине от начала выхода амебоидного зародыша из споры до образования самих спор в организме хозяина. Во внешней среде находятся только споры. Контакт миксоспоридий с хозяевами достаточно тесен. Этим, по-видимому, в какой-то мере объясняется большая приуроченность самих миксоспоридий к определенной группе хозяев – рыбам. Однако поскольку все миксоспоридии в этом отношении

находятся примерно в равных условиях, этот фактор, по всей вероятности, не влияет на бóльшую или меньшую специфичность видов внутри класса Myxosporea.

Вторым фактором, влияющим на выработку строгой и узкой специфичности, является физиология и морфология самого паразита. Кнорре (1937) отмечал, что у паразитов, как и у всех живых существ, имеются формы с узкой и широкой нормой реакции на среду. Соответственно у них должны встречаться виды с узким и широким кругом хозяев. Это может быть обусловлено как большей или меньшей устойчивостью паразита, так и степенью его морфологической или физиологической адаптации к паразитированию именно на этом хозяине. Что касается морфологической адаптации спор, то она вследствие пассивного попадания спор в хозяина не должна в большой степени способствовать выработке узкого круга хозяев. Действительно, приспособление, благодаря которому споры пребывают на дне или на том или ином уровне толщи воды, не может иметь выборочный характер, ибо проглотить спору может представитель любого вида, берущий пищу с данного участка. Специальных морфологических приспособлений на спорах, которые должны были бы способствовать попаданию именно в данный вид хозяина, мы пока назвать не можем. Речь может идти лишь об адаптации к более широкому кругу хозяев с определенной экологией.

Физиологическая адаптация спор, например возможность их существования только в море или только в пресной воде, также сравнительно слабо ограничивает круг хозяев миксоспоридий: и там, и здесь находятся рыбы из разных семейств и отрядов, имеющих часто сходную экологию. Кроме того, некоторые пресноводные паразиты могут переходить на эвригалинных морских рыб и, наоборот, морские паразиты – на пресноводных. Более ограничивает круг хозяев тот или иной тип физиологической адаптации спор. Так, исследования Юнчиса (1984б, 1985) показали большую зависимость заражения рыбы миксоспоридиями от состава пищи, обеспечивающей определенный химизм содержимого кишечника и желчного пузыря (см. раздел 6.2.1). Споры *Myxosoma cerebralis* становятся инвазионными через несколько месяцев, т. е. ко времени выклева молоди лососевых из икринок. Это в какой-то степени ограничивает круг хозяев, поскольку делает возможным заражение молоди именно тех рыб, которые в данный момент нерестятся в данной местности. По мнению Юнчиса, невозможность заражения взрослой форели *M. cerebralis* связана с возрастными изменениями морфологии клеток эпителия кишечника. Это обстоятельство не может не способствовать уменьшению круга хозяев.

Такого типа физиологическая адаптация споры, которая связана с экологией хозяев, по-видимому, встречается сравнительно часто, однако в настоящий момент она в большинстве случаев не установлена.

Само собой разумеется, что морфологическая и физиологическая адаптация вегетативных стадий играет заметно бóльшую роль в выработке узкой специфичности миксоспоридий. Не подлежит сомнению, что вегетативные стадии должны быть приспособлены к определенным специфичным условиям органа именно данного хозяина и, кроме того, должны преодолеть специфические иммунологические реакции организма этого хозяина. Поскольку основная реакция паразитов – это нейтрализация защитных свойств организма его хозяина, специализация в этом направлении затруднит или сделает невозможным существование данного паразита в другом организме с иным комплексом защитных реакций. Хотя такого рода явление имеет место, по всей вероятности, во всех случаях строгой и узкой специфичности, оно, к сожалению, еще недостаточно хорошо прослежено среди паразитов рыб, и в частности среди миксоспоридий.

В пользу того, что физиологическая адаптация к определенным условиям существования в хозяине у миксоспоридий играет существенную роль, свидетельствует и слабое распространение миксоспоридий среди акуловых, весьма

близких к костистым рыбам по экологии и морфологии. Все встречающиеся у акуловых слизистые споровики – паразиты желчного пузыря, т. е. виды, не использующие для попадания к месту своей локализации кровяное русло. Нам кажется, что миксоспоридии не сумели использовать для паразитирования другие органы акуловых рыб потому, что для этого амебоидный зародыш должен был проникнуть в кровяное русло, а кровь у всех акуловых рыб сильно отличается от крови костистых рыб значительным содержанием мочевины (1.5–2.8 ‰). По-видимому, адаптация амебоидных зародышей к определеиному составу крови у костистых рыб затруднила использование кровяного русла вторичных хозяев миксоспоридий – хрящевых рыб, состав крови которых резко отличен от состава крови всех позвоночных.

Хорошим примером физиологической адаптации миксоспоридий к своему хозяину, как уже отмечалось, могут служить опыты Юнчиса (1984б).

Поскольку случаи узкой и строгой специализации к определенным видам хозяев у миксоспоридий сравнительно немногочисленны, можно предполагать, что адаптация вегетативных стадий миксоспоридий проявляется обычно к более широкому кругу хозяев.

Третьим существенным фактором, способствующим выработке узкой и строгой специфичности, является наличие у хозяина каких-либо особенностей физиологии, экологии или морфологии, требующих от паразитов более сложной специализации. Колюшки отличаются от других рыб чрезвычайной эвригалинностью и вообще эврибионтностью. Соответственно у них возникло 12 видов также эвригалинных паразитов, специфичных только для представителей двух родов семейства колюшковых – Gasterosteidae. Из них даже эктопаразиты, как показали опыты Исакова и Шульмана (1956), сравнительно легко переносят непосредственную пересадку из морской воды в пресную и наоборот. Среди этих специфичных эвригалинных паразитов 6 видов (*Myxidium gasterostei, Sphaerospora elegans, Myxobilatus gasterostei, M. medius, M. schulmani* и *Henneguya pungitii*) являются миксоспоридиями. Угорь, отличающийся от других рыб своеобразной катадромной миграцией, имеет специфичиый только для него вид миксоспоридий – *Myxidium giardi.*

Строго приурочены к своим хозяевам и представители рода *Chloromyxum* и *Ceratomyxa,* паразитирующие на хрящевых рыбах.

В семействе карповых своеобразную экологическую нишу занимает толстолобик, питающийся фитопланктоном. Соответственно он обладает целым набором специфичных паразитов, в том числе и миксоспоридий – *Myxobolus drjagini, M. pavlovskii, M. latus, M. phylloides.*

Судя по миксоспоридиям Сино-индийской зоогеографической области, обиаруженным на Амуре и Ляо-хэ, а также по данным японских, китайских и индийских исследователей, миксоспоридии более южных широт обладают в общем более узким кругом хозяев (см. раздел 13.1.2.2). По всей вероятности, это связано с тем, что рыбы южных водоемов из-за наличия большого числа видов и сильно выраженной конкуренции занимают более узкие экологические ниши.

Четвертым фактором, оказывающим большое влияние на выработку специфичности, является время. Чем древнее наследственный признак, тем он консервативнее, тем труднее его расшатать, ибо специализация зашла уже достаточно далеко. Этим обстоятельством объясняется наличие большого числа специфичных паразитов у таких древних, давно обособившихся групп, как хрящевые, осетровые и др. По-видимому, фактором времени определяется проявление специфичности по отношению к отдельным семействам рыб: лососевым, карповым, сомовым, вьюнковым и др., равно как и проявление специфичности по отношению к близкородственным семействам: карповым и вьюновым, лососевым, хариусовым и корюшковым и т. п. Однако нужно иметь в виду не древность хозяина, а древность системы паразит–хозяин. По нашим представлениям, миксоспоридии лишь вторично перешли на таких рыб и рыбообразных, как хрящевые, осетровые и миноги. Поэтому, системы паразит–хозяин в пределах этих систематических групп могут оказаться более молодыми, чем у некоторых костистых рыб. Теоретически можно себе представить переход древних паразитов на филогенетически более молодых хозяев (Павловский, 1946). Таких примеров немало среди других групп паразитов. Миноги, миксины и хрящевые, а также двоякодышащие рыбы несомненно древнее костистых. Однако паразитирующих на них миксоспоридий они получили от костистых, в связи с чем возникшие при этом паразитарные системы оказываются более молодыми (см. гл. 12). Об этом свидетельствует отсутствие примитивных форм миксоспоридий и определенная продвинутость всех паразитирующих на них видов. То же можно сказать о миксоспоридиях осетровых и костных ганоидов.

Все же наличие миксоспоридий, специфичных к определенным систематическим группам рыб, несомненно свидетельствует о том, что и здесь фактор времени играл и продолжает играть определенную роль. Особенно же яркой иллюстрацией этому служит проявление специфичности к определенным, исторически сложившимся фаунистическим комплексам.

Пятым фактором, который способствует образованию узкой и строгой специфичности паразитов рыб, являются особенности места паразитирования, которое служит для паразита и средой обитания, и источником пищи. По мнению Шульмана (1854в, 1958а), постоянство среды обитания, равно как и постоянство пищи, больше способствует выработке узкой специфичности. В связи с этим у паразитов кишечника, где химический состав содержимого постоянно меняется, узкая специфичность встречается сравнительно редко. Паразиты, находящиеся под воздействием различных факторов внешней среды, в первую очередь под влиянием питания, обычно легко переходят на других хозяев. Это явление хорошо выражено у рыб, которые в умеренных широтах вообще редко имеют узкую пищевую специализацию. В несколько большей степени выражена специфичность у паразитов желчного пузыря и желчных протоков. Далее идут паразиты мочевого пузыря и мочеточников, а также паразиты крови.

Что касается миксоспоридий, то здесь эта закономерность не наблюдается. Прежде всего среди миксоспоридий почти не встречаются паразиты просвета кишечника.[5] Поэтому в данном случае они не могут служить соответствующей иллюстрацией. Что же касается паразитов желчного пузыря и желчных протоков, то здесь среди миксоспоридий можно встретить виды с самым разнообразным кругом хозяев: *Chloromyxum dubium* встречаются только у одного вида – налима; *Ch. esocinum* – только у щуки *Esox lucius; Ch. barbi* – у представителей одного рода – *Barbus; Ch. coregoni* – у рода *Coregonus, Ch. thymalli* – у рода *Thymallus; Ch. fluviatile, Myxidium pfeifferi* – у представителей семейства карповых.

Наряду с этим некоторые виды миксоспоридий имеют более широкий круг хозяев. Так, *Zschokkella nova* можно часто встретить не только у карповых рыб, но и у представителей многих других семейств и даже отрядов (у лососевых, окуневых, кефалевых). То же отмечалось в отношении *Myxidium incurvatum.*

Таким образом, и здесь мы не наблюдаем у миксоспоридий какой-нибудь определенной закономерности. По-видимому, это связано с особенностями эволюции миксоспоридий. Желчный пузырь, по нашему мнению, является исходным местом паразитирования миксоспоридий, и здесь за большой промежуток времени

[5] Исключение, возможно, составляет *Myxidium obscurum,* панспоробласты которого обнаружены преимущественно в передней части кишки *Oncorhynchus*; плазмодии пока не найдены.

возникло значительное количество видов – более 350 (см. с. 358–360). Следует заметить, что и в настоящее время среди морских миксоспоридий заметно преобладают паразиты желчного пузыря. Естественно, что при таком положении адаптация различных видов миксоспоридий, паразитирующих в желчном пузыре, за длительный промежуток времени могла идти в самых разнообразных направлениях: эволюция одних видов – в направлении расширения круга хозяев, в других случаях – по линии его сужения. Обычно паразиты почек и мочевого пузыря отличаются более узким кругом хозяев. По мнению Шульмана (1954в, 1958а, 1966), это связано с тем, что изменение химического состава содержимого мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев слабее выражено, чем такого же рода изменение содержимого кишечника или желчного пузыря. Следует отметить, что миксоспоридии, паразитирующие в органах выделения рыб, имеют, как правило, более узкий круг хозяев. Так, *Chloromyxum mucronatum* и *Sphaerospora cristata* встречаются только у налима, *Myxidium lieberkuehni* – только у представителей рода *Esox, Hoferellus cyprini* – только в мочевых канальцах карпа, *H. carassii* – у карася, *Sphaerospora elegans, Myxobilatus gasterostei, M. medius* – в мочевом пузыре, мочеточниках или мочевых канальцах колюшек, *M. platessae* – у ряда камбаловых и т. п. Пока известны только 2 вида (*Ortholinea divergens, O. orientalis*) паразитов мочевого пузыря и мочеточников, которые встречаются у представителей разных семейств. Таким образом, более узкая специфичность сильнее выражена у миксоспоридий, паразитирующих в органах выделения. Нам кажется, что она была бы выражена еще сильнее, если бы паразитирование в этих органах не было бы у миксоспоридий исторически более молодым явлением.

Несколько более противоречивы данные о специфичности тканевых миксоспоридий. Здесь можно встретить как виды, отличающиеся очень узким кругом хозяев, так и виды, приуроченные к более широкому кругу хозяев, которые встречаются даже на представителях различных семейств. При этом число видов с широким кругом хозяев заметно преобладает. Интересно отметить, что приуроченностью к большему кругу хозяев обладают в первую очередь паразиты соединительной ткани или те виды, цисты которых, формируясь между клетками различных органов, окружаются соединительно-тканной капсулой (*Myxobolus bramae, M. muelleri, M. gigas, M. dispar, M. pseudodispar, M. ellipsoides, Thelohanellus pyriformis, T. fuhrmani* и др.).

Виды, которые паразитируют в мускулатуре, имеют более ограниченный круг хозяев. Например, *Myxobolus pfeifferi* встречается только у усачей, *M. musculi* – только у карповых рыб. Примерно такой же характер специфичности имеют паразиты, внедряющиеся в эпителий различных органов и развивающиеся там без образования соединительно-тканной капсулы.

Наконец, сравнительно узкую специфичность имеют паразиты более специализированных тканей, клеток и органов. Так, паразиты стекловидного тела глаза имеют ограниченный круг хозяев: *Henneguya schizura* – только у щуки, *Myxobolus magnus* – только у ерша, в меньших количествах у другого представителя окуневых – судака, *M. talievi* – только у байкальских Cottidae, *Thelohanellus oculi-leucisci* – у карповых.

Паразиты хряща обычно приурочены к узкому кругу хозяев: *Myxosoma cerebralis* – к представителям родов *Salmo* и *Oncorhynchus, Myxobolus aeglefini* – к тресковым (роды *Gadus, Melanogrammus, Odontogadus*).

Паразиты нервной системы по-разному распределены среди своих хозяев: *Myxobolus neurobius* найден у представителей семейств лососевых и хариусовых, *Myxosoma encephalina* – только у сазана и язя. Очень узкий круг хозяев имеют паразиты икринок. *Henneguya oviperda* пока была встречена только у щуки, *H. alexeevi* – только у ротана-головешки.

При паразитировании в тех или иных тканях (равно, как и отдельных клетках), по-видимому, большую роль играет специализация этих тканей, поскольку она требует соответственно большей специализации паразитов. Поэтому паразиты малоспециализированной соединительной ткани имеют обычно наибольшее число видов с широким кругом хозяев.

Таким образом, место паразитирования оказывает определенное влияние на проявление специфичности у миксоспоридий. Некоторые авторы (Орлов, 1948, 1953; Слепян, 1964) предлагают даже локализацию в каком-нибудь органе рассматривать как проявление определенной специфичности. Для этого даже установлены определенные термины „топологическая специфичность", „органоспецифичность", или „тканеспецифичность". Нам кажется, что этого не следует делать. В характере адаптации паразита к определенным условиям существования в данном органе нет ничего принципиально нового. Всякий живой организм обладает этим свойством. Принципиально новое для паразита по сравнению со свободноживущим организмом – это существование внутри другого животного. Именно для этой формы адаптации следует применять термин „специфичность". Адаптация же к органам или тканям есть лишь одна из сторон адаптации к хозяевам.

Быховский (1957) первый обратил внимание на то, что в выработке узкой и устойчивой специфичности моногеней большую роль играет активный путь проникновения паразитов в хозяина. Действительно, активный способ проникновения в хозяина позволяет паразиту с значительно большей долей вероятности отыскать соответствующего хозяина. Поэтому естественный отбор легко поддерживает направление в сторону более глубокой специализации к одному хозяину или к очень узкому кругу хозяев. Поэтому моногенеи, личинки которых активно находят хозяев, отличаются, как правило, исключительно узкой специфичностью и обычно редко переходят на несвойственных им хозяев.

По данным Быховского, 74.1 % моногеней встречается только на одном виде хозяина, остальные в большинстве своем встречаются на небольшом числе представителей одного рода или семейства и только очень небольшое число видов имеет более широкий круг хозяев. Иную картину мы видим у миксоспоридий, где находит блестящее подтверждение мнение Быховского о том, что при пассивном способе заражения паразиты должны иметь более широкую специфичность, а степень родства будет играть меньшую роль, чем сходство пищи и условий существования. Действительно, при отсутствии активного поиска, когда резко сокращается возможность попадания паразита в нужного ему хозяина, строгая специализация к узкому кругу хозяев не всегда может оказаться выгодной для сохранения вида. Соответственно у миксоспоридий, споры которых пассивно попадают в хозяина при заглатывании пищи, адаптация к хозяину в общих чертах пошла по диаметрально противоположному направлению по сравнению с моногенеями. Насколько можно судить по материалу, собранному из водоемов России и сопредельных стран, лишь сравнительно незначительный процент миксоспоридий специфичен по отношению к одному хозяину или представителям одного рода. Относительно часто имеет место проявление специфичности по отношению к более широкому кругу хозяев, являющихся представителями одного семейства (30 %). Нередки случаи существования миксоспоридий на представителях нескольких семейств. Даже специфичность к узкому кругу хозяев не исключает возможности перехода на несвойственные виды рыб. Благодаря этому при выработке специфичности у миксоспоридий на первый план могут выступать такие факторы, как способ восприятия рыбой пищи и характер питания. Однако поскольку родственные отношения хозяев в ряде случаев могут находить отражение в сходном образе жизни и питании, более часто имеет место переход паразита на родственных хозяев. Поэтому у миксоспоридий даже при широком круге хозяев чаще проявляется

тенденция к паразитированию на родственных видах, в первую очередь на представителях одного семейства.

Таким образом, глубокая морфофизиологическая адаптация класса миксоспоридий к костистым рыбам (Teleostei) и тесный контакт с их организмом обеспечили его представителям сравнительно строгую специфичность к этому относительно узкому кругу хозяев. С другой стороны, пассивный способ попадания в хозяина, отсутствие морфологической адаптации у спор к определенному виду хозяина и сравнительная молодость миксоспоридий явились причиной того, что внутри самого класса миксоспоридий отдельные виды обычно проявляют специфичность к более широкому кругу хозяев, причем она оказывается ие столь строго выраженной, как у некоторых других групп паразитов. Благодаря этому в выработке специфичности относительно большую роль играют экологические моменты, в первую очередь соответствие формы спор миксоспоридий месту обитания, составу и характеру приема пищи хозяев, а также адаптированность жизненного цикла паразита к образу жизни рыбы. Определенную роль в выработке специфичности к более узкому кругу хозяев играет наличие особенностей в морфологии, физиологии и экологии хозяина, а также степень специализации инвазируемых органов, тканей или клеток. Сочетание этих основных факторов и создало столь своеобразную картину проявления специфичности у миксоспоридий.

ГЛАВА 8

УЧАСТИЕ МИКСОСПОРИДИЙ В ГИПЕРПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ

В гиперпаразитарных системах миксоспоридии могут играть двоякую роль: или как паразиты паразитов, или как их хозяева.

8.1. Паразиты миксоспоридий

Миксоспоридии, будучи паразитическими организмами, могут в свою очередь стать хозяевами других паразитических животных. Первое сообщение о паразитах миксоспоридий имеется у Лаверана (Laveran, 1898b). Он наблюдал одновременное заражение печени, почек, селезенки и стенки кишечника пескаря миксоспоридией *Myxobolus oviformis* и кокцидиями, которым он дал название *Eimeria metschnikowi.*[1] При этом часть кокцидий локализовалась не только внутри клеток указанных органов, но и в цистах миксоспоридий. Число паразитирующих в цисте кокцидий было обычно невелико, однако часто встречались и сильно зараженные миксоспоридии. Зараженные цисты миксоспоридий обычно не содержали своих спор, что свидетельствует о нарушении гиперпаразитом нормального хода развития миксоспоридий, в частности спорообразования. В редких случаях все же наблюдалось и спорообразование. Лаверан совершенно обоснованно считал это проявление гиперпаразитизма случайным и связанным только с тем, что кокцидии в некоторых случаях попадали не в клетки хозяина, а в живущих здесь паразитов.

Второй случай паразитирования кокцидий в миксоспоридиях был описан Вежейским (Wierzejski, 1898), который находил ооцисты *Eimeria cyprini*[2] в цистах *Myxobolus cyprini,* паразитирующего в карпах. Так же как и в первом случае, этот гиперпаразитизм – случайное явление.

Облигатные, а не факультативные паразиты были обнаружены у миксоспоридий несколько позднее. Впервые споры микроспоридий в плазмодиях миксоспоридии из желчного пузыря *Coris julus* обнаружил Телоан (Thélohan, 1895). Поскольку споры самих миксоспоридий в плазмодиях при этом отсутствовали, он принял эти плазмодии за вегетативные стадии микроспоридий и дал им общее название *Nosema marionis.* Значительно позже Штемпелю (Stempell, 1919) удалось доказать, что плазмодии, паразитирующие в желчном пузыре *Coris julus* и *C. giofredi,* принадлежат миксоспоридии, которой он и присвоил название *Ceratomyxa coris.* В них обычно развиваются типичные для данного рода споры. Что касается спор микроспоридий, обнаруженных Телоаном, то они принадлежат виду, паразитирующему в плазмодиях. Штемпелю удалось обнаружить вегетативные стадии этой миксоспоридии и проследить формирование в них спор (рис. 187). При этом он не обнаружил патогенного воздействия гиперпаразита на миксоспоридий.

[1] В то время *Coccidium metschnikowi.*
[2] В то время *Coccidium wierzejskii.*

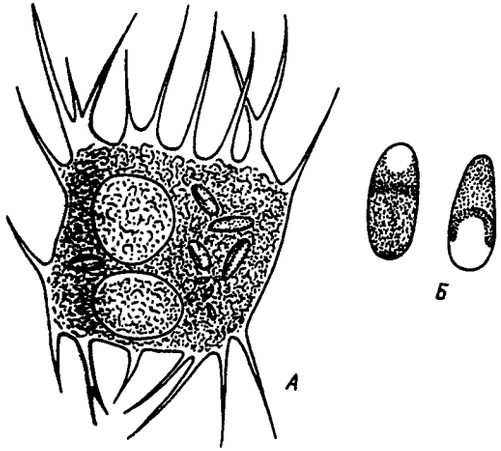


Рис. 187. *Nosoma marionis* из плазмодиев *Ceratomixa coris* (из: Stempell, 1919).

А – плазмодий *C. coris* из желчного пузыря *Coris julus*, зараженный *N. marionis*; *Б* – споры *N. marionis*.

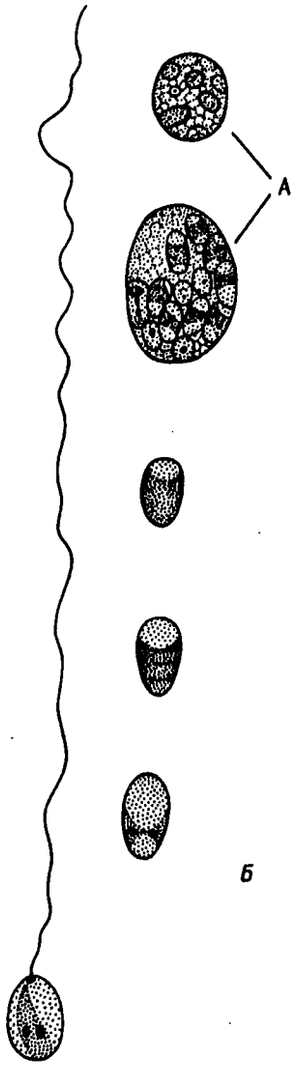


Рис. 188. *Nosema notabilis* из плазмодиев *Ortholinea polymorpha* (из: Kudo, 1944).

А – плазмодии *O. polymorpha* из мочевого пузыря *Opsanus tau*, зараженный *N. notabilis*; *Б* – споры *N. notabilis*.

Еще один случай гиперпаразитизма микроспоридий в миксоспоридиях был обнаружен Кудо (Kudo, 1944). На этот раз объектом паразитирования была *Sphaerospora polymorpha* из мочевого пузыря морских рыб *Opsanus tau* и *O. beta*. Микроспоридии, которым Кудо дал название *Nosema notabilis*, встречались довольно часто (рис. 188). Иногда число зараженных особей достигало 75 %. Обычно сильнее всего заражены трофозоиты миксоспоридий небольших размеров (меньше 40 мкм). При сильной инвазии микроспоридии вызывают гипертрофию или даже дегенерацию ядер плазмодия. Зараженные плазмодии обычно имеют округлую форму и лишены псевдоподий, что свидетельствует о нарушении двигательной функции. Наиболее сильная дегенерация ядер плазмодиев наблюдалась в момент массового спорообразования у *Nosema*. В связи с этим Кудо считает, что сильно зараженные плазмодии обычно гибнут, не достигая крупных размеров. Именно поэтому так редко встречаются зараженные плазмодии размером свыше 50 мкм. Спорообразование микроспоридий заканчивается выходом спор из плазмодиев миксоспоридий в просвет мочевого пузыря.

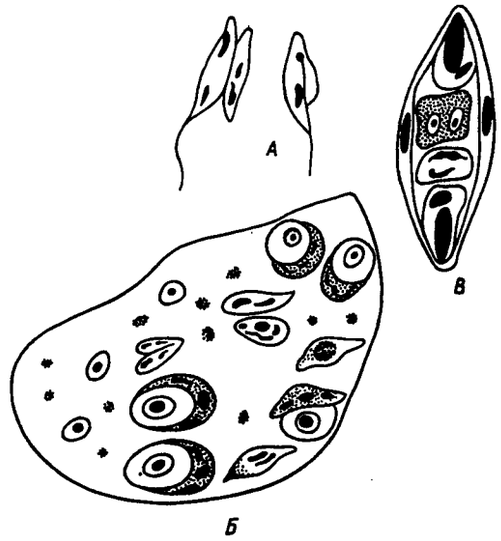


Рис. 189. *Leishmania esocis* (из: Georgévitch, 1937b).

А – *Leishmania* в содержимом мочевого пузыря щуки; *Б* – в плазмодии *Myxidium lieberkuehni*, *В* – в споре *Myxidium lieberkuehni*.

Сравнительно недавно (Diamant, 1985, 1989) описали еще один вид микроспоридии *Nosema ceratomyxae* Diamant et Paperna, 1985, паразитирующей в плазмодиях миксоспоридии *Ceratomyxa* из желчного пузыря 3 видов рыб (rabbitfish) рода *Saginus* (сем. Saginidae) из Красного моря.

Еще один случай гиперпаразитизма наблюдал Георгевич (Georgéwitch, 1937b). Он обнаружил в плазмодиях *Myxidium lieberkuehni* из мочевого пузыря щуки лейшманию, которую назвал *Leischmania esocis* (рис. 189). Начальные стадии этого паразита были обнаружены в моче, более поздние стадии внедряются в плазмодии; паразиты встречаются даже в спорах. По мнению Георгевича, *L. esocis* является нуклеофагом. Кроме того, она каким-то образом воздействует и на цитоплазму, ибо последняя у зараженных плазмодиев становится гиалиновой, так как теряет ядра и включения.

Итак, из 6 случаев гиперпаразитизма, известных для миксоспоридий, 2 (*Eimeria metschnikowi* и *E. cyprini*) являются факультативными, т. е. случайными и необязательными для гиперпаразита. В 4 других случаях имеет место настоящий облигатный гиперпаразитизм. Интересно, что во всех случаях гиперпаразитизма обязательным условием должно быть массовое заражение рыбы миксоспоридиями. В случае факультативного гиперпаразитизма такое случайное заражение было следствием высокой зараженности основного хозяина. Облигатный же паразитизм может выработаться только при наличии постоянного массового заражения рыбы миксоспоридиями – хозяевами гиперпаразита. В противном случае не может быть обеспечено существование гиперпаразита, прохождение жизненного цикла которого зависит от одновременного наличия сразу двух хозяев. Поэтому характерно, что все 4 объекта облигатного гиперпаразитизма – *Ceratomyxa coris*, *Ceratomyxa* sp., *Sphaerospora polymorpha* и *Myxidium lieberkuehni* – паразиты рыб, дающие, как правило, очень высокую экстенсивность и интенсивность заражения своих хозяев.

Степень патогенности гиперпаразитов миксоспоридий неодинакова. Кокцидии частично нарушают нормальное развитие и спорообразование у миксоспоридий.

Nosema notabilis, как правило, останавливает развитие вегетативных стадий до крупных плазмодиев, вызывает их гибель, чем также задерживает спорообразование. Лейшмания *L. esocis* уничтожает ядра и вызывает перерождение цитоплазмы плазмодия. Только *Nosema marionis* не вызывает заметных нарушений у своего хозяина. По-видимому, в этом случае система паразит–хозяин достигла такого состояния, при котором сам хозяин сумел приспособиться к своему паразиту.

Небольшое число примеров облигатного гиперпаразитизма в миксоспоридиях и сильная патогенность большинства гиперпаразитов свидетельствуют об относительной молодости этого явления, что в свою очередь частично обусловлено относительной молодостью самих миксоспоридий (см. гл. 12).

8.2. Миксоспоридии как гиперпаразиты

Пока известны только 2 случая гиперпаразитизма миксоспоридий. Оверстрит (Overstreet, 1976; Weidner, Overstreet, 1979) обнаружил миксоспоридию *Fabespora vermicola* Overstreet, 1976 (рис. 190) в паренхиме трематоды *Crassicutis archosargi* из кишечника эстуарной рыбы *Archosargus probatocephalus* (сем. Sparidae), пойманной в низовьях р. Эскатопа недалеко от впадения ее и р. Паскагули в прол. Миссисипи (Мексиканский залив). Трематодами были заражены лишь рыбки размером 114–277 мм, причем интенсивность заражения ими, судя по тексту, была высокой (до 120 экз.). К сожалению, автор не приводит точных сведений об экстенсивности заражения трематод миксоспоридиями. Известно лишь, что находки имели место только в низовьях р. Эскатопа 3 раза с большими перерывами (первый раз – 2 ноября 1970 г., второй – 20 января 1971 г.), несмотря на то что сборы продолжались до 15 ноября 1974 г. 20 января 1971 г. миксоспоридиями было заражено 9 из 34 трематод. Плазмодии располагались в паренхиме вокруг гонад и хотя, как правило, не проникали в гонады, наблюдалась дегенерация гаметоцитов. Продукция яиц у трематод, по-видимому, возможна лишь на ранних стадиях развития миксоспоридий.

По мнению Оверстрита, зрелые споры миксоспоридий выходят наружу через тегумент, так как, согласно его наблюдениям, они, активно изгибаясь,[3] постепенно передвигаются по паренхиме и скапливаются в тегументе. Характерно, что миксоспоридия *Fabespora vermicola* встречалась только в трематодах, специфичных данному хозяину. По всей вероятности, они вначале паразитировали на этой рыбе

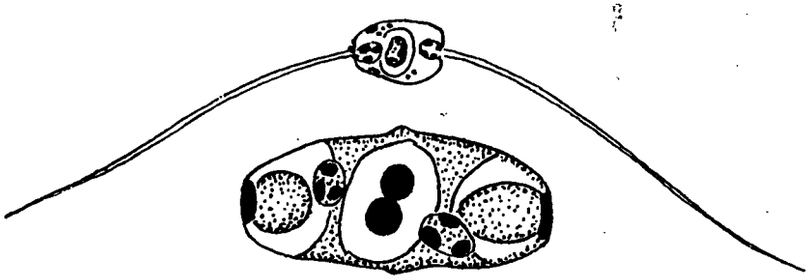


Рис. 190. *Fabespora vermicola*, паразитирующая в трематоде *Crassicutia archosargi* (по: Overstreet, 1976).

[3] Это сообщение нуждается в серьезной проверке. Более правдоподобно предположение, – что споры изгибаются пассивно под давлением клеток паренхимы при сокращении тела трематоды.

и лишь затем по каким-то пока еще неизвестным причинам перешли на ее паразитов. Этому переходу, возможно, способствовало часто наблюдаемое сходство аминокислотного состава хозяина и специфичного ему паразита.

Другим примером гиперпаразитизма миксоспоридий может служить *Fabespora* sp., которая была обнаружена в трематоде *Allopodocotyle chrisophrii*, паразитирующей в кишечнике рыбы *Sparus aurata* (Siau et al., 1981). Заражение трематод наблюдали только осенью, причем в паренхиме встречались преимущественно диспоровые плазмодии, в тегументе – односпоровые. Эти 2 находки – пока единственные примеры перехода миксоспоридий к паразитированию в беспозвоночных. Этот переход сопровождается существенным изменением в морфологии спор; у них возникает своеобразное, присущее только им, подвижное соединение створок и связанная с этим подвижность спор, позволяющая им активно передвигаться внутри паренхимы. Не исключена возможность каких-нибудь существенных изменений в жизненном цикле этого паразита, однако таких данных, равно как и более подробных сведений об экологии паразитов, пока еще нет.

Таким образом, в гиперпаразитарных системах миксоспоридии выступают чаще как хозяева паразитов, чем как паразиты паразитов. В этом отношении они заметно отличаются от микроспоридий, что отчасти связано с их более крупными размерами, а отчасти с относительной молодостью.

Для возникновения системы паразит–хозяин необходима существенная разница в размерах между хозяином и паразитом – не менее чем на порядок. Как многоклеточные животные миксоспоридии сравнительно легко могут стать объектом паразитизма со стороны более мелких одноклеточных животных. Меньшие размеры по сравнению со своими основными хозяевами – позвоночными животными хорошо обеспечили существование их в качестве паразитов последних.

Более затруднено паразитирование миксоспоридий в паразитах рыб. Паразиты костистых рыб сравнительно редко достигают размеров, благоприятных для паразитирования миксоспоридий.

Лимитирующую роль играет и относительная молодость миксоспоридий, которые, как мы увидим далее (см. гл. 12), успели пока наиболее совершенно адаптироваться только к костистым рыбам (подкл. Teleostei).

ГЛАВА 9

ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ ОТНОШЕНИЯ В СИСТЕМЕ МИКСОСПОРИДИЯ–РЫБА И ПАТОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ МИКСОСПОРИДИЙ

В главах 2 и 4 мы отмечали, что форма вегетативных стадий есть отражение и результат их антагонистических взаимоотношений с тканями и органами хозяина. Антагонизм между паразитом и хозяином – характерная черта паразитизма. При этом, однако, число заболеваний значительно уступает числу известных видов миксоспоридий. 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. Остановимся вначале на характере патогенного воздействия миксоспоридий на хозяина.

Относительно менее патогенны полостные миксоспоридии. У большинства из них вредоносное воздействие на стенки инвазируемых ими органов не обнаружено.[1] Например, у рыбы не отмечается заметных клинических нарушений при паразитировании в желчном пузыре гигантских плазмодиев *Sphaeromyxa* и некоторых *Myxidium*. Иногда лишь имеют место увеличение размеров желчного или мочевого пузырей. Однако и паразиты желчного пузыря, особенно плазмодии, прикрепляющиеся к его стенке, оказывают патогенное воздействие на рыбу. Плазмодии *Chloromyxum trijugum*, прикрепляясь многочисленными тонкими псевдоподиеобразными выростами к стенке желчного пузыря рыб из сем. Centrarchidae, вызывают дегенерацию клеток слизистой оболочки, уменьшая при этом их высоту. При тяжелых поражениях плазмодии внедряются в субмукозу, которая несколько утолщается и содержит скопления лейкоцитов (Mitchell et al., 1980).

При сильном заражении плазмодии *Leptotheca informis* вызывают частичную дегенерацию эпителия желчного пузыря *Molva molva* – происходит разрушение дистальных концов эпителиальных клеток (Dunkerly, 1925). Эти местные дегенеративные процессы не оказывают, однако, заметного влияния на деятельность пораженных органов и соответственно не отражаются на общем состоянии организма рыбы.

Было показано, что при массовом заражении щуки паразитом мочевого пузыря *Myxidium lieberkuehni* происходит патологическое изменение стенок этого органа (Bauer, 1922). Наблюдаются разнообразные стадии процесса дегенерации эпителиальных клеток: от легкой гипертрофии до десятикратного увеличения размеров клеток, приводящего иногда к их полному разрушению. Сильное воздействие на эпителий вызывает некоторые изменения и в соответствующих участках более глубоких слоев: увеличение числа кровеносных сосудов с легким утолщением стенок последних, возникновение инфильтраций лейкоцитов и разрастание соединительно-тканных волокон. Все эти изменения являются результатом химического,

[1] Следует отметить, что поскольку организм хозяина не может не реагировать на существование в нем паразита, какое-то влияние миксоспоридий на рыбу всегда имеет место. В данном случае речь идет только о более или менее значительных, улавливаемых нами воздействиях.

а не механического воздействия. По данным Успенской (1966а, 1966б), прежде всего наступает растворение межклеточного вещества, а уже затем в просвет, образовавшийся между клетками, проникают псевдоподии проксимальной части плазмодиев, в то время как сами клетки сохраняют еще совершенно нормальный облик (рис. 141). В дальнейшем, по-видимому, ввиду ненормальных условий существования этих частично или полностью разобщенных эпителиальных клеток происходит их гипертрофия и частичная или полная дегенерация. Эти патологические изменения стенок мочевого пузыря никогда не вызывают серьезного заболевания щуки. Как уже было отмечено выше, паразит в данном случае вызывает местные патологические изменения для увеличения питательности своей среды обитания – мочи.

Chloromyxum coregoni вызывает у сиговых вздутие желчного пузыря и изменение окраски желчи до красноватого оттенка (Петрушевский, Бауер, 1948а, 1948в).

Еще более заметные изменения формы инвазируемого органа наблюдаются при паразитировании миксоспоридий не в желчном и мочевом пузырях со сравнительно большими полостями, а в узких протоках. Так, плазмодии *Myxidium folium*, паразитирующие в печеночных протоках *Fundulus heteroclitus*, при разрастании вызывают растяжение их стенок. В результате происходит закупорка протоков и атрофия их эпителия. Вокруг пораженных участков разрастается соединительная ткань (Bond, 1938a, 1938b).

Сильное растяжение стенок печеночных протоков без соединительно-тканной реакции вызывают плазмодии *Myxidium macrocapsulare* (рис. 2). (Кашковский, 1966). Нам приходилось наблюдать сильное растяжение мочевых канальцев, вызываемое скоплением плазмодиев *Neomyxobolus ophiocophali*.

Иногда даже обычно непатогенный паразит (как например, *Myxidium gasterostei*) при попадании в желчные протоки может вызвать их закупорку и увеличение объема печени. Плазмодии *Sphaerospora angulata*, паразитируя в просвете мочевых канальцев сазана, не внедряются в эпителиальные клетки. Однако скопления спор и остатков плазмодиев, дегенерировавших после завершения спорообразования, могут образовать в абсорбционном участке мочевых канальцев гиалиновые цилиндры, которые закупоривают их просвет и вызывают нефроз. Плазмодии *S. renicola* вначале внедряются в эпителиальные клетки мочевых канальцев карпа, вызывая гиперплазию эпителия с последующими дистрофическими изменениями, а затем аккумулируются в просвете мочевых канальцев, в результате чего может наступить некроз (Dykova, Lom, 1982). Такого же рода патологические изменения вызывают *Sphaerospora* sp. и *S. cyprini* (=*Mitraspora cyprini*) также из мочевых канальцев карпа (Lom, Dykova, 1981b, 1984). Еще бóльшие изменения вызывает *Hoferellus cyprini*, начальные стадии которого паразитируют в клетках эпителия канальцев. После выхода плазмодиев в полость канальцев в стенках остаются просветы, заполненные кровью и каким-то секретом. Они постепенно превращаются в „желтые тела" (рис. 191–193).

Воздействие паразита на хозяина не ограничивается изменением формы или нарушением целостности инвазируемого органа. В ряде случаев, как уже отмечалось, имеет место более глубокое воздействие на организм хозяина, связанное или с нарушением функции органа, или с интоксикацией. Заражение *H. cyprini* сопровождается массовой гибелью рыбы и такими характерными явлениями, как анемия, водянка, пучеглазие, ерошение чешуи, что связано с нарушением водообменной функции почек. Паразитирование *Chloromyxum truttae* вызывает все признаки желтухи: вздутие желчного пузыря и нарушение его функций, пожелтение покровов (рис. 194). Печень приобретает сероватый цвет, наблюдается сильное воспаление кишечника, пожелтение органов брюшной полости, плавников и покровов (Léger, 1920; Бауер, Никольская, 1940).

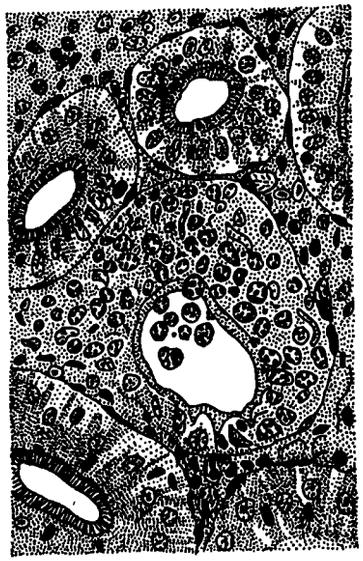


Рис. 191. Вегетативные формы *Hoferellus cyprini* в эпителиальных клетках почечных канальцев карпа (единичные паразиты находятся в просвете канала); срез через почку карпа (из: Plehn, 1924).

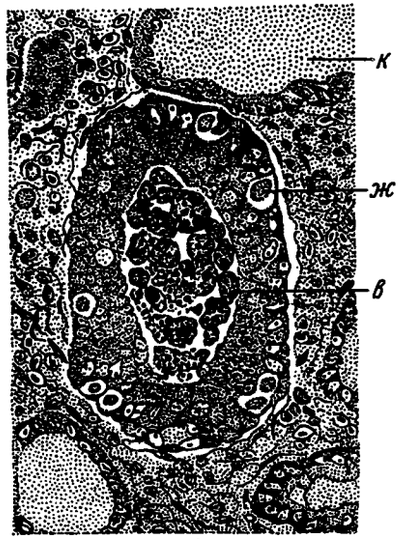


Рис. 192. Вегетативные формы *Hoferellus cyprini*, вышедшие из эпителия в просвет канальца почки карпа; срез через почку карпа (из: Plehn, 1924).

к — цистообразно расширенные канальцы; ж — желтые тела; в — вегетативные формы, в которых началось спорообразование. Споры окрашены в черный цвет.

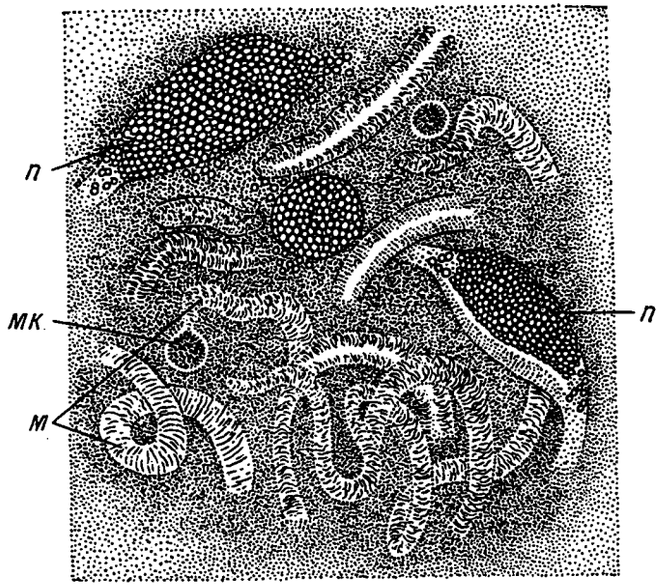


Рис. 193. *Hoferellus cyprini* в мочевых канальцах. Нативный препарат (из: Plehn, 1924).

м — мочевые канальцы, мк — мальпигиевы клубочки, п — паразит.

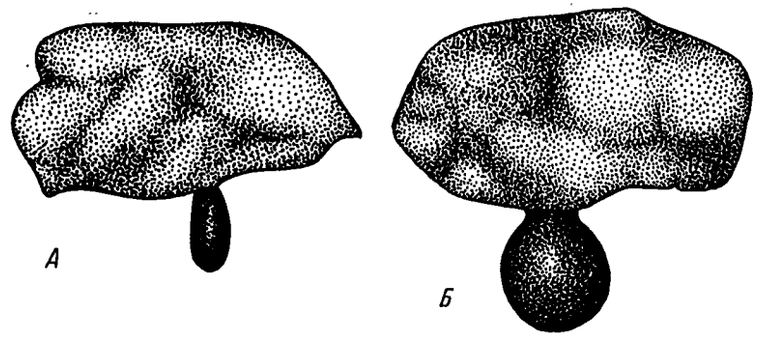


Рис. 194. Печень и желчный пузырь здоровой форели (*А*) и форели, больной желтухой, вызываемой *Chloromyxum truttae* (*Б*) (из: Бауер, Никольская, 1940).

Относительно сильнее проявляется патогенное влияние на организм рыбы тканевых миксоспоридий. Уже само существование тканевого паразита вызывает нарушение целостности инвазированного органа или ткани. Однако степень этого нарушения и характер его патогенного воздействия на рыбу у различных видов миксоспоридий неодинаковы. В одних случаях, как например, у *Myxidium rhodei*, несмотря на то что происходит разрушение инвазированных боуменовых капсул и расположенных в них мальпигиевых клубочков, не наблюдается заметных отклонений от нормы в упитанности, поведении и общем состоянии рыбы. Пораженные боуменовы капсулы окружаются соединительнотканной оболочкой, после чего, как показали наблюдения Леже (Léger, 1905), может произойти отмирание и обызвествление паразита (рис. 195). В других случаях, например при заражении *Myxosoma subtecalis Fundulus heteroclitus*, после разрушения мальпигиевых клубочков происходит внедрение паразита в окружающую ткань почек, в результате чего образуется так называемый диффузный инфильтрат, расходящийся от мальпигиевого клубочка по всей ткани почек (Bond, 1938a, 1938b). Однако и в этом случае не наблюдается заболевания зараженных рыб. С другой стороны, паразитирование *Sphaerospora tincae* в головной почке молоди линя вызывает сильное увеличение этого органа, в результате чего по обе стороны за сердцем возникают комообразные разрастания беловатого или серого цвета, напоминающие сгустки гноя. Наряду с этим происходит массовая гибель зараженной молоди (Léger, 1930a, 1930b, 1931b). Здесь, по-видимому, бóльшую патогенную роль играет не изменение формы инвазированного органа, а общая интоксикация организма.

Аналогичная картина наблюдается и при инвазии других органов. Ярким примером этому могут служить паразиты мышц. *Unicapsula muscularis*, паразитирующая в мышечных волокнах палтуса, вызывает их разрастание. Пораженные волокна хорошо контрастируют со здоровыми прозрачными волокнами, от которых они отличаются не только крупными размерами, но и отсутствием прозрачности и белым цветом. Вся внутренняя часть инвазированного волокна заполнена

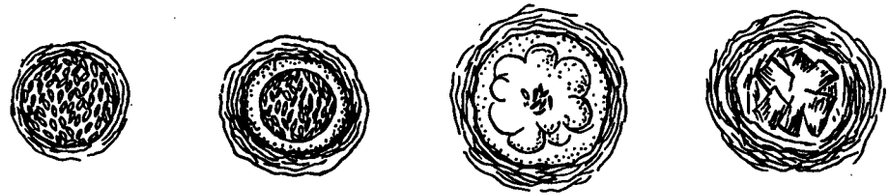


Рис. 195. Дегенерация цисты *Myxidium rhodei* (из: Léger, 1931a).

плазмодиями паразита и продуцируемыми ими спорами. Хотя на более поздних стадиях развития паразита происходит частичное гиалиновое перерождение миофибрилл (рис. 8), ни в одном из пораженных волокон не наблюдалось перерождения всех его миофибрилл. Вокруг паразитов кроме части уцелевших миофибрилл имеется тонкий слой саркоплазмы и полностью сохранившаяся сарколемма. Таким образом, пораженная мышца не погибает, а только перерождается. В связи с этим даже сильное заражение рыбы *U. muscularis,* заметно ухудшающее ее вкусовые качества, почти не отражается на самочувствии рыбы (Thompson, 1916; Davis, 1923)[2] (рис. 8).

Единственный плазмодий *Kudoa quadratum,* по данным Успенской (1981в, 1982а, 1984), по мере роста заполняет все мышечное волокно, лизируя и частично фагоцитируя микрофибриллы. После споруляции сарколемма мышечного волокна разрушается, зрелые формы попадают во внеклеточное пространство. У многих представителей рода *Kudoa* развивающиеся внутри мышечного волокна мелкие плазмодии разрушают его и выходят наружу, после чего окружаются соединительно-тканной капсулой хозяина. В таких случаях даже при большой интенсивности заражения никаких заметных отклонений от нормы у рыбы не наблюдается. Более того, только в одном случае у молоди атлантической сельди было отмечено образование язв и выход спор наружу через образовавшиеся отверстия. Во всех других случаях разрыва цист не происходило. Мы наблюдали у *K. nova, K. alliaria* и *K. rosenbuschi* гибель спор и обызвествление содержимого цисты. Очевидно, активного выхода спор в большинстве случаев не происходит и только гибель хозяина или поедание его хищной рыбой могут способствовать попаданию спор в воду. У многих Multivalvulida плазмодии осуществляют частичный или полный гистолиз и разжижение мышечной ткани, что сильно сказывается на вкусовых качествах рыбы. Однако гибель зараженной рыбы не наблюдалась. Гистолиз не получает большого развития при жизни рыбы, что, по предположению Виллиса (Willis, 1949), связано с тем, что у живых рыб протеолитические ферменты вымываются кровью из пораженного места, а затем выводятся с мочой из организма. Поскольку у погибшей рыбы этого вымывания нет, процессы автолиза, размножения плазмодиев и спорообразования после смерти рыбы резко усиливаются, что приводит в конечном итоге к почти полному разжижению тканей рыб.

Широко распространенный паразит *Myxobolus musculi* вначале паразитирует в мышечных волокнах, затем разрушает их и располагается между ними, где окружается соединительно-тканной капсулой (рис. 13). Однако несмотря на явное разрушение волокон, ни разу не были отмечены заболевания и гибель рыбы, связанные с этим паразитом. Некоторые авторы (Rigdon, Hendricks, 1955) наблюдали дегенерацию мышечных клеток под влиянием *Myxobolus* sp. (вид не определен) у лобана (*Mugil cephalus*) и *Fundulus similis.* Гибели рыбы не было.

Мышечные паразиты *Henneguya zschokkei* у лососевых и *Thelohanellus fuhrmanni* и др. у карповых и сиговых вызывают шишечную болезнь, связанную с образованием крупных опухолей (рис. 196). Однако массовая гибель при этом почти не наблюдалась, хотя образование кровоточащих язв после разрыва цисты может создать благоприятные условия для вторичной инфекции. В то же время *Th. pyriformis,* также вызывающий шишечную болезнь, в условиях Сибири оказался причиной массовой эпизоотии и гибели рыб (Петрушевский, Бауер, 1948а). Этот паразит часто вызывает возникновение гиперпластических разрастаний, или так называемых эпителиальных опухолей, представляющих собой крупные образования,

[2] Поскольку пораженное мышечное волокно, имеющее сильно удлиненную форму и беловатую окраску, приобретает большое сходство с червями, зараженная рыба носит название „червячный палтус".

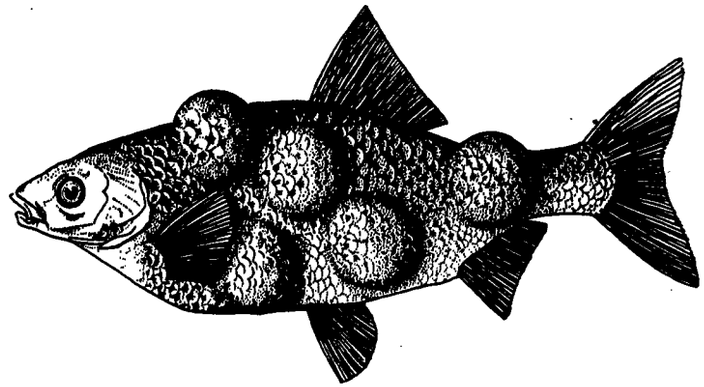


Рис. 196. Язь, зараженный *Myxobolus* sp. (по всей вероятности, *Thelohanellus pyriformis*) (из: Poisson, 1953).

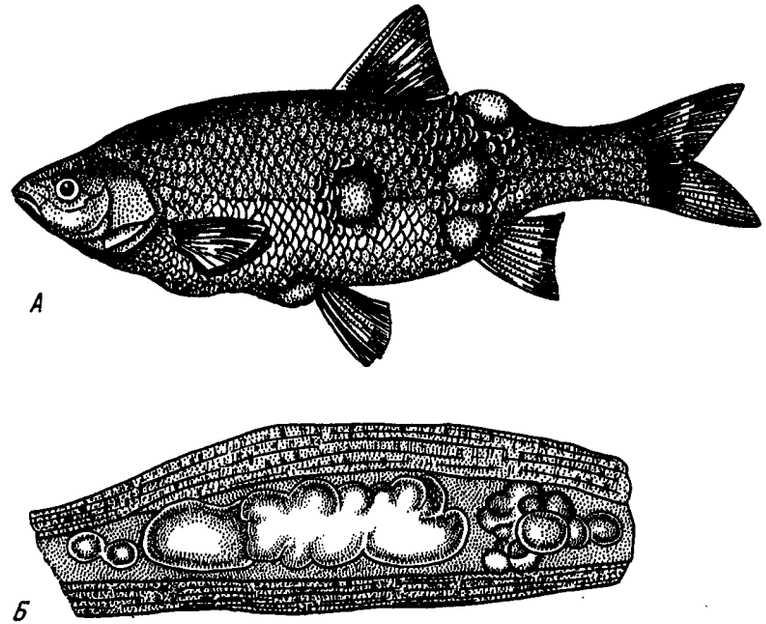


Рис. 197. Шишечная болезнь, вызываемая *Thelohanellus pyriformis* (из: Петрушевский, Бауер, 1948а).

А — больной язь, *Б* — разрез через инфицированную мышцу.





Рис. 198. Личинки *Leuciscus* sp., зараженные *Thelohanellus pyriformis,* вызывающим опухоль типа папиллярной аденокистомы (из: Plehn, 1924).

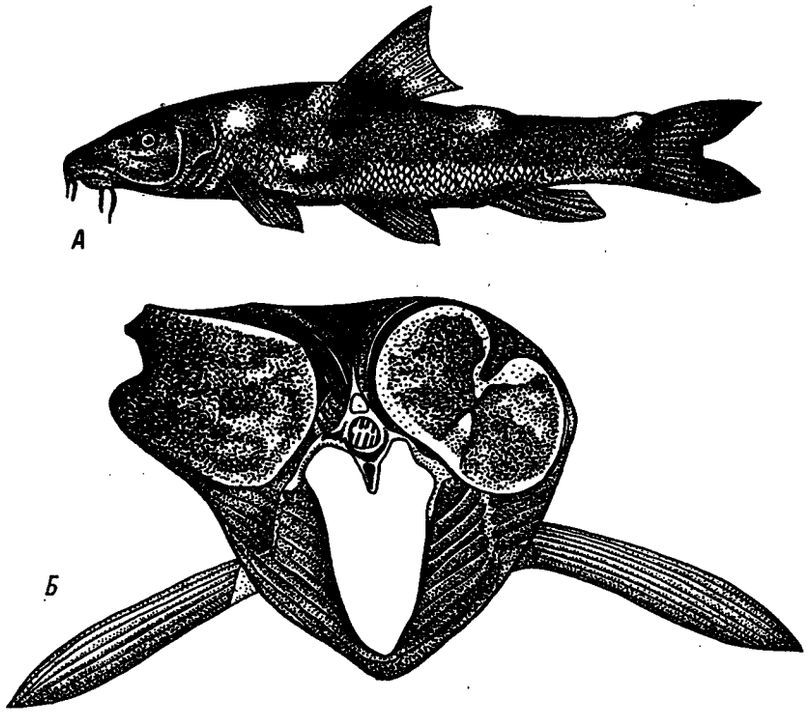


Рис. 199. Шишечная, или бубонная, болезнь усача (из: Hofer, 1904).
А – больной усач, *Б* – поперечный разрез через тело больного усача.

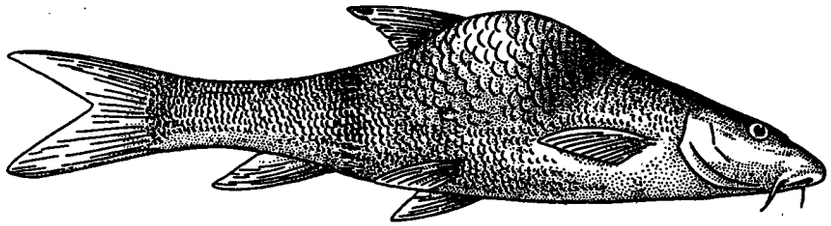


Рис. 200. Днепровский усач, больной шишечной болезнью (из: Шульман, 1966).

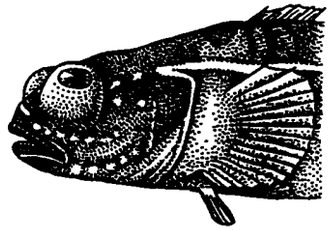


Рис. 201. Пучеглазие у байкальской широколобки – *Batrachocottus nikolskii*, вызванное *Myxobolus talievi* (из: Догель, Боголепова, 1957).

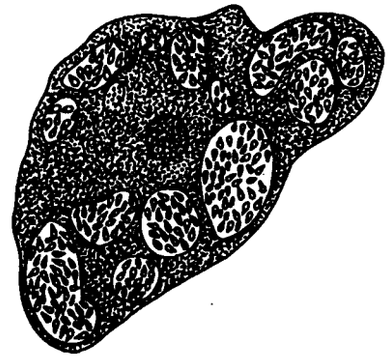


Рис. 202. Разрез через жаберный лепесток жереха, зараженного *Myxosoma dujardini* (из: Догель, 1932а).

отделенные соединительно-тканной оболочкой (рис. 197; 198). От нее внутрь опухоли внедряются складки, на которых в свою очередь образуются складочки меньших размеров. Все эти складки, выстланные изнутри железистым эпителием, образуют внутри опухоли большое количество камер. Такое образование, по мнению ряда авторов (Plehn, 1925; Schäperklaus, 1954), очень напоминает папиллярную аденокистому (рис. 198).

Наиболее патогенным из мышечных паразитов является паразит усача *Myxobolus pfeifferi*. Его плазмодии сначала поселяются в мышечных волокнах, затем по мере роста полностью разрушают их, увеличиваются в размерах, разрушают ткани хозяина, вызывая перерождение мышц, образование гигантских опухолей, достигающих величины грецкого ореха или куриного яйца (рис. 199; 200). Несмотря на то что внемышечные формы окружаются соединительно-тканной оболочкой, они при созревании спор лопаются. При этом из них вытекает беловатая масса вместе с большим количеством спор. У больных рыб наблюдаются отпадение чешуи, вялые движения и в случае сильного заражения – массовая гибель. Болезнь часто сопровождается вторичным заражением бактериями и грибками.

Паразит стекловидного тела ерша (реже других окуневых) *Myxobolus magnus* и *Thelohannellus oculi-leucisci* из стекловидного тела карповых рыб даже при сильных заражениях не вызывают никаких отклонений от нормы у инвазированных рыб. То же самое наблюдается у щуки при заражении *Henneguya schizura*, хотя эта миксоспоридия поражает не только стекловидное тело, но и гладкие мышцы, и склеру глаза. С другой стороны, *Myxobolus talievi*, встречающийся в глазу (дно и края глазной впадины) байкальских широколобок, вызывает образование опухолей, приводящих иногда к полной слепоте (рис. 201). Ткань жабр и стенки жаберной полости – одни из наиболее частых мест обитания миксоспоридий. Здесь встречаются цисты не только диаметром до 1 мм, но и цисты более крупных размеров (до 2–3 мм). При этом в некоторых случаях при сильном заражении наблюдается заметное нарушение целостности жаберных лепестков (рис. 202). Так, при заражении линя *Thelohanellus pyriformis* происходит некротизация кончиков жаберных лепестков, благодаря чему примерно половина дыхательной поверхности жабр перестает функционировать (рис. 203). Однако зараженная рыба чувствовала себя сравнительно хорошо и никакой гибели, связанной с этим заболеванием, не наблюдалось (Schäperklaus, 1954). Сильное заражение жабр и

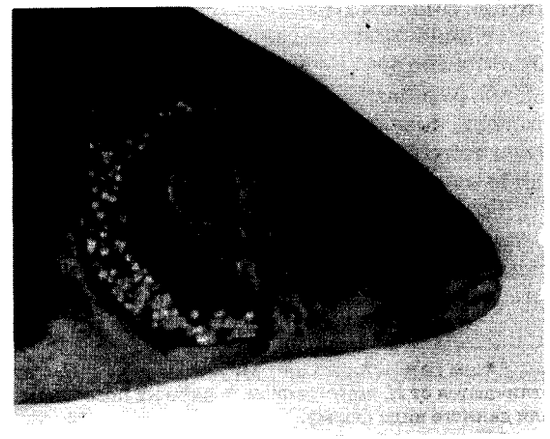


Рис. 203. Голова линя с жаберными лепестками, пораженными *Thelohanellus pyriformis* (из: Schäperklaus, 1954).

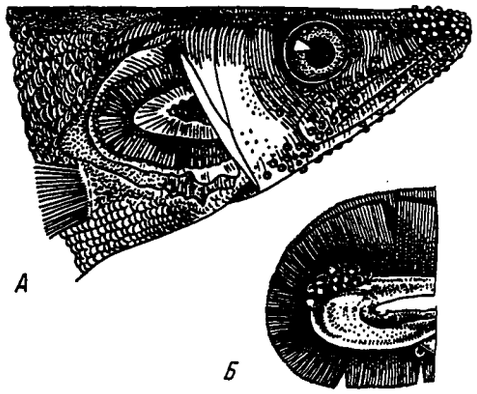


Рис. 204. Заболевание судака, вызываемое *Myxobolus sandrae.*

А — голова судака (из: Догеля, 1932а), *Б* — жабры (из: Plehn, 1924).

жаберной полости судака *Myxobolus sandrae,* несмотря на бросающееся в глаза внешнее проявление этого заболевания, обычно не вызывает массовой гибели рыбы (рис. 204). Это, конечно, не означает, что жаберные паразиты полностью безразличны для рыбы. Не подлежит сомнению, что дыхательные функции жабр в какой-то мере нарушены. К сожалению, в настоящее время почти нет исследований, посвященных этому вопросу. Единственное исключение – работа Ячо (Jaczo, 1942), по данным которого у зараженной рыбы потребление кислорода уменьшается примерно в 2 раза по сравнению со здоровыми окунями (2.9 г O_2 на 1 кг у зараженной рыбы и 5.9 г в контроле). Все же в большинстве случаев организм рыбы выдерживает это нарушение, и сравнительно редко наблюдается гибель рыбы в результате поражения их жабр миксоспоридиями. По некоторым данным (Schäperklaus, 1954), в отдельных случаях имеет место гибель окуней, сильно зараженных *Henneguya psorospermica,* как в результате прямого воздействия паразита, так и вследствие вторичного заражения сапролегнией (рис. 205).

По Дыковой и Лом (Dykova, Lom, 1978), *Henneguya psorospermica*[3] развивается в капиллярах вторичных жаберных лепестков окуня, где вокруг плазмодия возникает капсула, стенки которой образованы эндотелиальными клетками жаберных капилляров (рис. 206). По мере роста плазмодия эндотелиальные клетки капсулы окружаются плоскими эндотелиальными клетками вторичных жаберных лепестков. В результате гипертрофии эпителиального слоя капсула становится толстостенной. После разрыва ее стенок и выхода созревших спор она заполняется макрофагами, которые частично фагоцитируют оставшиеся споры. Далее имеет место инфильтрация капсулы фибробластами и гистиоцитами, и в конечном итоге возникает типичная гранулема, наружный слой которой образуется из псевдоэпителиальных клеток, происходящих от мезенхимы. Таким образом, в процессе возникновения капсулы различные клетки замещают клетки дыхательного эпителия, что при сильном заражении не может не отразиться на дыхательной функции.

Обычно малопатогенный паразит *Myxobolus exiguus* иногда вызывает сильнейшую эпизоотию у лобана и других кефалевых. По наблюдениям Шульмана (1957в), гибель рыб наступала в результате разрушения сильно зараженных жаберных лепестков, вызванного одновременным разрывом большого количества цист. Следствием этого было обильное кровотечение и нарушение дыхательной функции жабр (Шульман, Петрушевский, 1958).

Большой интерес представляют данные о патогенности некоторых видов рода *Henneguya,* паразитирующих на канальном соме. Минчев (Minchew, 1973) исследовал несколько форм *Henneguya* из разных органов.[4] Он указал, что цисты *Henneguya,* находящиеся на коже и в различных органах, не патогенны или слабо

[3] Нам кажется, что авторы имели дело с *H. creplini,* недозрелые споры которой ничем не отличаются от *H. psorospermica* и лишь на последнем этапе созревания принимают характерную для данного вида форму.

[4] Проявляя осторожность, Минчев рассматривал все эти формы как *Henneguya* sp.

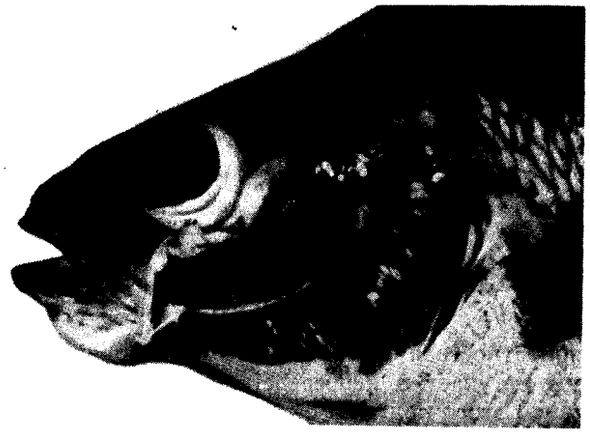


Рис. 205. Жабры окуня, зараженного *Henneguya psorospermica* (из: Schäperklaus, 1954).

патогенны. Что касается *Henneguya* из жабр, то здесь он различал две формы: интраламеллярную, или внутрилепестковую, цисты которой располагаются внутри жаберного лепестка, и интерламеллярную, или межлепестковую, цисты которой располагаются между двумя жаберными лепестками. Формы, паразитирующие в коже, были определены по строению споры как *Henneguya adiposa,* в то время как обе формы жаберных *Henneguya* были отнесены к виду *H. exicilis.*

Внутриламеллярная форма *H. exicilis* находится внутри капилляров и при этом окружена слоем эритроцитов (Minchew, 1973). Обычно она начинает свое развитие от кончика жаберного лепестка и растет к основанию. По данным некоторых авторов (Current, Janovy, 1977, 1978), ее плазмодий покрыт одной элементарной мембраной и снаружи от нее тонким гранулярным слоем, который препятствует непосредственному контакту паразита с эндотелиальными клетками хозяина.[5] Благодаря этому мало нарушается кровообращение и присутствие паразита не вызывает существенных нарушений функций жабр.

В отличие от внутрилепестковой формы межлепестковая начинает свое развитие среди базальных клеток, от основания жаберных лепестков. Располагаясь между ними, она растет к периферии (т. е. к верхушке лепестков), вызывая при этом гиперплазию базальных клеток. Эти клетки замещают большинство остальных типов клеток нормально функционирующих жабр, благодаря чему жаберные лепестки не могут выполнять дыхательную функцию, что приводит к заболеванию и гибели хозяина. Пролиферация базальных клеток возникает, по-видимому,

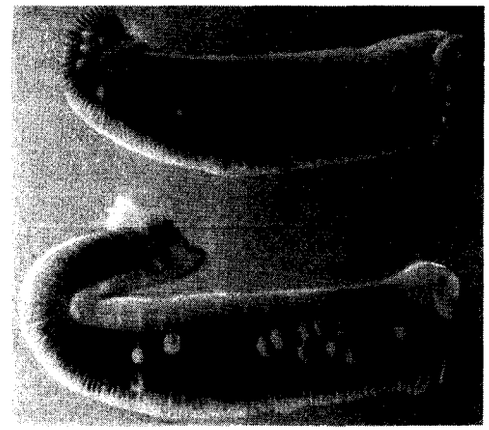


Рис. 206. Жабры щуки, зараженные цистами *Henneguya psorospermica* (из: Schäperklaus, 1954).

[5] Контакту, по-видимому, мешают и расположенные вокруг плазмодия эритроциты.



Рис. 207. Карп, пораженный *Myxobolus squamae* (из: Plehn, 1924).

из-за того, что поверхностная мембрана межлепестковой формы в отличие от внутрилепестковой вступает в непосредственный контакт с этими клетками. Вторым последствием этого контакта оказалось появление второй элементарной мембраны на поверхности плазмодия. Поскольку наружная мембрана покрыта гранулярным слоем неравномерной толщины, авторы предполагают, что этот слой выделяется тканями хозяина. Интересно отметить, что у *Henneguya adiposa,* которая паразитирует в коже и при этом непатогенна, так же как и у непатогенной внутрилепестковой формы *H. excilis,* нет второй мембраны (Current, 1979). При этом наблюдается отсутствие непосредственного контакта между наружной мембраной плазмодия и клетками хозяина: плазмодий отделен от окружающих его фибробластов хозяина слоем коллагеновых волокон.

Нам кажется, что патогенность межлепестковой формы *H. excilis* связана с необычной для данного вида локализацией плазмодия. По-видимому, паразитирование *H. excilis* внутри жаберного лепестка, равно как и паразитирование *H. adiposa* в коже, – исходное состояние данных паразитарных систем. Это давно сформировавшиеся, хорошо сбалансированные системы паразит–хозяин, в связи с чем патогенность паразита незначительна. Место паразитирования так называемой патогенной формой *H. excilis,* по-видимому, освоено относительно недавно. Об этом свидетельствует, во-первых, одновременное существование обеих „форм" на одной жабре, во-вторых, заметно меньшая встречаемость межлепестковой „формы". Освоение новых экологических ниш, по всей вероятности, связано с резким усилением интенсивности заражения, что в свою очередь обусловлено значительной плотностью популяции в условиях прудового хозяйства. Организм хозяина еще не сумел адаптироваться к такой локализации паразита; возникший при этом непосредственный контакт между плазмодием и неадаптированными к нему базальными клетками привел к губительной для хозяина реакции этих клеток, что нарушило равновесие системы паразит–хозяин и усилило патогенное

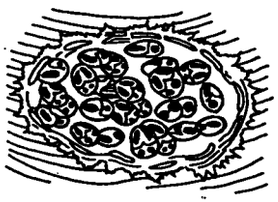


Рис. 208. Цисты *Myxobolus squamae* в чешуе (из: Keysselitz, 1908a).

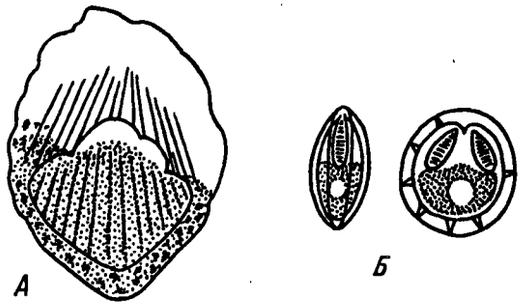


Рис. 209. *Myxobolus squamosus* (из: Kudo, 1943).
А – циста в чешуе *Hybopsis kontuckiensis, Б* – споры.

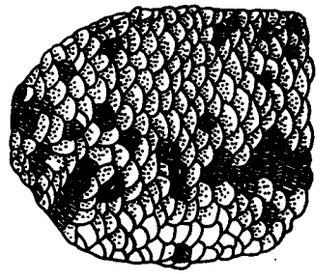


Рис. 210. Участок кожи кеты с цистами *Myxosoma dermatobia*; затемненные места под частью чешуй (из: Солдатов, 1912).

воздействие паразита. По-видимому, такая эпизоотия – результат хозяйственной деятельности человека.

Иногда причина эпизоотий, вызванных жаберными паразитами, трудно объяснима. Так, в июне 1970 г. наблюдалась массовая гибель молодых черных щук (*Esox niger*) размером 25–40 см в одном из озер (Lake Brome) штата Квебек (Канада) (Delisle, 1972). Причиной гибели рыбы была, по-видимому, *H. esocis,* описанная для того же хозяина в том же озере (Fantham et al., 1939). Непонятна оказалась лишь причина массового заражения именно в 1970 г., ибо во все другие годы ни сильного заражения щуки, ни тем более ее гибели не наблюдалось.

Что касается паразитов кожи (*Myxobolus squamae, M. squamosus, M. mriglae, Myxosoma dermatobia* и др., – рис. 207–210), то обычно даже при сильном заражении не наблюдается гибели рыбы, хотя, конечно, разрыв цист может открыть ворота инфекции и стать причиной вторичного заражения более опасным паразитом – сапролегнией. Однако, по некоторым данным (Iversen, 1954), сильное заражение *Myxobolus squamae,* при котором все тело покрывается пустулами, может стать причиной гибели форели (*Salmo gaidrneri*).

Сведений о серьезных заболеваниях рыб, связанных с паразитированием миксоспоридий в костной ткани (*Myxobolus aeglefini, M. dentium, Henneguya brachiura* и др.), нет.

Несколько иначе обстоит дело с хрящевой тканью. С одной стороны, *Myxobolus aeglefini,* паразитирующий в костях и хрящах головы трески, серьезных заболеваний не вызывает, хотя в последнее время появились данные о сильных нарушениях хрящевой ткани головы и глаз, приводящие к изменению внешнего вида

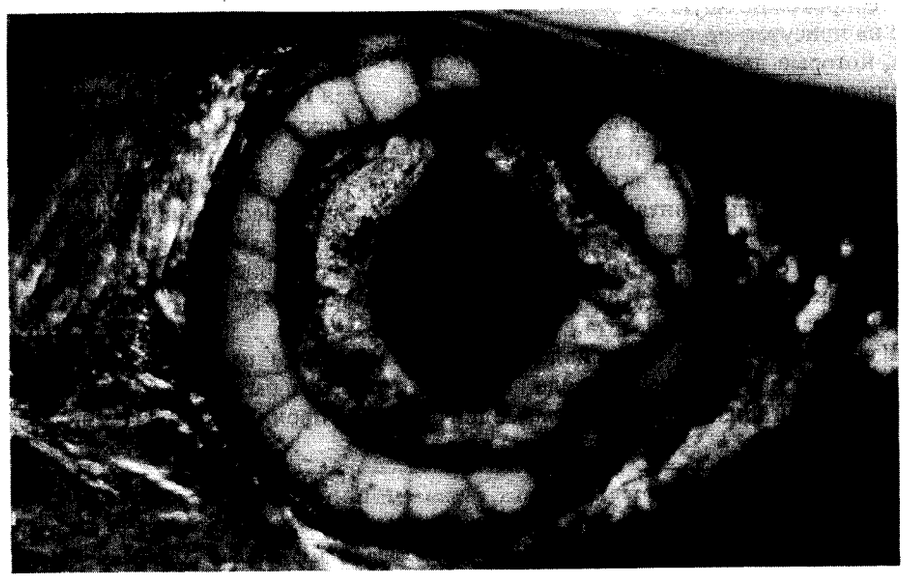


Рис. 211. Глаз путассу, пораженный *Myxobolus aeglefini.*

у некоторых тресковых (*Micromesistius poutassou*) (рис. 211). Однако сведений о гибели рыбы от этого паразита нет.

С другой стороны, типичный паразит хрящевой ткани *Myxosoma cerebralis* вызывает одно из самых губительных заболеваний лососевых рыб. Здесь, однако, тяжесть заболевания зависит не столько от прямого воздействия на хрящевую ткань, сколько от того, что разрушение последней вызывает нарушение функций органов, защищенных хрящевым скелетом. Так, разрушение капсулы, окружающей органы равновесия, приводит к сильному нарушению деятельности этого органа (вертеж, нарушение равновесия); разрушение хрящевой ткани позвоночника – к искривлению последнего; разрушение в области 26-го позвонка, где отходят симпатические нервы к хвостовым пигментным клеткам, вызывает потемнение хвоста. Наконец, разрушение хряща головы и челюстей вызывает сильную деформацию последних. Не исключена возможность и токсического действия паразита на весь организм рыбы (рис. 212).

Представляет интерес характер патогенного воздействия паразитов таких важных для рыбы органов, как сердце и нервная система. При заражении стенки желудочка и артериального синуса усачей *Myxobolus cordis* никаких заметных отклонений от нормы у рыб не наблюдалось. Паразитирование в стенке сердца карповых рыб *Myxobolus dogieli* вызывает заметные изменения в этом органе: возникают сравнительно большие, колбасовидные (до 10–15 × 1.2–2 мм) или округлые цисты, целиком находящиеся в толще мускулатуры сердца или свисающие свободно одним концом в просвет перикардиальной полости, реже – желудочка сердца (Быховский, Быховская, 1940). Они вызывают деформацию стенки сердца, разрастание околосердечной сумки с образованием многочисленных спаек (рис. 213). Однако гибели рыбы или заметного исхудания, связанного с паразитированием данного вида, никто не наблюдал. Весьма интересны данные Ганапати (Ganapati, 1941) о *Henneguya otolithi,* паразитирующем в стенке луковицы аорты представителей рода *Otolithus.* Плазмодии растут между мышечными волокнами стенки луковицы аорты, отделяя их друг от друга. Волокна, входящие в контакт с паразитом, полностью дегенерируют, благодаря чему при сильном заражении происходит значительное разрушение ткани. Она претерпевает гиалиновую дегенерацию, сопровождающуюся появлением желтой грануляции. Организм рыбы реагирует на присутствие паразита продуцированием вокруг него активных фибробластов, которые дают начало нескольким слоям соединительной ткани, полностью отделяющим паразита от мышц. Иногда наблюдается гибель паразита и проникновение соединительной ткани внутрь цисты. В инвазированном органе заметно увеличивается количество капилляров. Имеет место инфильтрация лейкоцитов. При сильной инвазии стенка луковицы выглядит опухшей и красноватой, иногда она почти сплошь занята многочисленными цистами. Последние часто вдаются в просвет луковицы, затрудняя ток крови. Вредоносное значение этого паразита не вызывает сомнения, однако сам автор не наблюдал гибели рыб. По всей вероятности, активная реакция организма хозяина в какой-то мере противостоит патогенному воздействию паразита.

Из паразитов сердца наиболее патогенна *H. sebasta* из *Sebastes paucispinus.* Локализуясь в луковице и стволе аорты, этот паразит вызывает сильную гипертрофию тканей. Лизируя ткань, плазмодии способны проникать через стенку аорты

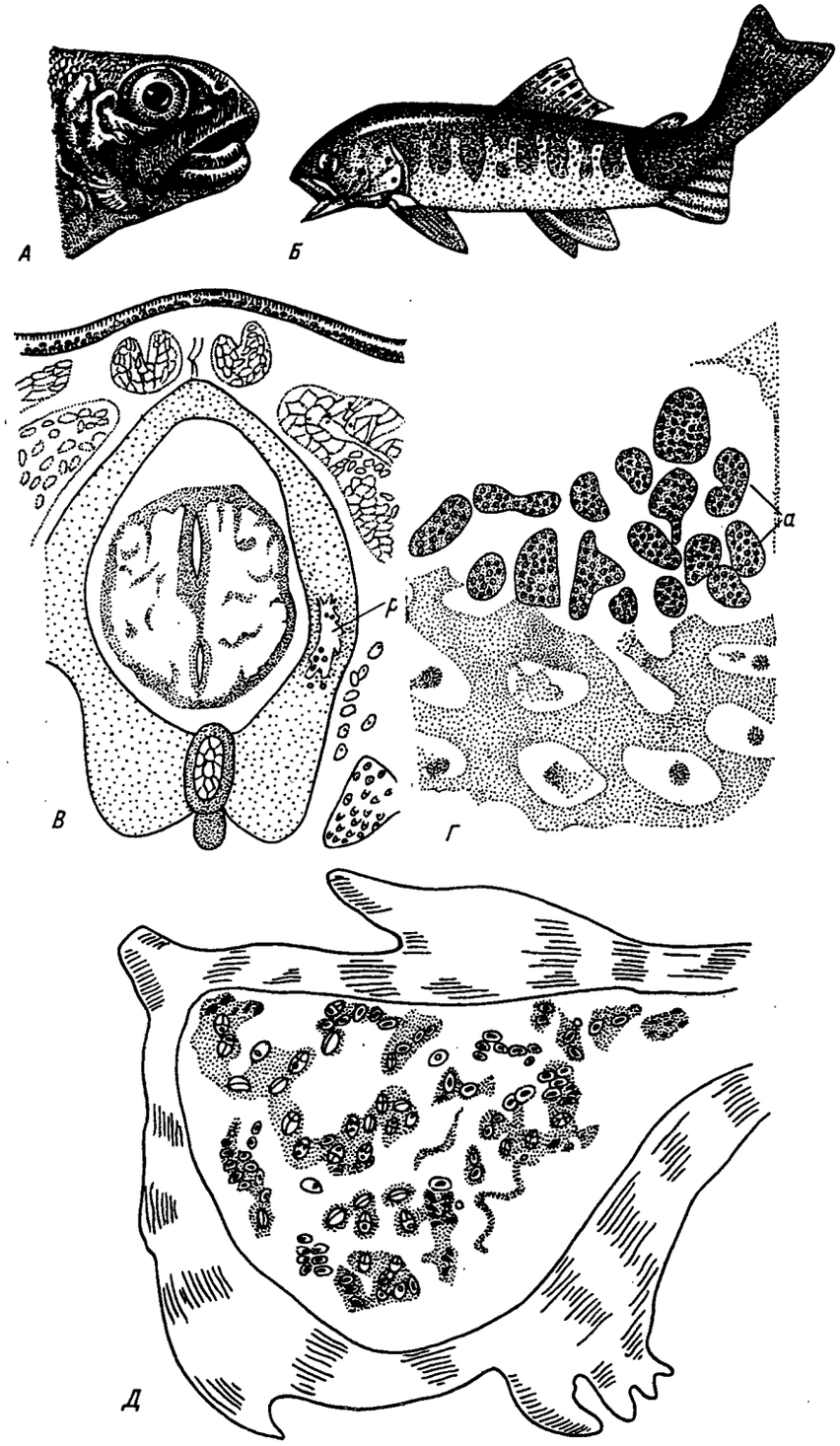


Рис. 212. Вертеж лососевых, вызываемый *Myxosoma cerebralis.*

А – форель с изуродованным черепом (из: Hofer, 1903); *Б* – форель с изогнутым позвоночником и почерневшим задним концом тела (из: Plehn, 1906a); *В* – амебоиды в разрушенном ими хряще черепной коробки; *Г* – то же при большем увеличении; *Д* – то же при еще большем увеличении, в плазмодиях видны споры (*В–Д* – из: Успенская, 1959). *а* – плазмодий, *р* – участок хряща, разрушенного паразитами.



Рис. 213. Сердце сазана, пораженное цистами *Myxobolus dogieli* (из: Быховская, Быховский, 1940).

и луковицы, состоящую из 3 слоев, и разрушают мышцы и соединительную ткань этих органов. Вокруг паразита заметна пролиферация соединительно-тканных элементов. Никогда не наблюдалось образования фиброзной капсулы хозяина. Паразит дает подчас высокую экстенсивность заражения (до 30 %), причем сильнее заражены взрослые рыбы размером в 60 см (до 50 %). Возможно, поэтому авторы не наблюдали массовой гибели зараженной рыбы: организм взрослой рыбы более устойчив к паразитам (Heckmann, Jensen, 1979).

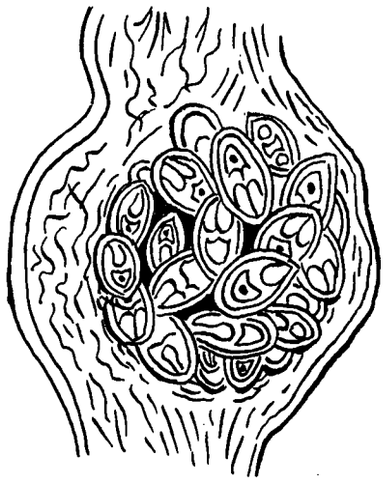
Примеров паразитирования миксоспоридий в нервной системе сравнительно немного. *Myxobolus neurobius* и *M. arcticus*, паразитирующие в спинном, головном мозгу и нервах между миелиновой и шванновской оболочками у некоторых лососевых, в естественных водоемах ни заболеваний, ни гибели рыб не вызывает (Schuberg, Schröder, 1905) (рис. 214). То же самое можно сказать о другом паразите кровеносных сосудов мозга карповых рыб – *Myxosoma encephalina* (рис. 215).

В описании *Myxobolus* из оболочек мозга морской рыбы *Cantnigaster* была также отмечена относительная безобидность данного паразита для организма рыбы (Okada, 1932). Исключение составляет только паразит (*Myxobolus muelieri*), обнаруженный в мозгу и цереброспинальных нервах между медуллярной и шванновской оболочками хариуса (Pfeiffer, 1893). Этот паразит вызывал массовую гибель зараженной рыбы.

Хотя все случаи сильного патогенного воздействия миксоспоридий на рыб связаны с нарушением целостности и функции инвазируемого органа, тем не менее его нельзя целиком сводить только к этим причинам. Чаще всего имеет место общее патогенное воздействие на весь организм рыбы и тяжесть заболевания зависит в основном именно от степени такого воздействия. В этом отношении хорошим примером служат такие паразиты, как *Myxosoma cerebralis, Myxobolus pfeifferi, Chloromyxum truttae, Sphaerospora tincae, Hoferellus cyprini* и др. Не менее показателен *Myxobolus cyprini*. Этот паразит инвазирует самые разнообразные органы (почки, печень, селезенку, стенку кишечника, мускулатуру и даже жабры) карповых. Сильное заражение молоди в прудовых хозяйствах вызывает злокачественную анемию и гибель рыб. Наблюдаются нарушение функции почек, малокровие, гиперемия покровов, ерошение чешуи, пучеглазие, асцит и общая водянка тела. Имеет место также разрушение жабр, напоминающее патологические изменения при жаберной гнили (Schäperklaus, 1954). Все это заставляет считать данное заболевание, как и большинство болезней, связанных с паразитированием миксоспоридий, результатом общего заболевания рыбы.

Henneguya visceralis, являясь в основном паразитом почек электрических угрей (*Electrophorus electricus*), в дальнейшем поражает и другие органы: печень, селезенку, сердце. Патологические изменения, вызываемые паразитом во всех вышеперечисленных органах, особенно в почках, по предположению некоторых исследователей (Jakowska, Nigrelli, 1953), были причиной смерти этих рыб в Нью-Йоркском аквариуме.

Наиболее серьезное заболевание вызывает единственный тканевой паразит из рода *Ceratomyxa* – *C. shasta*. По некоторым данным (Noble, 1950), она давала



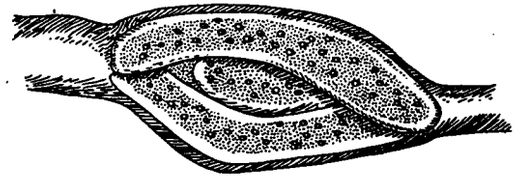


Рис. 215. Кровеносный сосуд мозга сазана с вегетативными формами *Myxosoma encephalina* (из: Mulsow, 1911b).

Рис. 214. Продольный разрез через нервное волокно форели, зараженное *Myxobolus neurobius* (из: Schuberg, Schröder, 1905).

100 %-ную гибель форели (*Salmo gairdneri*) из оз. Кристального (Калифорния). Характерна особенность *C. shasta* – ее плазмодии полностью сохранили облик полостных *Ceratomyxa*. Это подвижные трофозоиты, округлой или сильно изменчивой формы, в них образуются 2, изредка 4 споры. Паразит не локализуется в одном определенном органе, а встречается во всех внутренних органах. В почках он обнаруживается в мочевых канальцах, особенно внутри клеток их эпителия и вокруг них в паренхиме почек, вызывая при этом сильное разрушение инвазируемой ткани. В стенках пищевода, кишечника и желудка он встречается во всех слоях в значительных количествах. В этих органах он также производит чрезвычайно сильные разрушения. В печени сравнительно слабо заражен наружный слой, зато остальная паренхима подвергается сильному разрушению. В селезенке пораженным оказался лишь корковый слой. Выходя из почек, трофозоиты могут сильно поражать мускульную ткань, вызывая некроз и разнообразные опухоли на боках и под спинным плавником. Некоторое количество паразитов было обнаружено в подкожной клетчатке. Слабо зараженными оказались стенки желчного пузыря и гонады. Небольшое количество паразитов было обнаружено в капиллярах жабр и просвете сердца. Смерть рыбы обычно наступает на 40-е сутки после заражения. В основном заболеванию подвержена молодь. Однако имеются сведения и о значительной гибели взрослых лососевых в преднерестовый период (Mitchell, 1977; Yamamoto, Sanders, 1979, и др.). Судя по серьезным разрушениям и большому количеству пораженных и разрушенных органов, организм рыбы еще плохо приспособлен к инвазии данным паразитом и не выработал в достаточной мере удовлетворительной защитной реакции, чем объясняется исключительно тяжелое течение заболевания.

Из этого краткого обзора видно, что патогенное влияние миксоспоридий на организм хозяина неодинаково. Получается чрезвычайно пестрая картина, часто не зависящая от степени инвазии и локализации паразита. Однако несмотря на эту пестроту, можно подметить некоторые закономерности.

Прежде всего бросается в глаза, что, как уже отмечалось выше, список заболеваний, вызываемых миксоспоридиями, все же заметно меньше числа описанных видов. Очевидно, далеко не все виды и не во всех случаях вызывают заболевания. Тяжесть заболевания даже при заражении патогенными миксоспоридиями неодинакова. Это служит в какой-то мере отражением характера отношений между паразитом и хозяином. В системе паразит–хозяин возможны три основных типа взаимоотношений, между которыми существует большое число переходов.

1. Резистентность организма хозяина достаточно сильна, чтобы подавить паразита. В этом случае или совсем исключается возможность заражения, или имеет место незначительное и недолговременное заражение, или, наконец, экстенсивность заражения может быть сравнительно велика, но организм хозяина активно сопротивляется, что приводит даже к гибели части паразитов. В последнем случае наблюдается или недоразвитие паразитов, о чем свидетельствует наличие вегетативных форм, в которых не происходит развитие спор, или цисты гибнут с уже сформировавшимися спорами. Ярким примером этому служит *Myxidium rhodei.* Уже Леже (Léger, 1905) удалось проследить постепенное обрастание пораженной боуменовой капсулы соединительной тканью и гибель, а затем обызвествление заключенного в ней паразита (рис. 195). Это же неоднократно наблюдали и мы не только на *M. rhodei,* но и на цистах *Kudoa rosenbuschi, K. nova, K. alliaria.*

2. Резистентность хозяина недостаточна, для того чтобы преодолеть патогенное влияние паразита. В этом случае мы сталкиваемся с сильнейшими эпизоотиями.

3. Система паразит–хозяин находится в определенном равновесии. Резистентность организма хозяина достаточно велика, для того чтобы изолировать паразита и ограничить его патогенное воздействие, однако не настолько, чтобы полностью уничтожить его.

Хорошим примером этому среди полостных миксоспоридий служит *Myxidium lieberkuehni.* Воспалительные явления, вызываемые им в мочевом пузыре щуки, с одной стороны, улучшают условия питания паразита. С другой стороны, болезненные явления почти всегда носят локальный характер, что сохраняет в общем нормальную жизнедеятельность рыбы. Последнее обстоятельство в конечном итоге представляет выгоду и для самого паразита.

Инкапсуляция тканевых паразитов позволяет хозяину в какой-то мере локализовать их патогенное воздействие. В то же время появление вокруг капсул инфильтратов и разрастания капиллярной сети улучшает условия питания самого паразита. Таким образом, образование цист есть также один из путей выработки состояния равновесия между паразитом и хозяином.

Было показано (Dykova, Lom, 1978), что тканевая реакция рыб на инвазию миксоспоридий мягких тканей протекает в два этапа. Первый этап совпадает с ростом и созреванием плазмодия. Изменения в окружающих его тканях проявляются в смещении, атрофии, гиперплазии. В случае тяжелого течения заболевания функция органа может быть частично или полностью нарушена. В этот период, по-видимому, слабо проявляется защитная реакция хозяина на паразита, отчасти потому, что организм хозяина еще недостаточно активизировался, отчасти потому, что заражение часто приходится на то время, когда резистентность пойкилотермного организма благодаря пониженной температуре подавлена. Например, именно поэтому заражение окуня *Henneguya creplini* происходит обычно при температуре ниже 13 °С. В это время, однако, происходит формирование капсул, что, как мы уже отмечали, выгодно и для хозяина, и для паразита. Второй этап начинается после созревания спор, когда наблюдается активная реакция организма рыбы, проявляющаяся в быстром замещении капсул грануломатозной тканью. Образованию гранулемы способствует повышение температуры.

Нельзя снимать со счета и иммунную реакцию организма рыбы. Возможно, именно поэтому заражение некоторыми видами не происходит при той температуре (выше 13 °С), которая способствует выработке антител. К сожалению, конкретных данных по иммунологической реакции на миксоспоридий почти нет.

С помощью гистохимических методов было показано (Kalavati, 1981), что тканевая реакция на паразитирование *H. waltairensis* в жабрах *Channa punctata* приводит к образованию соединительно-тканной капсулы коллагеновой природы.

Известно также, что плазмодий *Myxosoma cerebralis* в ответ на защитную реакцию хозяина адсорбирует антитела хозяина на своей поверхностной мембране. Такая мимикрия избавляет паразита от выработки собственных антител (Halliday, 1974; Pauley, 1974).

Ответным действием на заражение миксоспоридиями является также воспалительная реакция. Эта реакция по-разному проявляется у разных видов рыб по отношению к тем или иным паразитам, и, кроме того, она зависит от воздействия самых разнообразных факторов. Чаще всего она умеренная: обычно на месте плазмодия и полостей, возникающих в результате их разрушительного действия, происходит грануляция (Mitchell, 1977; Dykova, Lom, 1978).

Равновесная система паразит–хозяин – результат исторического преобразования. Раз возникнув, система паразит–хозяин сама подвергается отбору, в результате которого остаются наиболее устойчивые системы. Если выработка устойчивости идет на организменном уровне, то происходит закономерная смена трех разобранных выше типов взаимоотношения 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 удается 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.

Естественно, что эта общая схема не отражает всего многообразия взаимоотношений паразита и хозяина. Прежде всего в каждом конкретном случае могут быть отступления от этой схемы. Кроме того, само состояние равновесия весьма относительно и может приближаться или к первому, или ко второму типам. К тому же это равновесие весьма неустойчиво и в зависимости от различных конкретных условий может измениться или в пользу хозяина, или во вред ему.

Соответственно мы и встречаем все степени взаимоотношений паразита и хозяина от почти безвредного паразитирования до тяжелейших заболеваний. В тех случаях, когда имеет место подавление паразита хозяином или полное равновесие между ними, болезненные явления не наблюдаются или слабо выражены. При большем сдвиге в сторону паразита происходит местная реакция, ограничивающаяся данной тканью или органом. Наконец, еще более сильный сдвиг сказывается уже на всем организме хозяина, существенно нарушая ряд важных жизненных функций.

В дальнейшем, по мере адаптации хозяина к паразиту, его влияние на хозяина сводится лишь к местной реакции.

Какие же факторы влияют на характер взаимоотношений системы паразит–хозяин? Мы уже отмечали, что при сравнительной молодости этой системы может иметь место очень слабая резистентность организма хозяина. По-видимому, именно это происходит при заражении форели *Ceratomyxa shasta.* Известно, что *C. shasta* – один из двух пресноводных представителей данного рода, равно как и единственный среди них тканевой паразит. О том, что его переход к тканевому паразитизму произошел сравнительно недавно, свидетельствует и тот факт, что плазмодии данного вида совершенно не изменились, сохранив типичный облик полостного паразита. Поэтому как весь организм рыбы, так и его отдельные ткани и органы еще слабо приспособлены к защите от сравнительно нового паразита и не в состоянии оказывать достаточно эффективное сопротивление. В результате – множественное заражение большинства внутренних органов и массовая гибель рыбы.

По всей вероятности, переход паразита на необычного, еще не приспособившегося к нему хозяина, большей частью является причиной усиления его патогенного воздействия. Именно с этим связана большая патогенность *Myxobolus exiguus* по отношению к кефалевым рыбам и *Heneguya psorospermica* к окуням. По мнению Гофмана с соавт. (Hoffman et al., 1962), радужная форель – сравнительно более молодой хозяин *Myxosoma cerebralis*, в связи с чем она тяжелее переносит заболевания, вызываемые этим паразитом, чем другие лососевые.

В мочевом пузыре различных морских придонных рыб паразитирует представитель своеобразного рода *Parvicapsula*. Никакого патогенного воздействия этих паразитов на их хозяев никто не отмечал. Видимо, это хорошо сбалансированная система паразит–хозяин. По сообщению Гоффмана (Hoffman, 1981b), в выращиваемых в садках у тихоокеанского побережья Северной Америки кижучах была обнаружена никогда до этого времени в этих рыбах не встречающаяся *Parvicapsula* sp. Этот паразит локализуется в стенках и в полости мочевых канальцев, вызывая тяжелую форму нефрита, дающую 30 %-ную смертность. Большая скученность, отличающаяся от естественных условий содержания, ослабила резистентность организма, что создало возможность для перехода на кижуча несвойственного ему паразита морских придонных рыб. Возникла молодая и поэтому несбалансированная система паразит–хозяин, приведшая к тяжелой эпизоотии.

В 1975 г. из хозяйства Шикоку в садки близ о. Окинава были пересажены сеголетки и двухлетки желтохвостов (*Seriola quiquecardiata*) (Egusa, Nakajama, 1980). В том же году все они оказались чрезвычайно сильно заражены *Kudoa anamiensis*. Цистами этого паразита была нашпигована вся скелетная мускулатура. При тяжелых поражениях цисты были найдены даже в мышцах сердца, коже и плавниках. Считается, что этот вид перешел на желтохвоста от местных рыб из сем. Pomacentridae: *Abudefduf sexfasciatus, A. vagiensis, Chromis isharai, Ch. notatus, Chrysiptera assimtiis*. Зараженность местных рыб была не столь значительна: 1, реже 2–3 цисты на 1 рыбу. И в данном случае возникновение новой системы паразит–хозяин резко усилило патогенное воздействие паразита.

Состояние равновесия выгодно как для паразита, так и для хозяина. Именно поэтому оно обычно и наступает в результате длительной эволюции системы паразит–хозяин. Однако в некоторых случаях, когда выход спор во внешнюю среду затруднен, для паразита выгодна гибель хозяина. Именно с этим связана сильная патогенность *Myxosoma cerebralis*. Поскольку после окостенения большинство спор оказываются замурованными, гибель и последующее разложение рыбы создают возможность для выхода спор наружу.

В подавляющем большинстве случаев, однако, гибель хозяина оказывается невыгодной и для паразита. Возможно, именно поэтому мы не встречаем сильно патогенных комбинаций у паразитов таких жизненно важных органов, как сердце или мозг: слишком губительное воздействие паразитов в данном случае привело бы к немедленной гибели рыбы. Заслуживает внимания тот факт, что единственный случай массовой гибели рыбы при инвазии мозга был связан с паразитированием в нем *Myxobolus muelleri*, т. е. паразита, который обычно в мозгу не встречается (Pfeiffer, 1893). Атипичная локализация паразита, к которой организм хозяина не был приспособлен, оказалась причиной столь тяжелой инвазии, ибо в этом случае возникла функционально новая система паразит–хозяин. В прудовых хозяйствах Польши наблюдалось сильное заражение мальков карпа *Myxobolus* sp. (Stefan, 1970). Чаще всего этот паразит встречался во всех органах, кроме мозга. В тех случаях, когда он попадал в мозг, наступало серьезное заболевание. Рыба утрачивала равновесие, лежала на боку, кружилась на одном месте. У некоторых рыб появлялись горбы, темнела кожа и проваливались глазные яблоки. И в этом случае извращенная локализация обычного для данной рыбы паразита вызывает тяжелое

заболевание. *Myxidium oviforme*, в норме паразитирующий в желчном пузыре, никаких заметных болезненных изменений у лососевых не вызывает, однако при извращенной локализации в желчных протоках печени он вызывает сильнейшее воспаление этого органа, образование опухолей и гнойников. Таким образом, извращенная локализация паразита может стать причиной тяжелой инвазии. Такой же функционально молодой системой паразит–хозяин следует признать и межлепестковую „форму" *Henneguya excilis*.

Резистентность хозяина по отношению к паразитам не есть раз и навсегда определившаяся, неизменная категория. В зависимости от ряда факторов внешней среды и от состояния хозяина она может усиливаться или ослабевать. Соответственно будет меняться и соотношение системы паразит–хозяин, и связанная с этим бóльшая или меньшая патогенность инвазии. Поэтому у ослабленных и мало упитанных рыб заболевания, связанные с миксоспоридиями, протекают тяжелее. По данным китайских исследователей (Chen Chih-leu et al., 1959), карповая рыба *Cirrhina moltorella* подвержена тяжелому заболеванию „Май–кань", вызываемому смешанным заражением: *Myxobolus* sp., *Branchiomyces* sp. и двумя видами *Trichodina*. В данном случае трудно сказать, какой из перечисленных паразитов играет решающую роль. Однако не вызывает сомнения тот факт, что заражение одним из этих паразитов уменьшает резистентность организма рыбы по отношению к другим, тем самым заметно увеличивая тяжесть заболевания.

Поскольку резистентность организма молоди рыб заметно слабее таковой взрослой, заболевания, связанные с миксоспоридиями, протекают у них тяжелее. Действительно, почти все эпизоотии, сопровождающиеся массовой гибелью рыб как в естественных водоемах, так и в прудовых хозяйствах, отмечаются преимущественно у молоди.

Исследования последних лет показали, что в естественных водоемах происходит массовое заражение молоди рыб миксоспоридиями уже с 14-дневного возраста. Предстоит выяснить, не являются ли миксоспоридии одной из причин, вызывающих критические периоды развития у личинок рыб, когда смертность их достигает высокой цифры. Если даже миксоспоридии – и не первопричина этого явления, то массовое заражение еще больше ухудшает состояние рыб в данные периоды. Кроме того, в критические периоды уменьшается сопротивляемость организма рыбы, что не может не увеличить тяжесть миксоспоридного заболевания.

Мы уже говорили о сильнейшем заражении личинок густеры *Myxobolus pseudodispar* в Городском плесе оз. Селигер. О сильном влиянии миксоспоридий на молодь леща в оз. Друзно указывала Козицкая (Kozicka, 1959). Вероятно, такое явление распространено значительно шире, чем это известно в настоящее время.

Следует отметить, что выработка устойчивости системы паразит–хозяин наблюдается даже если паразит губительно действует на хозяина, как обычно это имеет место у микроспоридий. В этом случае выработка устойчивости системы происходит на популяционном уровне. Поскольку паразиту прежде всего необходимо наличие хозяина, система паразит–хозяин может нормально существовать только при сравнительно невысоком уровне зараженности последнего. Лишь при повышении плотности популяции хозяина, увеличивающей возможность его заражения, может возникнуть эпизоотия, сопровождающаяся его массовой гибелью. Следующее за нею снижение плотности популяции вновь уменьшит экстенсивность заражения. В этом случае паразит выступает как регулятор численности хозяина, подобно тому, как это имеет место в системе хищник–жертва. По-видимому, именно такую роль играют миксоспоридии при массовой гибели молоди рыб от миксоспоридиозов в естественных водоемах. Так, высокое заражение густеры *M. pseudodispar* в оз. Селигер вызывает массовый отход ее молоди. Между тем густера – обычный вид данного водоема, занимающая по объему улова 5-е место

Таблица 20

Гибель молоди плотвы в процессе заражения *Myxobolus pseudodispar*

Опыт	Число рыб, экз.	Число зараженных рыб		Число рыб, погибших в результате заражения	
		экз.	%	экз.	%
2	25	19	76	13	52
3	16	12	75	6	37.7
4	8	7	—	3	—
Всего	49	38	75.5	22	44.8

(Никаноров, Никанорова, 1963). Следовательно, миксоспоридии, оказывая лимитирующее влияние на численность молоди, обеспечивают оптимальную численность старших возрастных групп густеры. Иными словами, они, включившись в естественную регуляцию численности популяции этой рыбы, не вызвали увеличения ее естественного отхода. Возможно, что в большинстве случаев миксоспоридии, заражая рыб, лишь увеличивают воздействие других лимитирующих факторов.

Лимитирующее влияние на численность рыб миксоспоридии могут оказать и в другой, пока еще мало известной нам роли. Во время эксперимента по искусственному заражению рыб Юнчис (1984а, 1984б) обратил внимание на значительный процент отхода уже заразившихся рыб (табл. 20). Исследование погибших рыб показало, что причиной их гибели явились воспалительные явления в определенном участке кишки. Мы уже отмечали, что у каждого конкретного вида экструзия полярных нитей происходит в строго определенном участке кишечника рыбы. При массовом заражении внедрение большого количества амебоидных зародышей в сравнительно небольшой участок стенки кишечника вызывает у молодых рыб сильный воспалительный процесс, подчас приводящий к их гибели. В природе, по всей видимости, столь массовое заражение встречается редко. Незначительная вероятность попадания споры в рыбу, скорее всего, должна обеспечить заражение единичными спорами. С другой стороны, большая плотность популяции молоди и пространственная близость их к взрослым рыбам могут привести к массовому заражению. В этом случае миксоспоридии опять-таки выступят в роли регулятора численности хозяина.

Эксперименты Юнчиса (1984б) показали, что большую роль в патогенном воздействии миксоспоридий на хозяина и опосредованно на численность его популяции может играть и интенсивность заражения этими паразитами. На примере гельминтов и других паразитов видно, что отрицательное биномиальное распределение паразитов, при котором высокая интенсивность заражения приходится лишь на сравнительно небольшую часть популяции хозяина, несомненно увеличивает устойчивость как данной популяции, так и всей паразитарной системы в целом. К сожалению, трудность учета интенсивности заражения миксоспоридиями задержала развитие такого рода исследований у этих паразитов.

На популяционном уровне миксоспоридии и хозяева могут поменяться ролями. Уже отмечалось, что при кудоозах возникает хорошо сбалансированная на организменном уровне система паразит–хозяин. Цисты многих видов не только не вызывают гибели хозяина, но и не образуют даже язв, благодаря чему большое число спор, находящихся в цисте, не имея выхода наружу, гибнет. Поскольку представители рода *Kudoa* предпочитают хозяев с бóльшим процентом естественной смертности, гибель этих хозяев, интенсивно зараженных миксоспоридиями, обеспечивает выход в воду определенного количества спор, которые вполне

обеспечивают существование системы паразит–хозяин и соответственно самих паразитов. В данном случае колебание численности хозяина (его смертность) оказывает существенное влияние на численность миксоспоридий. Хорошим примером может служить *Kudoa alliaria* из южной путассу Патагонского шельфа. Для этой рыбы характерна высокая естественная смертность (54 %), что несомненно выгодно для паразита, экстенсивность инвазии которого составляет 90 % с максимальной интенсивностью 100 и более цист. Несмотря на то что в старых цистах значительная часть спор этого вида погибает, высокая степень зараженности рыбы всегда обеспечивает выход живых спор во внешнюю среду после смерти хозяина.

Такого же типа паразито-хозяинные отношения наблюдали у *Kudoa paniformis* и *K. thyrsitis,* паразитирующих в мышечных волокнах тихоокеанской мерлузы *Merlueccius productus,* в районе Канады (Kabata, Whitaker, 1981) и в районе Колумбии (собственные наблюдения). Созревшие споры не выходят за пределы пораженного мышечного волокна, которое под воздействием паразита первоначально увеличивается в размерах и принимает белую окраску. Организм хозяина активно реагирует на присутствие миксоспоридий: вокруг пораженных волокон накапливается меланин. По мере процесса меланизации происходит изменение цвета (от желтого и светло-коричневого до черного) и полное разрушение пораженного волокна. При этом споры погибают. Высокая интенсивность заражения в отдельных случаях приводит к тому, что вся мускулатура рыбы принимает темную окраску. Такая степень заражения рыб миксоспоридиями обеспечивает непрерывное пополнение инвазионного начала. Благодаря этому после гибели рыбы от любой причины во внешней среде всегда сохраняются живые споры.

Следовательно, выработка устойчивости в системе миксоспоридия–рыба происходит на двух уровнях – организменном и популяционном. При этом организменный уровень в адаптации миксоспоридий к своим хозяевам превалирует. Анализ патогенности миксоспоридий позволяет нам прийти к следующим выводам. Миксоспоридии – биологически прогрессивная группа животных, хорошо приспособленная к своим хозяевам. Соответственно большая часть их в естественных условиях обычно находится в определенном равновесии с организмом хозяина, в связи с чем они являются непатогенными или слабопатогенными паразитами. Однако в ряде случаев (относительная молодость системы паразит–хозяин, извращенная локализация паразитов, необходимость обеспечения выхода спор в воду, ослабление организма хозяина или слабая резистентность его в определенные периоды жизни, высокая плотность его популяции и пр.) имеет место нарушение этого равновесия в сторону увеличения патогенности паразита, вследствие чего происходит усиление тяжести заболевания вплоть до возникновения эпизоотий и массовой гибели. В естественных водоемах даже при массовой гибели рыб, особенно ее молоди, устойчивость паразитарной системы обеспечивается на популяционном уровне, что в большинстве случаев способствует сохранению численности рыб.

Принципиально иная картина возникает при искусственном содержании рыб в прудах и особенно в садках и бассейнах, где резко нарушается веками сложившееся экологическое равновесие. Из приведенного выше обзора видно, что массовая гибель рыб наблюдается преимущественно в рыбоводческих хозяйствах. Большая плотность посадки рыб обеспечивает массовое скопление спор 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 условий приводит к уменьшению сопротивляемости организма. Это не только усиливает патогенное воздействие специфичности паразитов, но и способствует освоению последними новых хозяев, а также новых органов и тканей (извращенная локализация)

в основных хозяевах. Возникающие при этом новые или функционально новые системы паразит–хозяин способствуют резкому усилению патогенности паразита. Нарушение нормальных условий существования рыбы, не всегда полноценная пища и связанное с этим стрессовое состояние рыбы еще более усиливают тяжесть заболевания. Этим, по-видимому, и объясняется то, что массовая гибель рыб от миксоспоридиозов наблюдается преимущественно при искусственном их выращивании.

Не случайно только в прудовых хозяйствах имеет место массовая гибель карпа от *Myxobolus cyprini, M. dispar, Hoferellus cyprini* и от сфероспоридиозов, форелей – от *Myxosoma cerebralis* и *Chlomyxum truttae,* линя – от *Sphaerospora tincae,* канального сомика – от межлепестковой формы *Henneguya excilis* и т. п. Обычно непатогенные морские паразиты *Parvicapsula* sp. и *Kudoa anamiensis,* перейдя на выращиваемых в садках рыб (кижуч и желтохвост), стали причиной их серьезного заболевания. Таким образом, даже самый слабопатогенный в естественных условиях вид миксоспоридий может стать возбудителем серьезных заболеваний в условиях искусственного разведения рыб, где особенно усиливается воздействие всех факторов, увеличивающих патогенность паразитов.

Следует также отметить, что и изменение условий в естественных водоемах, связанное с хозяйственной деятельностью человека, может стать причиной эпизоотий, примером чего служит возникновение узелкового заболевания чехони (возбудитель *Henneguya cutanea*) в Каховском водохранилище (Исков, 1964а). Усиление антропогенного воздействия на природу и хозяйственная деятельность человека в области рыбоводства создают угрозу возникновения новых заболеваний, связанных с миксоспоридиями. Это обстоятельство требует повышения ихтиопатологического контроля при любых мероприятиях, направленных на повышение рыбной продуктивности в искусственных и естественных водоемах.

Таким образом, широкое распространение миксоспоридий, их тенденция к переходу на других хозяев и к освоению новых органов заставляют считаться с возможностью возникновения новых заболеваний. Эта возможность резко усиливается в связи с хозяйственной деятельностью человека: созданием хозяйств как в пресных, так и морских водах, где резко изменяются условия жизни рыбы. Поэтому борьба с миксоспоридиозами должна вестись в следующих основных направлениях.

1. Уничтожение или сокращение числа свободно плавающих инвазионных стадий – спор или уменьшение вероятности попадания их в рыбу. С целью уничтожения спор в прудовых хозяйствах необходимо производить осушку дна и обработку его различными химикатами. Для уменьшения возможности попадания спор в рыбу в прудовых хозяйствах нужно практиковать раздельное содержание молоди и производителей, помещение молоди в такие водоемы, где вода не поступала бы из водоемов с производителями, содержание в проточных водоемах, отлов и уничтожение сильно зараженных рыб. В условиях естественных водоемов пока возможно только последнее мероприятие.

2. Борьба с вегетативными формами миксоспоридий, паразитирующими в рыбе. Этот способ, основанный на применении лечебных препаратов, пока еще не получил широкого распространения. Удачные опыты применения стоварсола и осарсола для лечения вертежа форелей позволяют надеяться на перспективность этого метода для прудовых хозяйств в будущем.

3. Улучшение содержания и усиление питания молоди, благодаря чему создаются условия для увеличения темпа роста, повышения резистентности их организма. Это направление следует считать наиболее перспективным для профилактики и борьбы с миксоспоридиями, поскольку именно в молодом возрасте из-за слабой сопротивляемости организма рыбы преимущественно наблюдаются массовые эпизоотии и отход рыбы.

В ряде работ (Чечина, 1953; Догель, Бауер, 1955; Грапмане, 1957) отмечалось, что увеличение упитанности рыбы и связанное с этим усиление темпа роста уменьшает ее зараженность многими паразитами и снижает их патогенное воздействие. Успенская (1955а, 1955б, 1959) указывала, что метод интенсивного выращивания по Грачевой (выращивание мальков на естественных кормах с подкормкой с середины лета искусственными кормами и усиленное зимнее питание), приводящий к быстрому росту рыбы и скорейшему окостенению ее скелета, препятствует развитию *Myxosoma cerebralis.*

По данным китайских исследователей (Chen Chin-leu et al., 1959), введение в пруды смешанного органического удобрения (коровий навоз плюс компост сорных трав) в сочетании с дезинфекцией его дна сильно снизили зараженность и отход мальков в результате заболевания болезнью „Май-кань", вызываемой смешанным заражением миксоспоридий, триходин и бранхиомицеса. Эти пока еще немногочисленные данные все же свидетельствуют о большой перспективности данного метода.

Весьма перспективным направлением в борьбе и особенно в профилактике болезней рыб следует считать методы серодиагностики и иммунопрофилактики. В отношении миксоспоридий первое успешно применено к *Myxosoma cerebralis* (Wolf, Markiw, 1975).

Сочетание всех направлений в борьбе с миксоспоридиями, дальнейшая разработка и усовершенствование их позволят свести на нет их вредоносную роль в прудовых хозяйствах и сократить число эпизоотий в естественных водоемах.

ГЛАВА 10

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИКСОСПОРИДИЙ И ЕЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Мы уже упоминали об исключительной изменчивости спор миксоспоридий. Прежде всего она выражается в том, что их размеры всегда варьируют, часто в очень широких пределах. Почти во всех случаях размеры отдельных спор могут переходить за обычные для данного вида пределы в сторону сильного уменьшения или увеличения (рис. 216). Однако изменчивость не ограничивается только размерами, а затрагивает такие существенные признаки, как форма спор, число полярных капсул и даже створок и прочее (рис. 217–224). Еще в конце прошлого столетия (Thelohan, 1895) была отмечена изменчивость спор *Myxobolus ellipsoides,* среди которых встречались не только мелкие и крупные экземпляры, но и споры с хвостовым отростком (рис. 218) и с различным числом полярных капсул, равным 3, 4 и даже 8 (рис. 219). Среди спор *M. nemeczeki* есть споры, обладающие различно выраженными хвостовыми отростками. Это дало повод Немечеку (Nemeczek, 1911) говорить о возможности превращения спор этого типа в споры типа *Henneguya.* В свою очередь у *Henneguya* можно встретить споры, лишенные хвостовых отростков и йодофильной вакуоли (рис. 220).

Такое же образование хвостовых отростков наряду с сильными отклонениями от нормальной формы наблюдали у *Myxobolus muelleri* (Jaczo, 1940). В связи с этим были выделены наиболее отклонившиеся от нормы споры в самостоятельный вид *M. variabilis* (рис. 221). Столь же необоснованным, на наш взгляд, шагом является выделение Диаровой (1966) *Henneguya heteromorpha* из *Myxobolus muelleri* (рис. 222). У *Thelohanellus* могут встречаться споры с полярными капсулами и с разрастанием шовного валика (рис. 223). Среди спор *Myxobolus kubanicus* встречаются споры как близкие к овальным, так и с суженным задним полюсом (рис. 224).

Сильная изменчивость спор у *Myxidium,* паразитирующих у угрей, привела к тому, что на этих хозяевах было описано 11 видов паразитов данного рода, из которых 5 (*M. anguillae, M. illinoisense, M. acinum, M. serum, M. zealandicum*) после тщательной проверки были сведены в синонимы *M. giardi* (Hine, 1978a, 1978b, 1980). У некоторых спор *Myxosoma* появляется йодофильная вакуоль. В свою очередь можно встретить споры *Myxobolus* без йодофильной вакуоли.[1] У некоторых *Ceratomyxa, Leptotheca* и других морских родов, по данным многих авторов (Auerbach, 1912a, 1912b; Parisi, 1912; Meglitsch, 1960, и др., а также наши данные), встречаются 3- и даже 4-створчатые споры с соответствующим им числом полярных капсул (рис. 225). В одних случаях споры, хотя и сильно изменены (так что похожи на представителей другого вида, рода и даже семейства, подотряда и отряда), но имеют облик нормально функционирующей споры. В других случаях эти изменения настолько сильны, что споры не могут нормально функционировать. Такие изменения носят летальный характер и должны считаться уродствами. Обычно „уродливыми" называют все споры, заметно отличающиеся от типичных. Очень

[1] Здесь имеются в виду ие споры, израсходовавшие гликоген йодофильной вакуоли, а споры, изначально лишенные ее.

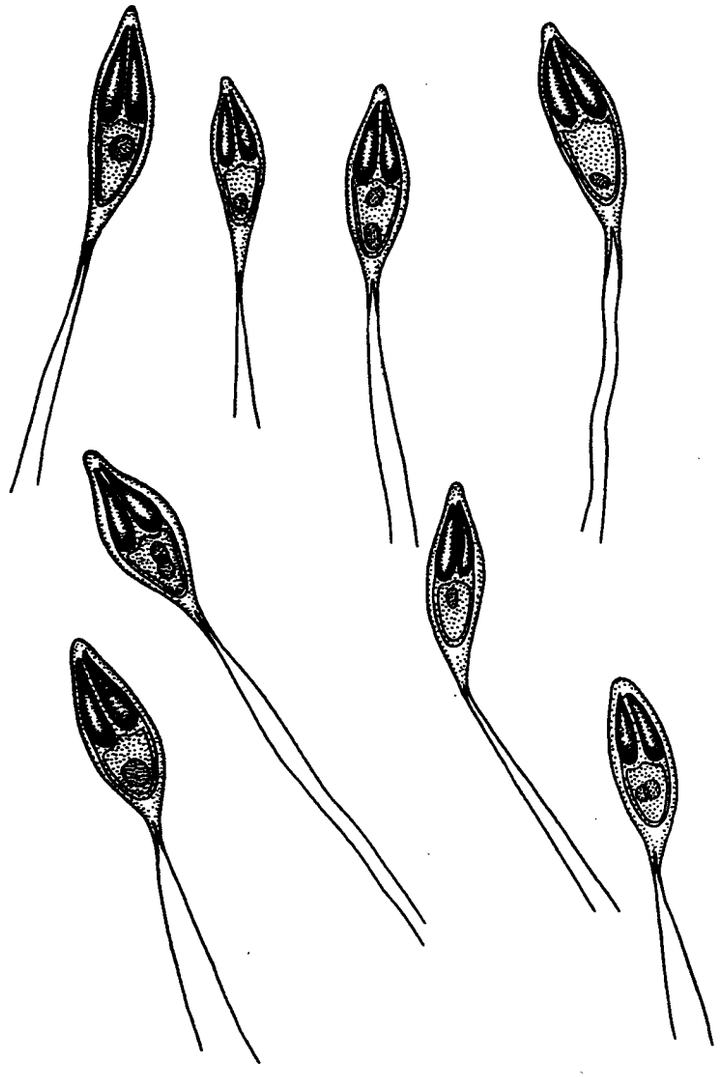


Рис. 216. Споры *Henneguya creplini* из одной цисты (из: Шульман, 1966).

часто авторы, давая описание вида, приводят изображения не только типичных, но и атипичных, „уродливых", спор. Подобные публикации очень важны, ибо позволяют избежать ошибок при определении и воздержаться от неоправданного описания новых видов и даже родов и других таксонов более высокого ранга.

Ввиду широкого распространения явления изменчивости спор, наблюдаемой почти у каждого вида, мы в данной главе не будем перечислять все примеры такой изменчивости, а ограничимся только самыми характерными и интересными.

Несмотря на большое многообразие изменчивости спор миксоспоридий и кажущийся полный хаос и неупорядоченность этих изменений, все же удается проследить некоторые закономерности. Прежде всего изменения могут иметь двоякий характер. Более редко имеет место массовое, т. е. почти стопроцентное изменение спор в пределах всего плазмодия или цисты. В таких случаях мы сталкиваемся с появлением или карликовых форм (*Henneguya cutanea* f. *nanum* Dogiel

et Petruschewsky, 1933 у уклеи из Невской губы; *H. psorospermica* var. *minor* Petruschewsky, 1940 у судака из Онежского озера и *H. oviperda* f. *alburni* Petruschewsky et Bychowskaja, 1935 у уклеи из Пертозера), или форм с заметно более крупными спорами. Примером последнего может служить *H. lobosa* f. *major* Schulman, 1962 (=*H. magna* Kaleckaja, 1958) из щуки озер Резна и Большой Иван, а также *H. psorospermica* с крупными спорами из окуня оз. Гусиное (Шагдуров, 1977).

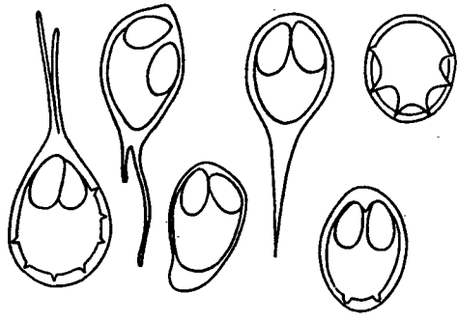


Рис. 217. Атипичные споры *Myxobolus muelleri* (из: Ergens, Lom, 1970).

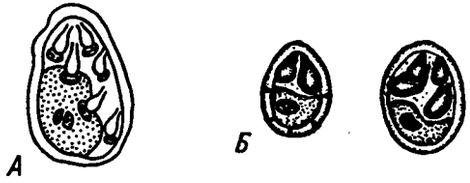


Рис. 218. Атипичные споры с увеличенным числом полярных капсул.

А – *Myxobolus ellipsoides* (из: Thélohan, 1895); *Б* – *M. dispar*, типичная и атипичная споры (из: Шульман, 1966).

Образование карликовых форм (*H. oviperda* f. *alburni*, *H. oviperda* var. *minor*), вероятно, связано с паразитированием этих видов в неспецифичных им хозяевах (уклея, судак), где условия существования не могут быть оптимальными. По этой же причине споры *Myxobolus cordis* в неспецифичных хозяевах имеют заметно меньшие размеры, чем споры того же вида с усача (табл. 21).

Остается пока мало понятной причина уменьшения размеров спор *Henneguya cutanea* f. *nanum*, поскольку эта миксоспоридия паразитирует на уклее, т. е. на представителе семейства карповых, к которому *H. cutanea* специфична.

Трудно пока объяснить уменьшение размеров спор *Thelohanellus fuhrmanni* f. *nanum* у гольца (*Nemachilus barbatulus*) из Пертозера: длина спор составляет 10.8–12.4 вместо обычных 14–20 мкм (Петрушевский, Быховская, 1935). Также необъяснимо образование гигантских форм *H. lobosa* на обычном хозяине этого паразита – щуке. Число примеров такого рода изменчивости пока еще невелико, однако они могут стать источником неправомочных описаний новых видов. Не исключена возможность, что многие, очень редко встречающиеся виды, описанные только один раз, на самом деле являются модифицированными формами каких-нибудь широко распространенных и банальных видов.

Представляет интерес изменчивость спор *Myxosoma branchialis*, которая, по-видимому, связана с географическим положением. Споры этого вида во всех равнинных водоемах (Днепр, Буг, Дон, Кубань, Волга) имеют равные по размерам полярные капсулы. В Закавказье в водоемах Ленкоранской природной области примерно половина найденных спор *M. branchialis* разнокапсульные (Ибрагимов, 1977; Микаилов, Ибрагимов, 1980). Наконец, в р. Кафирниган (сообщ. М. Даниярова) все споры данного вида имеют капсулы различной длины.



Рис. 219. Атипичная спора *Myxobolus ellipsoides* с хвостовым отростком (из: Донец, 1964).

Значительно чаще мы встречаемся с другого рода изменчивостью: внутри одного плазмодия или цисты образуются самые разнообразные споры. Предположение о том, что необычная форма спор могла возникнуть

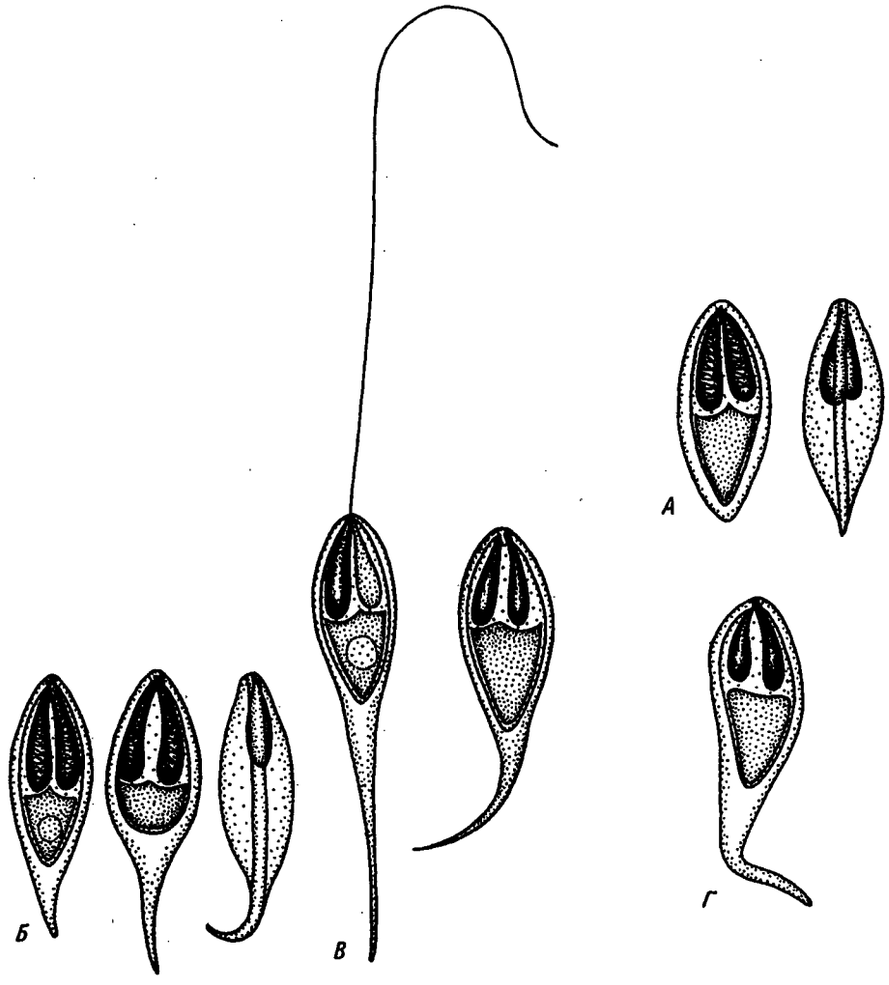


Рис. 220. Споры *Henneguya psorospermica*.

А, Б, Г – атипичные, *В* – типичные (из: Шульман, 1966).

Таблица 21

Размеры спор *Myxobolus cordis* с разных видов рыб (мкм)

Параметр	Усач	Маринка, сазан, аральская шемая
Длина споры	12–14.5	10–11.6
Ширина споры	10–10.8	7.8–9
Длина полярных капсул	4.5–6.3	4.7–6.5
Диаметр полярных капсул	3.6–3.8	2.6–3.8

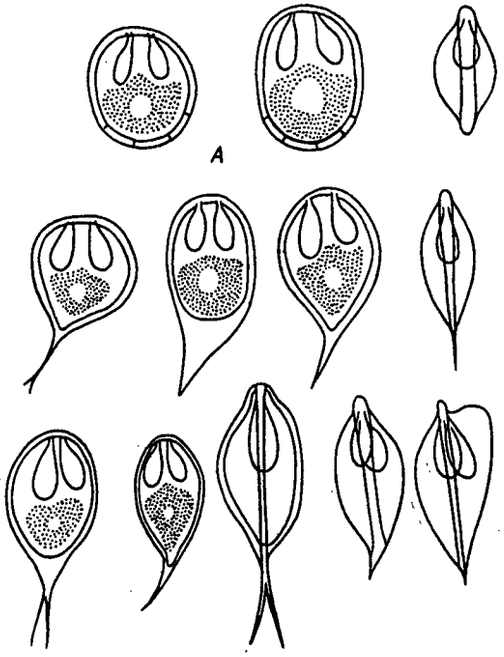


Рис. 221. Атипичные споры *Myxobolus muelleri* (=*M. variabilis* Jaczo, 1940) (из: Jaczo, 1940).

А — типичная спора, *остальные* — атипичные.

в результате деформации, исключается. Каждый раз при тщательном наблюдении мы обнаруживали, что необычной споре в панспоробласте, как правило, сопутствовала спора-близнец, имеющая то же строение (рис. 237). Следовательно, ненормальность споры была вызвана не деформацией, а нарушениями в процессе формирования споры. Факт наличия в одной цисте разнообразных по размерам и строению спор свидетельствует о том, что условия формирования их в отдельных панспоробластах могут заметно различаться.

Изменчивость спор внутри одной цисты или одного плазмодия может проявляться самым различным образом. Прежде всего неодинакова частота встречаемости нетипичных спор. У одних видов изменчивость сравнительно слабо выражена, у других, как например, *Myxobolus bramae, M. muelleri, M. ellipsoides, M. kawabatae, M. gigi, M. uniporus, Thelohanellus catlae, T. dogieli, Ceratomyxa truncata* и др., она проявляется в очень больших масштабах. Так, у *C. truncata* было отмечено только 10 % нормальных спор (Parisi, 1912), 90 % спор подверглись существеннейшим изменениям, о чем более подробно будет рассказано ниже. Однако даже у одного вида изменчивость не всегда проявляется в одинаковой степени. У того же вида *C. truncata* в других случаях не наблюдалась столь сильная изменчивость (Thélohan, 1895; Georgévitch, 1926, и др.). Петрушевская и Шульман (см.: Шульман, 1966) отмечали высокий процент атипичных спор у *Myxobolus kawabatae, M. gigi, M. uniporus* (р. Амур), при этом в 1958 г. встречалось заметно большее количество измененных спор, чем в 1959 г.

Мы уже упоминали, что изменение спор может происходить в разнообразных направлениях (размеры, форма и число створок и полярных капсул, наличие или отсутствие йодофильной вакуоли и пр.). Однако уже a priori трудно себе представить, чтобы все эти измене-

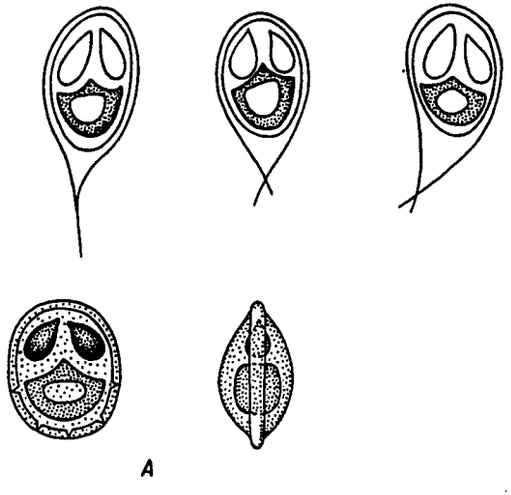


Рис. 222. Атипичные споры *Myxobolus muelleri* (=*M. heteromorpha* Diarova, 1966) (из: Диарова, 1966).

А — типичная спора.

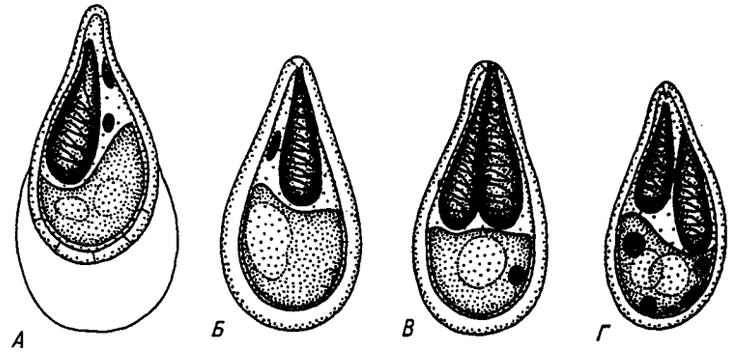


Рис. 223. Споры *Thelohanellus pyriformis.*

А, В, Г — атипичные, *Б* — типичные (из: Шульман, 1966).

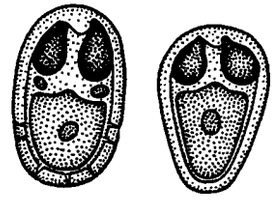


Рис. 224. *Myxobolus kubanicus* (из: Шульман, 1962).

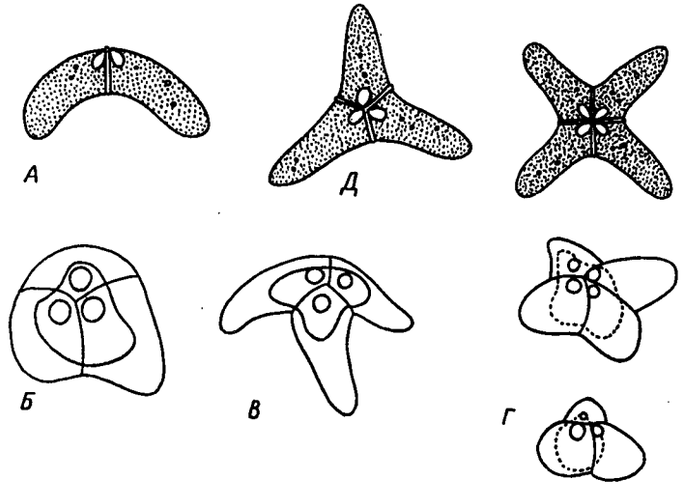


Рис. 225. Споры *Ceratomyxa* с увеличенным числом створок.

А, Д — типичная и атипичные споры *C. truncata* (из: Parisi, 1912), *Б* — атипичная спора *C. nepallida* (из: Meglitsch, 1960), *В* — атипичная спора *C. hama* (из: Meglitsch, 1960), *Г* — атипичные споры *C. polymorpha* (из: Meglitsch, 1960).

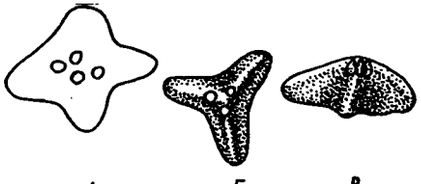


Рис. 226. Типичные трехстворчатые (*Б, В*) и атипичная четырехстворчатая (*А*) споры *Trilospora californica* (из: Noble, 1939).

ния не подчинялись каким-либо закономерностям. С целью их выяснения Петрушевская и Шульман попытались сравнить изменчивость у морских и пресноводных миксоспоридий, поскольку они, находясь в различных условиях, имеют заметные отличия в экологии и направлении эволюции.

Как показали наблюдения многочисленных авторов, изменчивость спор морских миксоспоридий имеет в основном три направления. Прежде всего у *Ceratomyxa, Leptotheca, Alataspora,* реже у *Sphaerospora* наблюдается изменение размеров створок. Именно поэтому в описании этих миксоспоридий всегда отмечается широкий диапазон изменчивости толщины споры. Затем часто имеет место увеличение числа створок. У многих авторов наряду с нормальными 2-створчатыми спорами *Leptotheca* и *Ceratomyxa* изображены 3-створчатые и даже 4-створчатые споры. В особенно широких масштабах, как мы уже отметили, это наблюдал Паризи, по данным которого у 20 % спор было 3 створки, а у 70 %, т. е. у подавляющего большинства, 4 створки. Этому увеличению числа створок всегда сопутствует соответствующее увеличение числа полярных капсул.

Тенденция к увеличению числа створок и соответственно полярных капсул имеет место в отряде многостворчатых (Multivalvulida). У *Trilospora californica* было обнаружено (Noble, 1939) некоторое количество 4-створчатых спор (рис. 226). Часто наблюдается увеличение числа створок и у других родов Multivalvulida. Например, у *Kudoa nova,* найденной в ставриде, 3 % спор были 5-створчатыми, а на серебристом пагеле таких спор было 5 %. В некоторых случаях число створок и полярных капсул достигало еще бóльших значений – от 6 до 10 (рис. 227).

У *Pentacapsula schulmani* наблюдались 4- и 6-створчатые споры (Найденова, Заика, 1970), а у *P. muscularis* даже 10-створчатые (Cheung et al., 1983).

В литературе имеются интересные факты изменчивости одного из видов Multivalvulida, паразитирующего в мозгу ряда морских рыб – *Lateolabrax japonicus, Pagrus major, Seriola quinqueradiata, Takifugu rubripes, Oplagnathus fasiatus* (Egusa, 1986). Для него характерна чрезвычайная вариабельность спор, особенно сильно проявляющаяся в числе створок и соответствующих им полярных капсул. 5-створ-

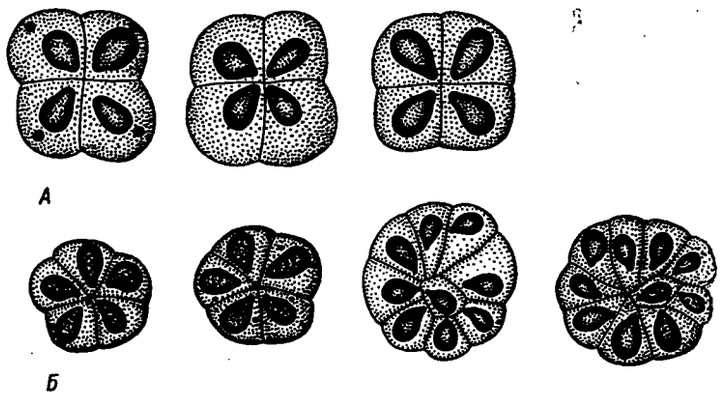
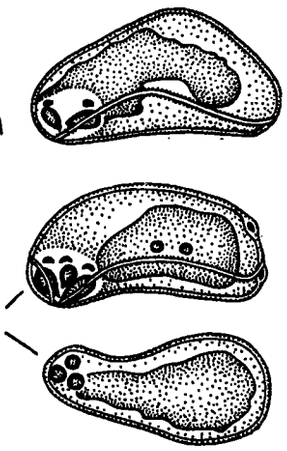


Рис. 227. Типичные четырехстворчатые (*А*) и атипичные (многостворчатые) (*Б*) споры *Kudoa nova* (из: Шульман и др., 1979).

Рис. 228. Споры *Parvicapsula asymmetrica* (из: Шульман, 1953).
А – типичная спора, *Б* – атипичная трехкапсульиая спора.



чатые и особенно 4-створчатые споры встречались очень редко. В одних и тех же вегетативных формах преобладали споры двух типов: 6- и 7-створчатые. При этом 6-створчатые споры, как правило, проявляли меньшую вариабельность, в то время как 7-створчатые отличались большой изменчивостью формы и размеров створок и полярных капсул. На этом основании было высказано предположение (Egusa, 1986), что 6-створчатые споры – типичные, а 7-створчатые – атипичные.

Японские исследователи (Yasunaga et al., 1981) отмечали, что у разных рыб в одних случаях преобладали 6-створчатые, в других 7-створчатые споры. Например, у *Oplagnathus fasiatus* число 6-створчатых спор достигало 76.1 %, а 7- створчатых 23.9, у *Pagrus major* соответственно 71.4 и 20.4 %, у других видов рыб количество 6-створчатых спор варьировало от 13.1 до 77.6, а число 7-створчатых колебалось от 20.4 до 86.6 %.

Как уже указывалось нами выше, такое явление встречается сравнительно часто. В отдельных случаях число атипичных спор может доходить до 90 %.

Китайские исследователи (Hsieh, Chen, 1984a), изучавшие фиксированные формалином споры этих миксоспоридий из *Lateolabrus japonicus,* которых им передал Ясунага (N. K. Yasunaga), определили их как *Sertemcapsula yasunagai* fam., gen. et sp. nov. Авторы отмечали наличие в материале 6-створчатых спор, которые, однако, в их материале не превалировали. Эгуза (Egusa, 1986) с обоснованием нового рода и семейства не согласился. Нам также кажется, что в данном случае наблюдается сильнейшая изменчивость у этого вида миксоспоридий, который следует относить к роду *Hexacapsula.* Такая изменчивость вида, вероятнее всего, связана с антропогенным воздействием, так как зараженные рыбы были взяты для исследования из рыбоводных хозяйств. Как справедливо отметил Эгуза, в данном случае мы имеем дело с четким проявлением общего направления эволюции в сторону увеличения створок от *Trilospora* до *Hexacapsula.* Тенденция к еще бóльшему увеличению числа створок достаточно четко выражена. Однако ни новый род, ни даже новый вид еще не возникли.

Заметно реже наблюдается изменение числа полярных капсул при сохранении обычного числа створок (2). Нам приходилось видеть это у *Parvicapsula asymmetrica,* у которого примерно 30 % спор имели 3 полярные капсулы вместо 2 (Шульман, 1953) (рис. 228). Сравнительно часто у морских миксоспоридий (*Ceratomyxa, Leptotheca*) наблюдается изменчивость в расположении полярных капсул. Даже в пределах одного вида часто встречаются споры, у которых полярные капсулы более или менее сдвинуты своими заостренными дистальными концами. Наблюдается и вариация в большей или меньшей изогнутости спор, особенно у *Myxidium* и *Sphaeromyxa.*

Иначе обстоит дело у пресноводных миксоспоридий. Здесь также весьма распространено изменение размеров споры. Однако оно редко принимает такой размах, как у *Ceratomyxa* и *Leptotheca.* Никогда не наблюдалось изменения числа створок.[2] Зато часто встречается изменение формы и строения спор, а также

[2] Исключение представляет лишь один пример – наличие 3-створчатой споры у *Sphaerospora elegans* (рис. 229) из колюшки водоемов Чехословакии (Ergens, Lom, 1970). Однако не следует забывать, что колюшка – солоноватоводная рыба и ее паразиты могут иметь морское происхождение.

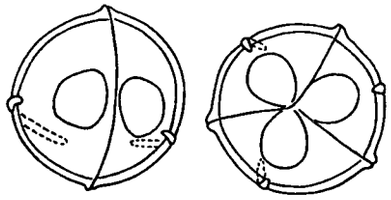


Рис. 229. Типичная и атипичная (трехстворчатая) споры *Sphaerospora elegans* (из: Ergens, Lom, 1970).

положения и числа полярных капсул. Обратимся к конкретным данным по миксоспоридиям, взятым с 3 рыб бассейна р. Амур. Здесь так же, как и на многих других водоемах, имела место большая изменчивость спор у многих видов. Особенно ярко это проявилось у 3 видов паразитов косаток (косатка-скрипун, косатка-плеть, косатка Бражникова) – *Myxobolus kawabatae, M. gigi, M. uniporus,* у паразита змееголова *Thelohanellus catlae* и у очень похожего на него паразита карася и сазана *T. dogieli.* Петрушевская и Шульман (см.: Шульман, 1966) провели подробное исследование паразитов касаток.

У *M. kawabatae* были обнаружены две разновидности, различающиеся по форме спор. Для I разновидности характерны грушевидные споры с сильно суженным передним концом (рис. 230) и хорошо выраженным интеркапсулярным отростком, имеющим длину около 2.5 мкм.

II разновидность имеет типичные споры с более тупо закругленным передним концом; интеркапсулярный отросток спор хуже развит и иногда почти незаметен. Средние размеры типичных спор каждой разновидности приведены в табл. 22.

Обе разновидности встречались на одних и тех же экземплярах косаток и даже на одних и тех же органах, но в разных цистах. Цисты II разновидности встречались реже и только в 1958 г., из 21 цисты I разновидности было просмотрено и измерено 22 484 споры, из которых 8266 спор, т. е. 37 %, имели более или менее значительные морфологические отклонения. Кроме того, из 5 цист II разновидности было просмотрено и измерено 670 спор, из которых 369, т. е. 55 %, имели морфологические отклонения. Как показывают эти цифры, у II разновидности, более отклоняющейся от типичной формы, процент изменившихся спор в общем был выше. Однако в отдельных цистах обеих разновидностей число измененных спор колебалось в широких пределах от 10 до 80 %. Прежде всего у *M. kawabatae* встречались споры с сравнительно небольшими размерами (длина 10–13, ширина около 8 мкм) (рис. 231). Число таких спор доходило в некоторых цистах до 13 % (рис. 232). В еще бóльших количествах встречались нарушения, связанные с размерами и расположением полярных капсул. Число их в отдельных цистах I разновидности могло достигать 90, а II разновидности 60 %.

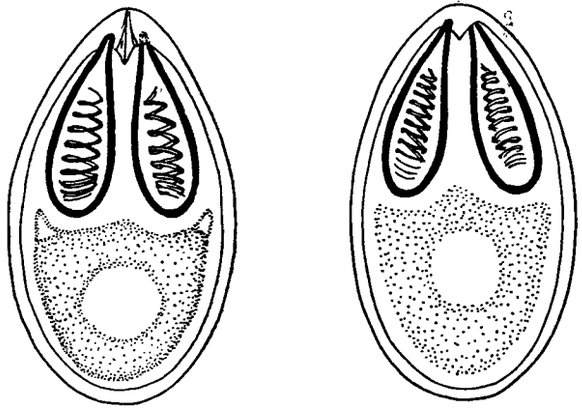


Рис. 230. Две разновидности спор *Myxobolus kawabatae* (из: Шульман, 1966).

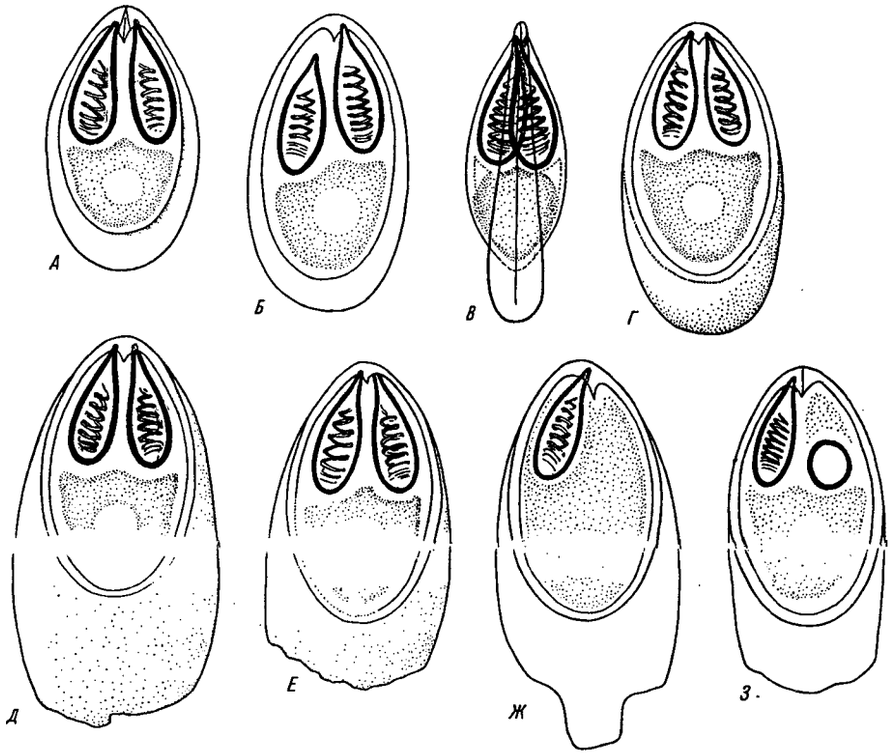


Рис. 231. Изменение шовного валика и положения полярных капсул у спор *Myxobolus kawabatae* (из: Шульман, 1966). Объяснения в тексте.

А–З – различные варианты разрастания шовного валика (*ж, з* – изменение числа и формы полярных капсул).

В некоторых цистах более чем у половины спор одна из полярных капсул была сдвинута в глубь споры и открывалась на 1–2, а иногда даже на 5–6 мкм позади того места, где она обычно открывается. В некоторых спорах были смещены обе полярные капсулы, причем часто этот сдвиг был очень значителен, в связи с чем нарушалась нормальная ориентация полярных капсул (рис. 231–233; 237). Иногда встречались споры, в которых одна из полярных капсул сильно вытягивалась (до 9 мкм). При этом удлинению подвергался передний конец споры. Встречались также споры с одной уменьшенной полярной капсулой (от 1–2 до 3–4.5 мкм).

Таблица 22

Сравнение параметров спор (в мкм) двух разновидностей *M. kawabatae*

Параметр	I разновидность	II разновидность
Длина споры	17	16
Ширина споры	9	8
Толщина споры	6	6
Длина полярных капсул	8	7
Диаметр полярных капсул	3	2.5

| Вид | Типичные споры (в %) | Атипичные споры (в %) | | |

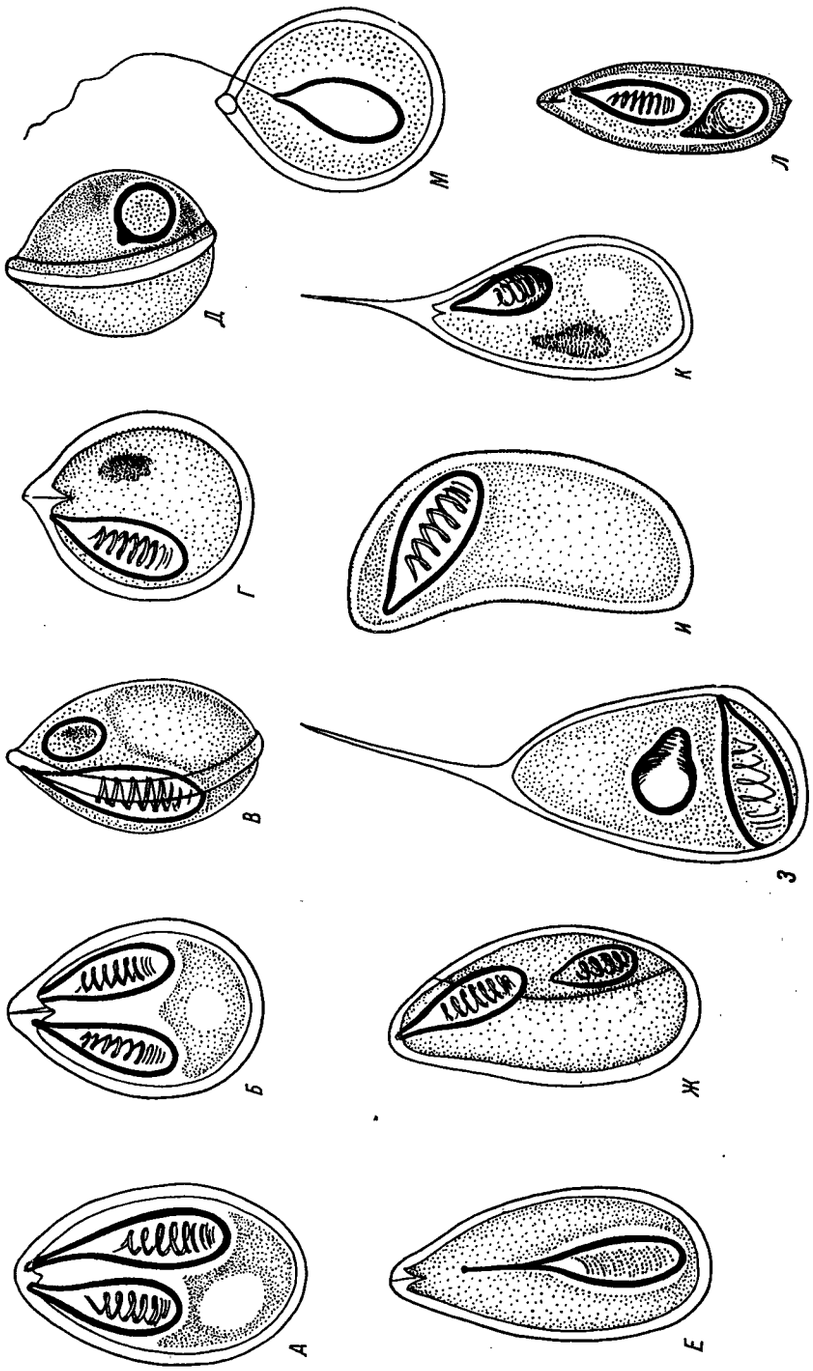


Рис. 234. Одновременное изменение размеров и формы спор и полярных капсул *Myxobolus kawabatae* (*А–М*) (из: Шульман, 1966).
Объяснения в тексте.

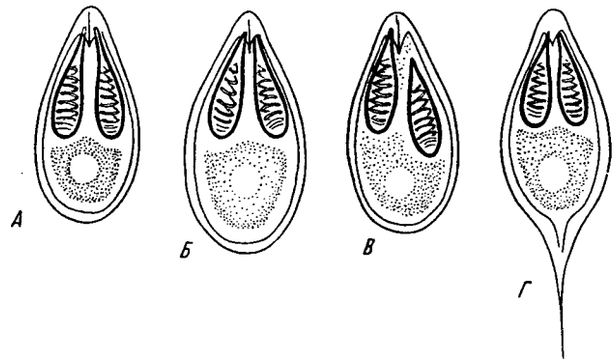


Рис. 235. Споры *Myxobolus gigi* (из: Шульман, 1966).

А — типичная спора, *Б* — с увеличенными размерами, *В* — со сдвинутой внутрь полярной капсулой, *Г* — с хвостовым отростком.

нетипичных спор было 25 %. По-видимому, такое явление вообще характерно для *M. gigi,* поскольку в описании этого вида (Fujita, 1927) также было отмечено, что часто встречаются споры с асимметрично расположенными полярными капсулами.

У третьего вида, *M. uniporus,* типичные споры имеют овальную форму при средней длине 12, ширине 8.5, толщине 6, длине полярных капсул 5.6 и их диаметре 2.5 мкм. Из 8 найденных цист удалось просмотреть и измерить 584 споры, из которых 88 % были типичными. 68 спор, т. е. 12 % от общего количества, были атипичными. Число спор с различными нарушениями колебалось в отдельных цистах от 10 до 30 % (рис. 232). Значительную часть измененных спор составляют споры, отличающиеся от нормальных своими размерами. До 6 % спор в отдельных цистах были длиннее нормальных на 2–3 мкм (рис. 232; 235), до 5 % были короче нормальных на 3–4 мкм. Наблюдались изменения в расположении полярных капсул. От 1 до 10 % спор в отдельных цистах имели полярную капсулу, сдвинутую внутрь споры; в некоторых цистах у 12 % спор были сдвинуты обе полярные капсулы. При этом сдвиг иногда был настолько значителен, что совершенно менялась ориентировка капсул (рис. 236). Встречались споры с укороченной (на 1–2 мкм) полярной капсулой, наподобие *M. dispar* и других видов с разнокапсульными спорами (рис. 236). В отдельных цистах у 1 % спор обе полярные капсулы вместе с интеркапсулярным отростком были сдвинуты на одну сторону, как у *M. pseudodispar.* Все эти изменения иногда встречались отдельно, иногда же сочетались друг с другом (рис. 232; 236; 237).

Из этого обзора видно, что в изменчивости спор, несмотря на кажущуюся хаотичность, можно все же обнаружить некоторые закономерности. Прежде всего видно, что изменчивость проявляется у разных видов по-разному.

Наиболее сильная изменчивость имеет место у *M. kawabatae,* наименьшая у *M. uniporus.*[3] Все 3 вида являются самыми изменчивыми среди миксоспоридий бассейна р. Амур. К ним следует добавить еще *Thelohanellus catlae* и *T. dogieli,* у которых также наблюдалась широкая изменчивость в размерах спор и полярных капсул, в форме спор и в образовании студенистой оболочки на заднем полюсе. Характерно, что все 5 видов имеют индийское происхождение и, следовательно, находятся под воздействием необычного по сравнению с Индией климата.

[3] В данном случае имеется в виду меньшая изменчивость *M. uniporus* по сравнению с другими видами *Myxobolus,* паразитирующими на косатках. Наличие же 10, 5 и даже 1 % спор с признаками других видов свидетельствует о большой изменчивости и у *M. uniporus.*

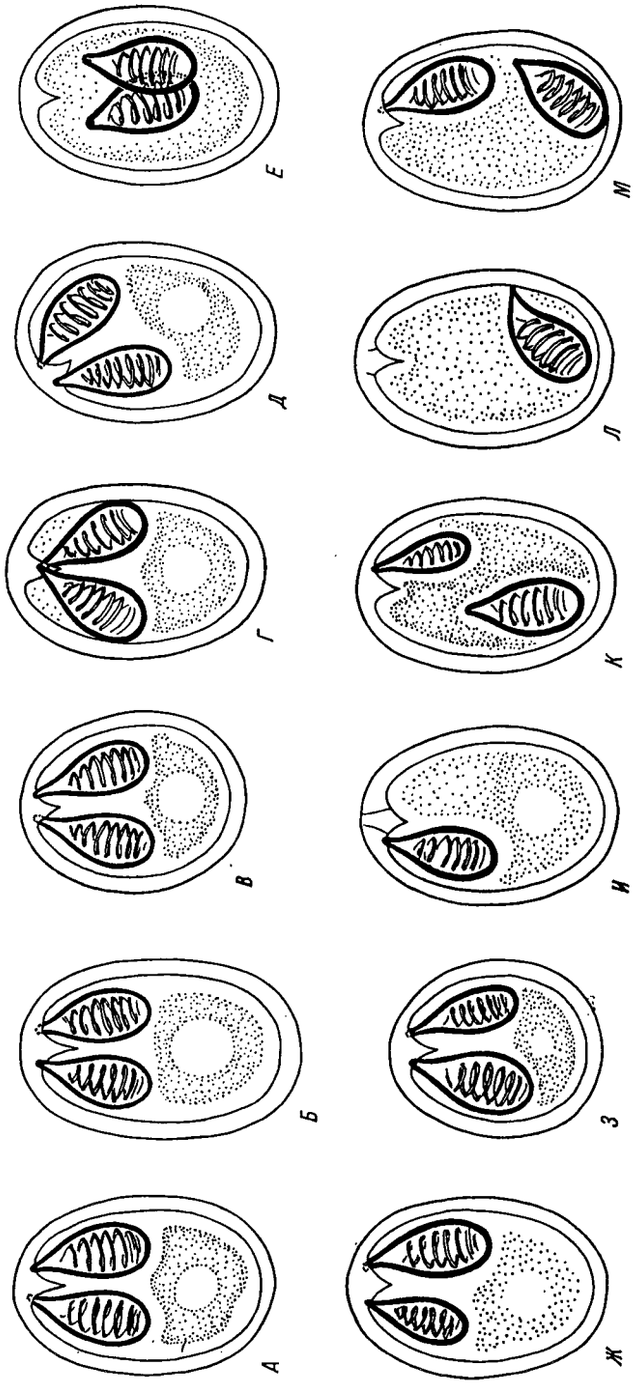


Рис. 236. Изменчивость спор *Myxobolus uniporus*.
А – типичная, *Б–М* – атипичные споры (из: Шульман, 1966).

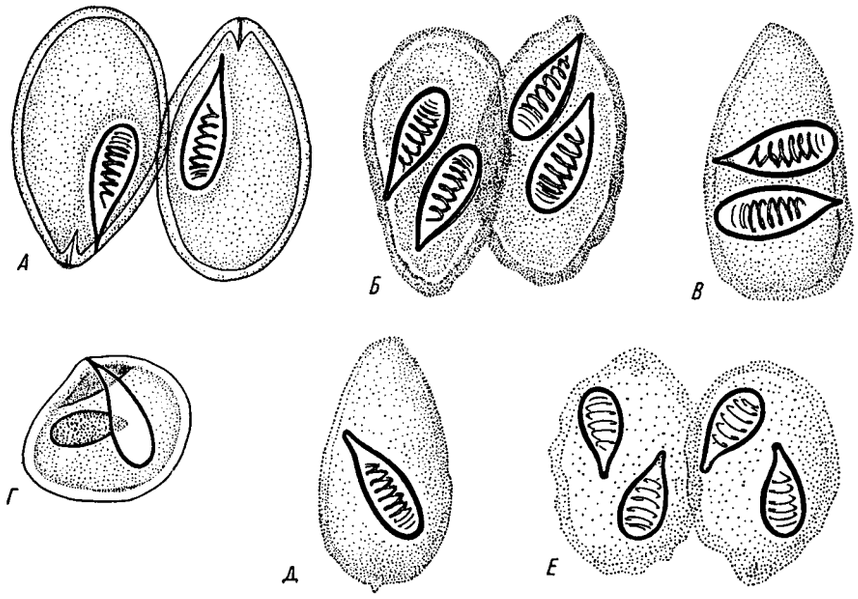


Рис. 237. Уродливые споры *Myxobolus kawabatae* (*А–Д*) и *M. uniporus* (*Е*) (из: Шульман, 1966).

Возможно, это воздействие в какой-то мере способствует большему размаху изменчивости. О том что воздействие окружающей среды играет какую-то регулирующую роль, свидетельствует неодинаковое проявление изменчивости в разные годы. Неодинаковой она была и в разных цистах, находящихся в одной и той же рыбе.

По данным Костарева (1982), в Камском и Воткинском водохранилищах (бассейн р. Волги) наблюдается повышенная изменчивость спор *Myxobolus muelleri* из плотвы и леща. Наряду с типичными в больших количествах встречались атипичные споры: сигарообразные, 4-капсульные, с разросшимся шовным валиком, с капсулами, расположенными на разных полюсах. Наиболее часто, однако, среди атипичных спор встречались споры с 1 и 2 хвостовыми отростками (от 5.3 до 13.2 мкм), которые нередко сочетались с 1 или 2 отростками на переднем полюсе (от 1.9 до 7.3 мкм). Количество первых, напоминающих *Henneguya,* достигало 2 % от общего числа спор, а вторых, напоминающих *Neohenneguya,* 4 %. Первые располагались в цистах равномерно среди типичных спор, вторые, наоборот, сосредоточивались в одном участке цисты. По мнению Костарева, резкое усиление изменчивости спор и появление большого числа уродств связаны с повышенной концентрацией реагентов сточных вод промышленных предприятий (по-видимому, фенолов).

Повышенная изменчивость размеров спор, сопровождаемая массовым появлением атипичных спор, наблюдается и в зоне воздействия тепловых электростанций. По данным Кашковской (1984), проводившей исследования молоди плотвы в зоне воздействия сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС (Мошковичский залив Иваньковского водохранилища на р. Волге), у *Myxidium rhodei, Zschokkella costata, Myxobolus muelleri, M. obesus* и *M. pseudodispar* наблюдалось общее уменьшение размеров спор. Оно достоверно проявлялось лишь в зимний и ранне-весенний периоды, когда разница температур воды в заливе и в контроле достигала 9–11 °С.

Подобные изменения в том же водохранилище наблюдала Стрижак (1972) у взрослых рыб для *Myxobolus muelleri* и *M. exiguus.*

Наряду с уменьшением размеров спор у *Myxidium rhodei, Myxobolus dispar, M. obesus, M. pseudodispar* в зоне влияния сбросных теплых вод (и только) наблюдалось появление большого количества уродств (Кашковская, 1984). Изменение размеров спор несомненно зависит от воздействия температуры: уменьшение их размеров и связанное с этим увеличение относительной поверхности компенсирует ухудшение условий для парения, вызванное уменьшением вязкости воды при повышении температуры. Появление же уродливых спор, по-видимому, обусловлено дополнительным влиянием загрязнений, связанных с работой ГРЭС.

Попытку проследить изменчивость спор *Myxidium giardi* (=*M. zealandicum* Hine, 1975)[4] и выявить ее причины сделали Комурдьян с соавт. (Komourdjan et al., 1977) и Хайн (Hine, 1978a, 1978b, 1979). Хайн провел исследования на 2 видах новозеландских угрей – *Anguilla australis* и *A. dieffenbachii,* взятых из 9 различных водоемов (реки, озера, ручьи). При этом учитывались локализация паразита, размеры и форма цист. По его мнению, вариации формы и размеров спор *M. giardi* в большей степени связаны с видом рыбы и ее индивидуальными особенностями, чем с локализацией паразита, размерами цист и размерами хозяина. Размеры и форма спор были более постоянны у *Anguilla australis,* чем у *A. dieffenbachii,* где наблюдался заметно больший разброс по этим параметрам. Более того, мелкие споры, найденные у *A. dieffenbachii,* имели не характерную, удлиненную, а почковидную форму, чем сильно напоминали другой вид – *M. acinum,* описанный для этого же вида угря Хайном ранее (Hine, 1975), и отличались от него лишь тонкой исчерченностью створок. Интересно, что малые споры из *A. australis* морфологически неотличимы не только от крупных спор из этой же рыбы, но и от крупных спор *M. giardi* из *A. dieffenbachii.* На основании этого Хайн высказал правильное, на наш взгляд, предположение, что *M. giardi* лучше адаптирован к *A. australis,* чем к *A. dieffenbachii,* с чем и связана бóльшая вариабельность его спор в менее специфичном хозяине. Это отражается и на вегетативных формах. По Хайну, на *A. australis* встречаются обычно небольшие, округлые или овальные цисты. Более крупные, сигарообразные цисты, располагающиеся по ходу жаберного лепестка, встречались только 1 раз. У *A. dieffenbachii* обнаружено 10 сигарообразных цист, у 9 из которых были найдены споры, напоминающие споры *M. acinum.*

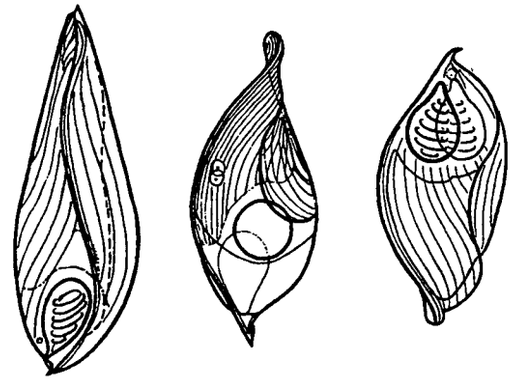
Таким образом, существование в менее подходящем хозяине вызывает определенные различия вегетативных стадий, больший разброс изменчивости спор. Как уже можно было убедиться на многочисленных примерах, усиление изменчивости под влиянием тех или иных неблагоприятных факторов способствует массовому появлению атипичных спор. Именно поэтому, по наблюдению Хайна, даже в цистах *M. giardi,* паразитирующих на *A. dieffenbachii,* в большом количестве встречаются споры, очень напоминающие споры *M. acinum.*

Возникает вопрос, почему в одном хозяине могут встречаться цисты с бóльшим или меньшим числом атипичных спор? Ответ на него можно найти в одной из работ Хайна (Hine, 1978b).

Размеры спор *M. giardi,* паразитирующего на австралийских угрях, примерно одинаковы в разных органах и в различных водоемах. Исключение составляют лишь споры, найденные в плавательном пузыре, желудке и мочевом пузыре, где, по-видимому, вследствие менее благоприятных условий затруднено полное созревание спор. Незрелые споры имели в общем меньшие размеры. Другое исключение было отмечено в искусственном изолированном оз. Отомангакау (Сев. Америка). Здесь чаще всего встречались крупные цисты, форма которых широко варьировала от типичных для *M. giardi* округлой и овальной до сигарообразной, свойственной *M. acinum.* В больших цистах наблюдались сильный размах изменчивости и наличие

[4] Хайн сам свел *M. zealandicum* в синоним *M. giardi* (Hine, 1980).

Рис. 238. Атипичные споры *Myxidium coryphaenoidium* в необычном для него органе – мочевом пузыре.



2 типов спор: более крупных, с характерной для *M. giardi* продолговатой формой и мелких, похожих на споры *M. acinum.* У некоторых из них, как показали наблюдения под сканирующим микроскопом, створки сильнее деформировались, а иногда были лишены исчерченности. Оказалось, что на гладких створках в отличие от исчерченных обнаруживается только цинк и кремний и отсутствует магний. Это свидетельство не только уродливости, но и несовершенства спор. Другим, еще более явным доказательством несовершенства этих спор служит тот факт, что в отличие от типичных спор их полярные капсулы не выстреливают при помещении в 1 %-ный раствор NaOH. Это подтверждает предположение Шульмана (1966) о том, что в сильно измененных атипичных спорах имеет место летальная комбинация признаков.

Таким образом, в недостаточно благоприятных условиях даже на характерных для данного вида миксоспоридий органах (в данном случае жабрах) у нетипичного хозяина может проявиться особенно сильная изменчивость. По-видимому, неблагоприятные условия в оз. Отомангакау нарушили сбалансированную систему паразит–хозяин, что, с одной стороны, привело к увеличению размеров цист, а с другой – нарушило обменные процессы у паразита, что сказалось на формировании части спор. В этих очень интересных работах Хайна много еще неясностей и даже противоречий. Например, говоря о том, что локализация и географическое положение не влияют на размеры и морфологию спор, он в конечном итоге приходит к выводу, что в некоторых конкретных случаях это влияние имеет место. Вместе с тем, результаты работ Хайна чрезвычайно важны, ибо они показывают, что усилению изменчивости и образованию атипичных и уродливых спор всегда способствуют какие-либо неблагоприятные для паразита, а подчас и для хозяина условия. В одних случаях это результат существования в недостаточно подходящем хозяине, в других – паразитирование в органах и тканях, где существование данного вида, вероятно, затруднено, в третьих – неблагоприятные условия для существования хозяина. В каждом конкретном случае отмечали действие какого-нибудь одного из перечисленных факторов или их сочетания. Хорошим примером влияния локализации на изменчивость спор может служить паразит желчного пузыря макрурид *Myxidium coryphaenoidium,* который при существовании в необычном для себя органе – мочевом пузыре образует большое число уродливых спор, резко отличающихся от типичных (рис. 238). К перечисленным выше факторам можно добавить влияние химически активных веществ промышленных стоков, как это имело место в водохранилищах р. Кама; термическое (а возможно, и химическое) воздействие сбросных вод тепловых электростанций, что уже отмечалось выше. Мы уже указывали на возможность влияния необычных для данного вида климатических условий, усиленных какими-то пока еще невыявленными особенностями конкретного года. Примером тому может служить широкий размах изменчивости спор у представителей индийского комплекса на Амуре, усилившийся в 1958 г. Недостаточная изученность изменчивости спор миксоспоридий лишает нас возможности дальнейшего перечисления предполагаемых причин, вызывающих резкое усиление этого процесса, которое сопровождается возникно-

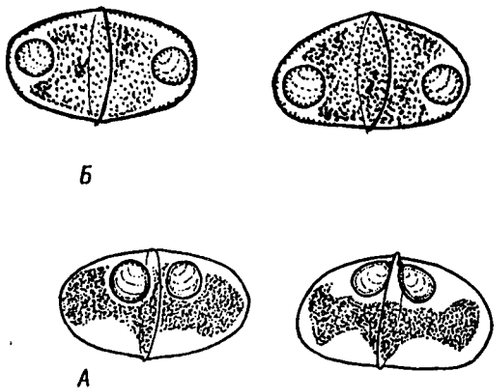


Рис. 239. Типичные (*А*) и атипичные (*Б*) споры *Leptotheca ovale*, напоминающие *Fabespora*.

вением аномальных спор. Однако можно с большой долей вероятности утверждать, что любой фактор, неблагоприятно воздействующий на паразита или на хозяина, а точнее, на систему паразит–хозяин, может стать причиной этого явления. Резкие изменения в морфологии спор, судя по исследованиям Хайна, сопровождаются нарушением их нормальной жизнедеятельности, в связи с чем могут возникнуть изменения как в химическом составе клетки (исчезновение магния в створках), так и в их функциональной деятельности (невозможность экструзии). Именно поэтому далеко зашедшая аномалия спор приводит к нарушению их жизнеспособности. Менее резкие изменения, напротив, протекают на фоне сохранения жизнедеятельности спор и поэтому способствуют адаптации и сохранению вида. Более подробно на этих изменениях мы остановимся далее.

Несмотря на наличие в цисте или плазмодии спор, имеющих форму представителя другого вида, рода, семейства (а в случаях с *Ceratomyxa, Leptotheca* и *Alatospora* даже отряда), у данного хозяина не наблюдается возникновения новых видов, относящихся к другим таксономическим единицам. Поэтому мы вправе считать, что изменчивость спор, как бы велика она ни была, носит модификационный характер, т. е. не закрепляется наследственно.[5] В этой изменчивости можно наблюдать определенную направленность. Так, у морских миксоспоридий изменчивость касается главным образом размеров и числа створок (у *Ceratomyxa, Leptotheca* и др.) или формы спор (*Myxidium, Sphaeromyxa*), т. е. того, что явно имеет отношение к улучшению парения спор – основному направлению эволюции морских миксоспоридий. Таким образом, это направление изменчивости совпадает с основным направлением их эволюции. Действительно, наряду с родами *Ceratomyxa, Leptotheca* и др. с 3- и 4-створчатыми измененными спорами в морях существуют роды *Trilospora* с 3-створчатыми, *Kudoa* с 4-створчатыми, *Pentacapsula* с 5-створчатыми, *Hexacapsula* с 6-створчатыми спорами. Все эти роды относятся уже к другому отряду Multivalvulida. Таким образом, изменчивость спор у некоторых *Ceratomyxa* и ряда других родов затрагивает признаки отряда. У *Trilospora* встречаются 4-капсульные споры, характерные для *Kudoa*, у *Kudoa* – 5-капсульные (признак рода *Pentacapsula*) и 6-капсульные споры (признак рода *Hexacapsula*). Это – модификации, затрагивающие признаки семейства.

В роде *Parvicapsula* наметилась тенденция к увеличению числа полярных капсул. Например, у *P. asimmetrica* около 30 % спор имели не 2, а 3 капсулы. Завершение этой тенденции мы находим в роде *Neoparvicapsula*, где все споры снабжены 4 капсулами. То же можно сказать о роде *Sphaerospora*, где среди 2-капсульных спор встречаются 3- и 4-капсульные. 4-капсульные споры становятся нормой в роде *Chloromyxum*. Следовательно, у *Sphaerospora* имеет место модификация, затрагивающая признаки рода и даже семейства (Chloromyxidae).

[5] В некоторых случаях эти изменения связаны с возникновением мутаций, которые следует отнести к летальным комбинациям.

Примером образования спор с признаками другого рода может служить *Leptotheca ovale* (рис. 239) от ставриды из Тихого океана. У нее наряду с типичными спорами встречается сравнительно большое число спор с полярными капсулами, открывающимися на вершинах створок, что полностью соответствует форме спор рода *Fabespora*. Число таких спор иногда может достигать 80 %.

Иное направление изменчивости наблюдается у пресноводных миксоспоридий. Здесь преобладают изменения размеров споры (видовой признак), разрастание шовного валика (видовой признак), изменение размеров одной полярной капсулы (видовой признак), появление хвостовых и иных отростков (признак рода), исчезновение 1 полярной капсулы (признак рода) или увеличение их числа до 4 (признак рода или семейства). Уже в начале главы мы отмечали, что среди спор *Myxobolus* встречаются и лишенные йодофильной вакуоли, в то время как у *Myxosoma* изредка бывают споры с йодофильной вакуолью. В данном случае изменчивость затрагивает признаки семейства. Наличие в измененных спорах пресноводных миксоспоридий признаков широко распространенных в пресных водах видов, родов и семейств неоспоримо свидетельствует о совпадении направления изменчивости и эволюции. Таким образом, несовпадение направлений изменчивости спор у пресноводных и морских миксоспоридий – не случайность, а отражение разных направлений их эволюции.

Поскольку мы рассматриваем изменчивость спор внутри плазмодия или цисты как модификационную, в то время как наличие определенных видов, родов, семейств или отрядов есть результат мутационной изменчивости, то мы вправе считать, что среди и пресноводных, и морских миксоспоридий проявляется параллелизм и однонаправленность модификационной и мутационной изменчивости. Следовательно, хвостатую спору *Myxobolus kawabatae, M. gigi* и других видов можно рассматривать как фенокопию спор рода *Henneguya*, а 1-капсульную спору этих же видов – как фенокопию спор рода *Thelohanellus* и т. д. То же можно сказать о многостворчатых спорах *Ceratomyxa* и др., являющихся фенокопиями спор родов *Trilospora* и *Kudoa*, а также тех спор *Kudoa*, которые служат фенокопиями спор *Pentacapsula* и *Hexacapsula* и т. д.

Как справедливо отметил Шмальгаузен (1938, с. 137), „адаптивная модификация является первой пробой реакции, при помощи которой организм как бы проверяет возможность замены и более успешного использования окружающей среды...

На фоне адаптивной модификации разыгрывается постоянный процесс естественного подбора целых организмов в сторону повышения жизненной стойкости организма при данных условиях среды..., т. е. в сторону более совершенной его адаптации".

Изменчивость миксоспоридий имеет и определенное экологическое значение, поскольку в ряде случаев позволяет им занять более широкую экологическую нишу. Так, уже простое изменение размеров споры изменяет ее способность к парению, а поэтому наличие более крупных и более мелких спор особенно у видов, занимающих промежуточное (в смысле скорости погружения спор) положение, позволяет им приспособиться как к рыбам, берущим пищу со дна водоема, так и к рыбам, берущим ее из толщи воды.

Ярким примером этому могут служить споры широко распространенного вида *Zschokkella nova*, для спор которого характерна высокая модификационная изменчивость. Об адаптации его к рыбам с различным способом питания довольно подробно говорилось в разделе 5.10. Здесь мы рассмотрим этот вопрос в несколько ином аспекте.

Паразитологи Карельского филиала АН СССР (Иешко, 1981; Иешко, Голицына, 1982; Иешко и др., 1983) провели глубокий анализ спор этого паразита, взятых

Таблица 23

Изменчивость спор *Zschokkella nova* из леща и уклеи озер системы р. Каменная (по: Иешко, Голицина, 1982)

Хозяин	n	Признак	M	m_n	S	δ	As	Ex	V
Лещ	40	Длина спор	12.3	0.17	1.1	0.1	–0.27	–0.04	8.5
		Ширина спор	5.5	0.07	0.26	0.5	–0.38	–0.04	9.2
		Длина капсул	4.01	0.06	0.14	0.37	–0.5	3.5	9.3
		Диаметр капсул	2.9	0.09	0.37	0.61	0.9	–0.8	2.1
Уклея	40	Длина спор	11.0	0.11	0.48	0.7	0.77	–1.0	6.3
		Ширина спор	5.6	0.07	0.19	0.4	–0.3	–1.6	7.8
		Длина капсул	3.98	0.06	0.12	0.35	–0.35	1.5	8.7
		Диаметр капсул	3.4	0.05	0.12	0.34	0.15	–0.9	9.9

Примечание. n – количество рыб в опыте, экз., M – средняя арифметическая, m_n – ошибка средней, S – дисперсия, δ – квадратическое отклонение, As – асимметрия, Ex – эксцесс, V – коэффициент вариации.

от 3 видов рыб с разной экологией. Прежде всего было установлено, что изменчивость размеров спор и их частей не связана ни с сезонностью, ни с биологическими показателями хозяина (возраст, пол, масса, стадия зрелости), т. е. в пределах одного вида хозяина не удалось обнаружить никаких закономерностей морфологической изменчивости спор.

С другой стороны, оказалось, что изменчивость спор в значительной степени зависит от вида хозяина, вернее, от того, в каком горизонте толщи воды происходит преимущественное заражение паразитом. Споры из типичного планктофага – уклеи и не менее типичного бентофага – леща достоверно отличались по двум параметрам (длина спор и диаметр полярных капсул), серьезно влияющих на скорость погружения споры. Хотя коэффициент вариации (V) этих признаков не превышал 10.0 %, характер варьирования их, определяемый дисперсией (S), показывает достоверные различия спор из леща и уклеи. Как видно из табл. 23, коэффициент вариации размерных показателей спор из леща ($V = 14.3$) выше, чем у спор из уклеи ($V = 8.9$). Достоверность различий F (критерий Фишера) для длины спор 2.3, для диаметра полярных капсул 3.1, при стандартном значении $F = 1.5$ для уровня значимости $P = 0.05$.

Что касается спор из плотвы, то их коэффициент вариации был еще выше, чем у спор из леща ($V = 15.8$). Параметры спор из плотвы занимали промежуточное положение и имели достоверное отличие лишь от спор из уклеи.

Для подтверждения предположения о том, что различия этих параметров отражают различия в скорости погружения спор, было проведено сравнение концентрации сухого вещества спор с помощью поляризационно-интерференционного микроскопа. Хотя эти измерения были проведены на фиксированном материале и поэтому не дают точного представления об истинной массе спор, они все же правильно отражают различия в массе, ибо фиксация в равной степени изменяет удельную плотность всех спор.

Как видно из табл. 24 и гистограммы, наибольшее содержание сухого вещества имеют споры из леща, наименьшее – из уклеи. Споры из плотвы занимают промежуточное положение. Споры из леща и уклеи, а также уклеи и плотвы достоверно различаются ($F = 3.0$). Различия между спорами из леща и плотвы не достоверны ($F = 1.13$, стандартное значение $F = 1.5$ для 0.05 %-ного уровня значимости).

Весьма показательны и значения коэффициентов асимметрии (As) и эксцесса

Таблица 24

Изменчивость удельной плотности спор миксоспоридий *Zschokkella nova* из разных хозяев (по: Иешко, Голицина, 1982)

Хозяин	n	M	M_n	S	δ	As	Ex	V
Уклея	40	103.9	1.5	86.3	9.2	–1.0	0.38	8.9
Плотва	40	101.9	2.5	160.4	16.1	–0.4	–1.0	15.8
Лещ	40	119.8	2.7	295.6	17.1	0.5	–0.8	14.3

Примечание. Обозначения как в табл. 24.

(Ex). О выраженном преобладании спор с малой удельной плотностью у уклеи свидетельствует отрицательная асимметричность кривой варьирования плотности. У спор, найденных на плотве, отрицательная асимметрия выражена слабее, а у спор из леща она уже имеет противоположный, т. е. положительный, знак, что свидетельствует о тенденции к преобладанию спор миксоспоридий с более высокими значениями удельной плотности. Эксцесс (Ex) позволяет оценить крутизну кривой распределения, отражающей наличие биологических особенностей изучаемых признаков. Ярко выраженная обратная эксцессивность распределения плотности миксоспоридий леща и уклеи может свидетельствовать о действии на популяцию *Zsch. nova* дезруптивного (разрывающего) отбора и о тенденции этого вида образовывать вариации, сильно уклоняющиеся от нормы в сторону увеличения размеров и соответственно плотности или в сторону их уменьшения.

Эти данные четко показывают, что уклея заражается преимущественно спорами более легкими, а поэтому лучше приспособленными к парению, а лещ и, по-видимому, частично плотва – более крупными и тяжелыми. По всей вероятности, плотва благодаря широкому спектру питания заражается и легкими спорами. По мнению Иешко с соавт. (1983), споры *Zsch. nova* из оз. Нюк состоят из 2 популяций, развитие которых связано в основном с уклеей и лещом. Морфологическая изменчивость спор *Zsch. nova* носит экологический характер и в значительной мере определяется местом обитания хозяина, точнее, местом, где происходит его питание. Этот полиморфизм увеличивает адаптивные возможности паразита, позволяя ему значительно расширить свою экологическую нишу. Возможно, таким же путем обеспечивают свое распространение среди широкого круга хозяев и другие массовые виды: *Myxobolus muelleri, M. dispar, M. musculi, M. bramae* и др., о чем более подробно говорилось в разделе 5.10.

Как мы уже отмечали, удлинение хвостовых отростков у некоторых видов *Henneguya* в водохранилищах, по всей вероятности, является результатом отбора более плавучих спор, появившихся вследствие модификационной изменчивости. Возможно, и другие модификационные изменения имеют определенное адаптивное значение. Наличие же большого числа уродств и связанных с ними летальных комбинаций, появлению которых, по всей видимости, способствует своеобразие полового процесса (цитогамная или ацитогамная аутогамия), компенсируется колоссальной продукцией спор.

Таким образом, широкая изменчивость спор миксоспоридий имеет большое эволюционное и адаптивное значение.

ГЛАВА 11

СИСТЕМАТИКА МИКСОСПОРИДИЙ

Слабая изученность миксоспоридий явилась причиной того, что их систематика долгое время оставалась плохо разработанной и положение их в системе Protozoa было неясным. В данной главе мы рассматриваем лишь общие вопросы систематики, историю и принципы построения системы миксоспоридий, подходы к ней, положение миксоспоридий в общей системе животного царства, а также приводим характеристику всех таксонов от класса до родов включительно. Подробному описанию всех таксонов и всех видов мировой фауны миксоспоридий вместе со всеми определительными таблицами посвящен 2-й том данной монографии.

11.1. Положение в системе Protozoa

Мы уже отмечали, что Бючли (Bütschli, 1881a, 1881b, 1881c, 1882) первый дал название этой группе простейших, поместив ее в основанный Лейкартом (Leuckart, 1879) класс споровиков (Sporozoa).

Шаудин (Schaudinn, 1899, 1900) разбил этот класс на два подкласса: Telosporidia – споровики, у которых спорообразование происходит в конце вегетативного периода и, таким образом, завершает жизненный цикл, и Neosporidia, у которых спорообразование может происходить в течение всего жизненного цикла и поэтому не связано с завершением последнего. Миксоспоридий и микроспоридий он поместил во второй подкласс. Такого деления придерживались многие зоологи почти до настоящего времени.

Название Cnidosporidia возникло в начале XX в. Его предложил Дофлейн (Doflein, 1901). К этому времени стала очевидной гетерогенность прежнего класса Sporozoa (Bütschli, 1881a, 1881b, 1881c), куда помещались все паразитические простейшие, в жизненном цикле которых происходит формирование спор. Из Neosporidia Дофлейн (Doflein, 1901) выделил два таксона паразитов, которые имели споры, снабженные полярными капсулами, – Myxosporidia и Microsporidia. Он включил их в качестве подотрядов в основанный им отряд Cnidosporidia и при этом подчеркивал, что главными определяющими признаками этого отряда являются в основном не особенности жизненного цикла, а многоядерность вегетативных стадий и многоклеточность спор.

Поскольку многоядерные вегетативные стадии встречаются у многих простейших, Ауербах (Auerbach, 1910c) считал многоклеточность спор наиболее фундаментальным признаком отряда Cnidosporidia, куда к тому времени были включены и Actinomyxidia (Mrazek, 1900; Caulleri, Mesnil, 1905). Гартман (Hartmann, 1923) полностью отделил Cnidosporidia от Sporozoa, поместив их в качестве подкласса в класс Amoebosporidia.[1]

[1] Вторым подклассом Amoebosporidia Гартман считал Actinosporidia с отрядами Haplosporidia и Sarcosporidia. В настоящее время саркоспоридий относят к кокцидиям.

В дальнейшем этот класс большинством протозоологов был признан искусственным и упразднен, в то время как ранг Cnidosporidia был поднят до класса (Jirovec et al., 1953; Хейсин, 1956; Cottschalk, 1957; Хейсин, Полянский, 1963, и др.).

Применение современных методов исследования, и в первую очередь электронной микроскопии, показало неоднородность и этого, на первый взгляд единого таксона. С одной стороны, у Myxosporidia и Actinomyxidia многоклеточными оказались не только споры, но и вегетативные стадии. У актиномиксидий так называемые пропагативные клетки хорошо видны и под световым микроскопом. У миксоспоридий Грассэ (Grassé, 1960), а вслед за ним другие исследователи обнаружили, что генеративные ядра плазмодиев окружены собственной цитоплазмой, содержащей все основные клеточные органоиды, и представляют собой генеративные клетки, передвигающиеся с помощью псевдоподий внутри одно- или многоядерного плазмодия. С другой стороны, вегетативные стадии микроспоридий оказались только многоядерными, а их споры – одноклеточными. Это обстоятельство побудило многих исследователей, с одной стороны, в той или иной степени отделить микроспоридий от миксоспоридий и актиномиксидий, а с другой – повысить ранг всех этих таксонов.

Лом и Вавра (Lom, Vavra, 1962), выделившие актиномиксидий и миксоспоридий в класс Heteronucleidea, а микроспоридий в класс Isonucleidea, объединили их, однако, в подтип Cnidospora. Спраг (Sprague, 1965), правильно отделивший миксоспоридий и актиномиксидий от микроспоридий и гаплоспоридий, все же объединил их в один подтип Plasmospora.

В противоположность им Шульман (1966), считая, что как отсутствие жгутиковых стадий, так и наличие стрекательной нити могут быть конвергентными, берет за основу общий план строения и соответственно отрицает всякую связь между миксоспоридиями и актиномиксидиями, с одной стороны, и микроспоридиями – с другой. В дальнейшем Исси и Шульман (1967, 1968) объединили Microsporidia и Haplosporidia в ранге подклассов в один класс Plasmosporidia, присвоив ему название, предложенное Спрагом (Sprague, 1965). В классе Cnidosporidia они оставили два подкласса – Myxosporidia и Actinomyxidia. Эти авторы еще придерживались системы Хейсина и Полянского (1963), однако уже отмечали, что в случае повышения ранга некоторых классов до типов или подтипов, например по системе Международной комиссии протозоологов (Honigberg et al., 1964), миксоспоридий, актиномиксидий, микроспоридий и гаплоспоридий надо будет рассматривать как классы.

Многоклеточный характер книдоспоридий, естественно, поставил на повестку дня вопрос о недостаточности ранга класса для этой группы животных.

Лом и Вавра (Lom, Vavra, 1962) предложили повысить ранг книдоспоридий до подтипа – Cnidospora. Эта же точка зрения была выражена Международной комиссией протозоологов (Honigberg et al., 1964). В 1980 г. другая Комиссия протозоологов (Levine et al., 1980) возвысила этот ранг до типа. К тому же мнению пришли Грассэ и Лаветт (Grassé, Lavette, 1978a, 1978b), а также Спрэг (Sprague, 1982), принявший участие в составлении солидной сводки по систематике Protozoa (Synopsis, 1982). Однако этому типу по непонятным для нас причинам дается новое название – Myxozoa. Соглашаясь с необходимостью выделения книдоспоридий в самостоятельный тип, Шульман и Подлипаев (1980), а также группа отечественных протозоологов (Крылов и др., 1980), куда входит и один из авторов данной монографии – Шульман, считают изменение названия неоправданным (к этой же точке зрения присоединяются и все авторы данной книги).

Название Cnidosporidia было дано еще в начале века группе паразитов, имеющих многоклеточное строение и также многоклеточные споры, в состав которых в качестве самостоятельных клеток входят полярные капсулы. Исправления, внесенные позднее, связаны лишь с тем, что микроспоридии, не обладающие этими

качествами, были исключены из данного таксона. Поскольку содержание последнего и его характеристика при повышении ранга не изменялись, нет никакой необходимости нарушать преемственность и изменять установившееся название этого таксона. Соответственно прежнее название должно быть сохранено и для типа. Изменить следует лишь окончание: вместо Cnidosporidia – Cnidospora. По-видимому, в соответствии с рангом необходимо изменить окончания и всех других крупных таксонов выше семейств. Приведем диагнозы рассматриваемых нами таксонов.

Тип Cnidospora Doflein 1901, emend. Schulman et Podlipaev, 1980

Паразитические простейшие с многоклеточными вегетативными стадиями, содержащими ядра и клетки двух типов, и с многоклеточными спорами, состоящими из разного числа створок, полярных капсул с полярной нитью, амебоидных зародышей и других клеток. Жизненный цикл гетерофазный с чередованием гаплои диплофазы. Все стадии жизненного цикла лишены жгутиков. Полостные или тканевые, реже внутриклеточные паразиты беспозвоночных или низших позвоночных. Включает 2 класса.

Класс 1. Myxosporea Bütschli, 1881, emend. Schulman et Podlipaev, 1980

Cnidospora с вегетативными формами, содержащими вегетативные ядра и генеративные клетки; обладают способностью к бесполому размножению путем деления ядер с последующим делением цитоплазмы. Многостворчатые споры, возникающие из генеративных клеток, состоят из 2–6 створок, 1–6 полярных капсул и 1 (реже 2) амебоидного зародыша. Образование спор происходит на гаплоидной фазе жизненного цикла. Полостные или тканевые, реже внутриклеточные паразиты костистых рыб; реже паразиты других рыб и водных позвоночных. Содержит 2 отряда.

Класс 2. Actinomyxea Štolz 1899, emend. Schulman et Podlipaev

Cnidospora со слабо развитыми вегетативными формами, состоящими из 2 (реже 4 или 6) соматических и 2 пропагативных клеток, из которых в результате длительного процесса образуются сложные многоклеточные споры, состоящие из 3 створок, 3 полярных капсул, 1–3 клеток внутренней оболочки (эписпоры) и различного (1–128) числа амебоидных зародышей. Образование спор происходит на диплоидной фазе жизненного цикла. Полостные или тканевые паразиты олигохет и сипункулид. Содержит 1 отряд.

11.2. Исторический обзор системы Myxosporea

Первую систему миксоспоридий предложил Телоан (Thélohan, 1892b, 1895). Ее можно изобразить в виде следующей достаточно наглядной схемы.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО ТЕЛОАНУ

Споры	Грушевидные	На расширенном заднем полюсе – вакуоль (не йодофильная).	1 полярная капсула	Сем. Glugeidae	*Myxidium* *Sphaerospora* *Myxosoma* *Ceratomyxa*
	Различной формы	В амебоидном зародыше нет йодофильной вакуоли.	2 полярные капсулы	Сем. Myxididae	
			4 полярные капсулы	Сем. Chloromyxidae	*Chloromyxum*
		В амебоидном зародыше 1 йодофильная вакуоль.	1–2 полярные капсулы	Сем. Myxobolidae	*Myxobolus* *Henneguya*

Мы видим, что Телоан совершенно правильно исходил из положения, что в основу систематики миксоспоридий должна быть положена форма спор. Он совершенно справедливо использовал в качестве систематических признаков не только форму спор, но и наличие йодофильных вакуолей, и число полярных капсул. Интересно отметить, что все принятые Телоаном роды и семейства сохранились до настоящего времени. Однако недостаток материала и сравнительно слабая изученность миксоспоридий и микроспоридий привели к тому, что он ошибочно включил в отряд миксоспоридий также и микроспоридий под общим названием Glugeidae.

Следующую систему предложил Гёрли (Gurley, 1893). Его система также базировалась на спорах, причем он придавал большое значение характеру симметрии у спор.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО ГЁРЛИ

Myxosporidia	I. Cryptocystes	Число спор в панспоробласте неопределенное, но большое; оболочка панспоробласта незаметна ..... **Glugea**
		Число спор в панспоробласте неопределенное, но большое; оболочка панспоробласта незаметна . Род **Plistophora**
		Число спор в панспоробласте постоянно – 8; оболочка панспоробласта заметна ..... Род **Thelohania**
	II. Phaenocystes	Споры билатеральны, но не в переднезаднем направлении; 2 полярные капсулы – справа и слева; вакуолей нет; оболочка не двустворчатая ..... 1. Сем. **Myxididae**
		Споры билатеральны, но не в переднезаднем направлении; полярные капсулы сгруппированы на переднем конце, оболочка двустворчатая; плоскость шва перпендикулярна продольной плоскости; вакуолей нет ..... 2. Сем. **Chloromyxidae**
		Споры билатеральны, но не в переднезаднем направлении; полярные капсулы сгруппированы на переднем конце; оболочка двустворчатая; имеется йодофильная вакуоль, плоскость шва параллельна продольной плоскости ..... 3. Сем. **Myxobolidae**
		Споры билатерально симметричны в переднезаднем направлении; полярные капсулы собраны в две группы на переднем и заднем конце; оболочка двустворчатая; плоскость шва на перпендикулярно-продольной плоскости ..... 4. Сем. **Cystodiscidae**

Как видно из прилагаемой схемы, Гёрли повторил ошибку Телоана, включив в отряд миксоспоридий также и микроспоридий под названием Cryptocystes. Кроме того, как впоследствии выяснилось, оказалось неоправданным обоснование сем. Cystodiscidae. Неправильно указание, что у Myxididae нет двустворчатой оболочки. Не оправдано объединение *Myxidium* с другими родами.

Несколько усовершенствовал обе эти системы Лаббе (Labbé, 1899).

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО ЛАББЕ

- Легион Myxosporidae
  - I. Отряд Phaenocystidia
    - 1. Сем. Myxididae
      - *Sphaerospora*
      - *Leptotheca*
      - *Ceratomyxa*
      - *Myxidium*
      - *Sphaeromyxa*
      - *Cystodiscus*
      - *Myxosoma*
    - 1. Сем. Chloromyxidae
      - *Chloromyxum*
    - 2. Сем. Myxobolidae
      - *Myxobolus*
      - *Henneguya*
  - II. Отряд Microsporidia
    - 1. Сем. Nosematidae
      - *Nosema*
      - *Plisthophora*
      - *Thelohania*

Как следует из схемы, Лаббе вернул микроспоридиям их прежнее название и возвысил их до ранга отряда, входящего в состав легиона Myxosporidia. Кроме того, он упразднил сем. Cystodiscidae.

По иному принципу построил систематику миксоспоридий Дофлейн (Doflein, 1899). По его мнению, в состав группы Cnidosporidia входят 2 отряда: Myxosporidia и Microsporidia. Эти отряды, как видно из приложенной схемы, по числу панспоробластов, образующихся в вегетативной стадии, делятся на легионы. Ясно, что Дофлейн, основываясь на жизненном цикле микроспоридий, который в то время был несколько лучше изучен, и будучи уверенным в большом родстве миксоспоридий и микроспоридий, перенес принципы систематики последних на отряд миксоспоридий. В соответствии с этим миксоспоридии разделены им на два легиона: Disporea, у которых в вегетативных стадиях образуются 1 панспоробласт и соответственно 2 споры, причем вегетативные стадии после образования спор погибают, и Polysporea, в вегетативных стадиях которых образуются несколько панспоробластов и соответственно большое количество спор.

В легион Disporea входит только одно обоснованное Дофлейном сем. Ceratomyxidae, в другой легион – все остальные семейства и роды, в том числе и открытый им род – *Myxoproteus*.

В 1910 г. Ауербах (Auerbach, 1910) почти в точности повторил систему Дофлейна, включив только в сем. Myxididae еще два рода – *Zschokkella* и *Lentospora*.

Глубокое изучение миксоспоридий выявило несостоятельность системы Дофлейна, ибо даже в пределах одного рода, а подчас и вида можно встретить формы, у которых в вегетативных стадиях образуется различное количество спор – от 2 до множества. Пытаясь исправить именно этот недостаток, Ауербах в 1911 г. несколько видоизменил систему Дофлейна, прибавив еще 2 легиона: Monosporea, в вегетативных стадиях которого образуется только 1 спора, и Mictosporea, в вегетативных стадиях которого может образовываться различное количество панспоробластов, споробластов и спор. Одновременно он отбросил почти все семейства, сохранив только сем. Myxobolidae.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО ДОФЛЕЙНУ

- Группа Cnidosporidia
  - Отряд Myxosporidia
    - Легион Disporea. В каждом индивидууме только 1 панспоробласт.
      - Сем. Ceratomyxidae
        - *Leptotheca*
        - *Ceratomyxa*
    - Легион Polysporea. В каждом индивидууме много панспоробластов.
      - Сем. Myxidiidae
        - *Sphaerospora*
        - *Myxidium*
        - *Sphaeromyxa*
        - *Myxosoma*
        - *Myxoproteus*
      - Сем. Chloromyxidae
        - *Chloromyxum*
      - Сем. Myxobolidae
        - *Myxobolus*
        - *Henneguya*
        - *Hoferellus* Berg, 1898[2]
        - *Thelohania*
        - *Gurley*
  - Отряд Microsporidia
    - Легион Oligosporogenea. В каждом панспоробласте 4 или 8 спороблаетов.
      - Сем. Nosematidae
        - *Nosema*
        - (*Glugea*)
    - Легион Polysporogenea. В панспоробласте много спороблаетов.
      - Сем. Plistophoridae
        - *Plistophora*

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО АУЕРБАХУ (AUERBACH, 1910c)

Подотряд Myxosporidia

Легион Disporea

Сем. Ceratomyxidae
- *Leptotheca*
- *Ceratomyxa*

Легион Polysporea

Сем. Myxidiidae
- *Sphaerospora*
- *Myxidium*
- *Sphaeromyxa*
- *Zschokkella* Auerbach, 1910
- *Myxosoma*
- *Myxoproteus*
- *Lentospora* Plehn, 1905

Сем. Chloromyxidiidae
- *Chloromyxum*

Сем. Myxobolidae
- *Myxobolus*
- *Henneguya*
- *Hoferellus*

Эти нововведения нисколько не улучшили положение, поскольку в основе системы оставался все тот же принцип. Дальнейшие исследования все больше убеждали в том, что количество спор, образуемых в вегетативных стадиях, – очень нечеткий признак, который варьирует подчас в пределах одного вида.

[2] Мы упоминаем имя автора только в тех случаях, когда название вводится впервые.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО АУЕРБАХУ (AUERBACH, 1911b)

I. Легион Monosporea Auerbach, 1911
Coccomyxa

II. Легион Disporea
Ceratomyxa
Leptotheca

III. Легион Mictosporea Auerbach, 1911
Zschokkella
Myxoproteus
Myxidium
Sphaeromyxa
Chloromyxum
Sphaerospora

IV. Легион Polysporea
Myxosoma
Lentospora
Myxobolus, *Henneguya*, *Hoferellus* — Сем. Myxobolidae

Именно поэтому Ауербах был вынужден обосновать еще один легион – Mictosporea, куда включил столь разнохарактерные роды, как *Myxidium, Zschokkella* и *Sphaeromyxa,* с одной стороны, и *Sphaerospora, Chloromyxum, Myxoproteus* – с другой. При такой системе оказалось почти совершенно невозможным устанавливать родственные связи между родами. Однако Паризи (Parisi, 1912) в своей работе полностью следует системе Ауербаха.

Похе (Poche, 1913) пытается несколько исправить систему Ауербаха. Легионам он дает ранг надсемейства, уничтожив при этом Monosporea. Кроме того, он снова вводит в систему миксоспоридий семейства, обосновав при этом новое сем. Myxosomatidae.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО ПОХЕ (POCHE, 1913)

Отряд Myxosporidia

1. Надсем. Mictosporea
1. Сем. Myxidiidae
Zschokkella
Myxoproteus
Myxidium
Sphaeromyxa
Sphaerospora
2. Сем. Chloromyxidae
Chloromyxum

2. Надсем. Disporea
1. Сем. Ceratomyxidae
Ceratomyxa
Leptotheca

3. Надсем. Polysporea
1. Сем. Myxosomatidae Poche, 1913
Myxosoma
Lentospora
2. Сем. Myxobolidae
Myxobolus
Henneguya
Hoferellus

Такие нововведения, однако, не ликвидировали большое количество недостатков и несообразностей в системе миксоспоридий.

В связи с этим Дэвис (Davis, 1917) выступил с резкой критикой всех систем миксоспоридий, в основу которых был положен принцип классификации, введенный Дофлейном. Он предложил руководствоваться при классификации миксоспоридий формой и характером строения спор. Однако при делении на высшие таксоны – подотряды – он в основном принимал во внимание характер строения вегетативных стадий. Роды, представители которых бывают преимущественно полостными паразитами, он сгруппировал в подотряд Myxosporea. Роды с преимущественно тканевым паразитизмом были отнесены им к другому подотряду – Cystosporea.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО ДЭВИСУ (DAVIS, 1917)

Отряд Myxosporidia

I. Подотряд Myxosporea Davis, 1917
1. Сем. Ceratomyxidae
Leptotheca
Ceratomyxa
2. Сем. Sphaerosporidae
Myxoproteus
Sphaerospora
Sinuolinea Davis, 1917
3. Сем. Myxididae
Myxidium
Sphaeromyxa
Zschokkella
4. Сем. Chloromyxidae
Chloromyxum

II. Подотряд Cystosporea Davis, 1917
1. Сем. Myxosomatidae Davis[3], 1917
Myxosoma
Lentospora
2. Сем. Myxobolidae
Myxobolus
Henneguya
Hoferellus

Хотя в системе Дэвиса в одних случаях учитывались экология и морфология вегетативных стадий, в других – морфология спор, она все же, несмотря на свою кажущуюся стройность, оказалась неприемлемой. Основным ее недостатком было игнорирование при делении на подотряды формы и строения спор. Поэтому разделение на подотряды не отличалось четкостью. Мы знаем, что представители одних и тех же родов, например *Myxidium, Sphaerospora, Chloromyxum* и др., могут паразитировать одни – в тканях, другие – в полостях желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев. При логическом доведении до конца идеи Дэвиса окажется, что все они должны попасть в разные подотряды. Если при разделении на подотряды руководствоваться только типом паразитизма, который преимущественно встречается у представителей данного рода, то граница между этими крупными таксонами становится нечеткой. Вполне допустимо, что в определенный момент для какого-нибудь рода может быть известно больше предста-

[3] По-видимому, Дэвис не знал, что Похе уже в 1913 г. (Poche, 1913) установил это семейство, включив в него те же роды.

вителей, паразитирующих в тканях, а со временем может быть открыто большее число видов, паразитирующих в полостях.

Основной порок системы Дэвиса, равно как и Дофлейна и его последователей, заключался в том, что принципы выделения высших таксономических единиц – подотрядов или легионов – совершенно не совпадали с систематикой сравнительно хорошо различаемых родов: первая опиралась на свойства вегетативных стадий (характер паразитирования или продуктивность), вторая – на форму и строение спор. Связь и взаимозависимость между вегетативными формами и спорами несомненно существует. Но, как мы увидим дальше, она опосредована и намного сложнее, чем ее представляли. Кроме того, в преобладающем числе случаев определяющую роль играют споры, так как они более интегрированы и соответственно менее лабильны.

Пытаясь преодолеть недостатки предыдущих систем, Кудо (Kudo, 1919) снова вернулся к спорам, положив в основу разделения на подотряды их форму: Platysporea – споры более широкие в плоскости шва; Eurysporea – споры более широкие в плоскости, перпендикулярной плоскости шва; Sphaerosporea – споры одинаково широкие в обеих плоскостях.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО КУДО (KUDO, 1919)

Отряд Myxosporidia

I. Подотряд		Eurysporea Kudo, 1919
	1. Сем.	Ceratomyxidae
		Leptotheca
		Ceratomyxa
		Myxoproteus
		Wardia Kudo, 1919
		Mitraspora Fujita, 1912
II. Подотряд		Sphaerosporea Kudo, 1919
	1. Сем.	Chloromyxidae
		Chloromyxum
	2. Сем.	Sphaerosporidae
		Sphaerospora
		Sinuolinea Davis, 1917
III. Подотряд		Platysporea Kudo, 1919
	1. Сем.	Myxidiidae
		Myxidium
		Sphaeromyxa
		Zschokkella
	2. Сем.	Myxosomatidae
		Myxosoma
		Lentospora
	3. Сем.	Myxobolidae
		Myxobolus
		Henneguya
		Hoferellus

Через 13 лет Кудо (Kudo, 1933), сохраняя общий принцип, усовершенствовал свою систему: ввел 3 новых семейства, упразднил род *Lentospora,* включив его в род *Myxosoma,* обосновал роды *Thelohanellus, Unicapsula, Coccomyxa* и *Agarella.*

Использование спор для различения подотрядов значительно улучшило и облегчило систематику миксоспоридий, так как последняя стала опираться на более четкие и сравнительно хорошо различимые признаки. Однако и система Кудо не лишена недостатков.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО КУДО (KUDO, 1933)

Отряд Myxosporidia

I. Подотряд		Eurysporea
	1. Сем.	Ceratomyxidae
		Ceratomyxa
		Leptotheca
		Myxoproteus
	2. Сем.	Wardiidae Kudo, 1933
		Wardia
		Mitraspora
II. Подотряд		Sphaerosporea
	1. Сем.	Chloromyxidae
		Chloromyxum
	2. Сем.	Sphaerosporidae
		Sphaerospora
		Sinuolinea
	3. Сем.	Unicapsulidae Kudo, 1933
		Unicapsula Davis, 1924
III. Подотряд		Platysporea
	1. Сем.	Myxidiidae
		Myxidium
		Sphaeromyxa
		Zschokkella
	2. Сем.	Coccomyxidiidae Kudo, 1933
		Coccomyxa Léger et Hesse, 1907
	3. Сем.	Myxosomatidae
		Myxosoma
		Agarella Dunkerly, 1915
	4. Сем.	Myxobolidae
		Myxobolus
		Thelohanellus Kudo, 1933
		Henneguya
		Hoferellus

1. Трудность дифференцировки некоторых представителей разных подотрядов. Подотряд Sphaerosporea в целом не имеет существенных отличий от Eurysporea ни в архитектонике спор, ни в характере вегетативных стадий. Поэтому представители этих разных подотрядов – *Sphaerospora* и *Leptotheca* не имеют резких границ между собой и плохо различимы.

2. Искусственное объединение в один подотряд таксонов, которые резко различаются по архитектонике спор: сем. Myxidiidae, у которого полярные капсулы расположены на разных полюсах споры, и семейства Myxobolidae и Myxosomatidae с полярными капсулами, расположенными на одном полюсе споры.

3. Отсутствие внутри подотрядов закономерной связи между формой спор и характером вегетативных стадий. Благодаря этому сем. Myxididae, например, состоящее в основном из полостных паразитов, попадает в один подотряд с преимущественно тканевыми паразитами семейств Myxobolidae и Myxosomatidae, а такие типично полостные паразиты, как представители рода *Myxobilatus,* попадают в сем. Myxobolidae, почти целиком состоящее из тканевых паразитов. Более того, долгое время представителей рода *Myxobilatus* вообще относили к роду *Henneguya,* хотя они имеют иную архитектонику спор.

Все эти недостатки являются следствием того, что в системе учитывались только форма, а не план строения (архитектоника) спор.

Трипати (Tripathi, 1948), желая избежать одного из наиболее резко бросавшихся в глаза недостатков, предложил разделять миксоспоридий по расположению полярных капсул в спорах и выделил соответственно 2 подотряда: Unipolaria (полярные капсулы расположены на одном полюсе споры) и Bipolaria (полярные капсулы располагаются на разных полюсах спор).

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО ТРИПАТИ (TRIPATHI, 1948)

Отряд Myxosporidia
- Подотряд Unipolaria Tripathi, 1948
  - Надсем. Ceratomyxoidea Tripathi, 1948
    - Сем. Unicapsulidae
      - *Unicapsula*
      - *Coccomyxa*
    - Сем. Ceratomyxidae
      - Подсем. Ceratomyxinae Tripathi, 1948
        - *Ceratomyxa*
        - *Leptotheca*
        - *Myxoproteus*
        - *Wardia*
        - *Mitraspora*
      - Подсем. Sphaerosporinae Tripathi, 1948
        - *Sphaerospora*
        - *Sinuolinea*
      - Подсем. Myxosomatinae Tripathi, 1948
        - *Myxosoma*
    - Сем. Trilosporidae Tripathi, 1948
      - *Trilospora* Noble, 1939
    - Сем. Chloromyxidae
      - *Chloromyxum*
      - *Agarella*
  - Надсем. Myxoboloidea Tripathi, 1948
    - Сем. Myxobolidae
      - *Myxobolus*
      - *Henneguya*
      - *Hoferellus*
    - Сем. Thelohanellidae Tripathi, 1948
      - *Thelohanellus*
- Подотряд Bipolaria
  - Сем. Myxidiidae
    - *Myxidium*
    - *Sphaeromyxa*
    - *Zschokkella*

Система Трипати была принята многими протистологами. Однако и в ней имеется ряд серьезных дефектов. Во-первых, не учитывается взаиморасположение створок и полярных капсул, что является существенным моментом в архитектонике споры. В этом отношении налицо шаг назад по сравнению с системой Кудо, где в какой-то мере это отражалось.[4] Во-вторых, в пределах подотрядов опять-таки

[4] У спор, более широких в плоскости шва, обычно и полярные капсулы расположены в этой же плоскости. Поэтому у Кудо большинство видов с таким расположением полярных капсул попадали в подотряд Eurysporea. Исключение составляли большинство представителей *Sphaerosporea* и весь род *Myxobilatus*.

отсутствует закономерная связь между формой спор и характером вегетативных стадий. В-третьих, слишком большое значение придается наличию или отсутствию йодофильной вакуоли и количеству полярных капсул – признакам, которые легко могут возникнуть конвергентно в разных подотрядах. Как мы увидим ниже, обосновывать по йодофильной вакуоли надсемейства, а по числу полярных капсул – семейства недопустимо. Поэтому Кудо был более прав, помещая *Coccomyxa* или *Chloromyxum* и *Agarella* в разные подотряды, а *Myxosoma* и *Agarella* – в одно семейство. В-четвертых, совершенно не были учтены виды с многостворчатыми спорами. Таким образом, преимущество системы Трипати перед другими системами заключается в том, что он для классификации миксоспоридий частично использует архитектонику спор, а недостаток – в том, что он не использует ее до конца.

Позднее Меглич (Meglitsch, 1960) предложил свою систему миксоспоридий. Единственным новым положительным моментом в его системе было использование для систематики такого важного момента, определяющего всю архитектонику споры, как количество створок. Кстати, Меглич первый обратил внимание на то обстоятельство, что споры представителей рода *Kudoa* имеют 4, а не 2 створки. К сожалению, сам автор не придал этому признаку большого значения, используя его только для обоснования семейства. При обосновании подотрядов он пользуется менее важными, часто не связанными друг с другом признаками. Характеристики подотряда включают ряд произвольно подобранных признаков, не связанных друг с другом и имеющих различное таксономическое значение. В них входит и совпадение или несовпадение числа створок и полярных капсул, и форма споры, и форма ее передней поверхности, и расположение полярных капсул, и изогнутость шва, и наличие йодофильной вакуоли. При этом не учитывается субординация признаков. Одни и те же признаки в одном случае используются для характеристики подотрядов, в другом – для характеристики семейств. В результате в системе Меглича полностью исчезает представление о плане строения споры, нет никакого намека на связь между архитектоникой споры и характером вегетативных стадий. Кроме того, совершенно не учитываются экологические моменты и функциональное значение тех или иных признаков.

В системе отсутствуют многие положительные черты систем Кудо и Трипати, в связи с чем она является шагом назад по сравнению с ними. Для того чтобы подчеркнуть отсутствие какой-либо последовательности и единой идеи в системе Меглича, мы позволим себе привести ее вместе с диагнозом подотрядов и семейств.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО МЕГЛИЧУ (MEGLITSCH, 1960)

1. Подотряд Eurysporea

Споры с разным количеством створок, осевая длина каждой створки больше наибольшего шовного диаметра; плоскость шва находится под прямым углом к наибольшей ширине споры. Полярные капсулы открываются на переднем конце споры или близко от него.

Сем. Ceratomyxidae

Сохраняет признаки подотряда. Роды *Ceratomyxa* и *Leptotheca*.

2. Подотряд Coccomyxea Meglitsch, 1960

Споры имеют вдвое больше створок, чем полярных капсул, которые открываются на переднем поле. Йодофильной вакуоли нет.

Сем. Coccomyxidae

Споры эллипсоидные, круглые в поперечном сечении, с одной полярной капсулой, полостные. Род *Coccomyxa*.

Сем. Unicapsulidae

Споры сферические, с неравными створками и изогнутой шовной линией, с одной полярной капсулой. Род *Unicapsula*.

3. Подотряд Sphaerosporea

Споры имеют одинаковое количество створок и полярных капсул. Полярные капсулы открываются на ясно выраженной передней поверхности. Амебоидный зародыш лишен вакуоли.

Сем. Sphaerosporidae

Споры сферические, полусферические или яйцевидной формы с фронтальной стороны и обычно слегка сплющены в профиль. Капсулы лежат во всей плоскости шва. Полостные или тканевые. Род *Sphaerospora*.

Сем. Wardiidae

Споры с одной стороны сплющены. Шов идет под прямым углом или сдвинут по отношению к плоскости полярных капсул. Часто имеются отростки, идущие от сплющенной поверхности споры. Роды *Wardia* и *Mitraspora*.

4. Подотряд Myxidea Meglitsch, 1960

Споры не имеют ярко выраженной передней поверхности. Капсулы частично или полностью смещены к боковым противоположным концам споры. Число створок и капсул одинаковое. Шов обычно изогнут. Йодофильной вакуоли нет.

Сем. Sinuolineidae Meglitsch,[5] 1960

Споры сферической или слегка овальной формы, с изогнутой шовной линией. Капсулы слегка повернуты к передней поверхности споры. Могут быть отростки. Роды *Sinuolinea* и *Davisia*.

Сем. Myxoproteidae Meglitsch, 1960

Споры сплющены с одной стороны. Капсулы открываются на сплющенной поверхности или вблизи от нее. Шов расположен косо. Капсулы повернуты так, что не имеют параллельных осей. Они располагаются в отрогах (отсеках) оболочки спор. Роды *Myxoproteus* и *Zschokkella*.

Сем. Myxidiidae

Споры удлиненные, веретеновидные, с полярными капсулами на противоположных концах споры и концевыми капсулярными отверстиями. Роды *Myxidium* и *Sphaeromyxa*.

5. Подотряд Platysporea

Споры с равным числом створок и капсул, за исключением *Thelohanellus*, имеющего 1 капсулу и 2 створки. Полярные капсулы лежат в плоскости шва и открываются на передней поверхности. Споры сплющены в профиль.

Сем. Myxosomatidae

Споры с 1 или 2 полярными капсулами и 1 или 2 створками. Йодофильная вакуоль отсутствует. Роды *Myxosoma* и *Auerbachia* Meglitsch.

Сем. Myxobolidae

Споры с 1 или 2 полярными капсулами и 2 створками. Йодофильная вакуоль имеется. Роды *Myxobolus, Thelohanellus, Henneguya, Unicauda, Hoferellus, Neohenneguya, Trigonosporous.*

6. Подотряд Chloromyxea Meglitsch, 1960

Споры сферические, квадратные или звездчатые, с 2 створками и 4 полярными капсулами, а также с 4 или 6 створками и соответственно с 4 или 6 полярными капсулами.

Сем. Chloromyxidae

Капсул в споре больше, чем створок. Роды *Chloromyxum* и *Agarella*.

Сем. Kudoidae Meglitsch, 1960

Споры с равным числом капсул и створок. Роды *Kudoa* и *Hexacapsula*.

[5] Сем. Sinuolineidae обосновано Шульманом в 1959 г.

11.3. Принципы построения естественной системы миксоспоридий

Из нашего обзора видно, что споры оказались более перспективными для использования в систематике миксоспоридий, чем плазмодии. Будучи более интегрированными и в то же время сильнее дифференцированными, они более постоянны по своей форме и при этом обладают большим разнообразием. Различия плазмодиев сравнительно не столь велики и в значительной мере носят количественный характер, касаясь в основном их размеров и связанных с этим количеством образующихся в них панспоробластов и спор.

Будучи менее интегрированными, вегетативные формы более лабильны и могут сильно отличаться друг от друга в пределах одного рода и даже вида. Именно поэтому использование спор для систематики миксоспоридий, предложенное еще Телоаном и Гёрли, актуально и в настоящее время.

Поскольку системы Дофлейна и его последователей и Дэвиса опирались на свойства плазмодиев (первая – на продуктивность плазмодиев, вторая – на их форму), они, несмотря на кажущуюся стройность, оказались менее четкими. С другой стороны, мы уже в предыдущих главах имели возможность убедиться, что строение споры в значительной мере определяет ее форму, прочность и другие особенности, а это в свою очередь определяет направление адаптации миксоспоридий как к хозяину, так и к внешней среде. В частности, прочность споры обеспечивает возможность паразитирования в тканях хозяина, а это в свою очередь не может не отразиться на подвижности, размерах и репродуктивной деятельности вегетативных форм. Плазмодий теряет подвижность, резко увеличивается в размерах, окружается соединительно-тканной капсулой и превращается в так называемую цисту с колоссальной продуктивностью спор. Не меньшую роль играет план строения споры в ее адаптации к опусканию на дно или пребыванию в определенных горизонтах водной толщи. И это направление эволюции так или иначе сказывается на вегетативных формах. Соответственно можно с большой долей вероятности ожидать, что в случае удачно найденного критерия для оценки спор появится возможность создания естественной системы миксоспоридий, что облегчит понимание их эволюции. Это даст возможность решать вопросы и о путях адаптации вегетативных форм.

По мнению Шульмана (1959б, 1959в, 1966), в основу системы миксоспоридий следует положить архитектонику спор, ибо именно план строения живого организма лежит в основе всех естественных систем животного царства. Системы Кудо и Трипати оказались наиболее приемлемыми и удобными именно потому, что в них частично или косвенно использован план строения споры. Недостатки же этих систем и отсутствие у них связи с характерными особенностями вегетативных стадий были обусловлены непоследовательностью в использовании плана строения споры, в их несколько поверхностной оценке.

Это побудило Шульмана (1959а, 1959в, 1966) предложить свою систему миксоспоридий, в которой были учтены все положительные моменты предыдущих систем (особенно Кудо и Трипати) и которая в основном базировалась на архитектонике спор. Главным определяющим моментом в архитектонике спор является количество створок. В соответствии с этим Шульман (1966) разделил миксоспоридий, которых он возвысил до ранга подкласса, на два отряда – Bivalvulea и Multivalvulea.[6] Уже на этом этапе наметились существенные различия в экологии и характере паразитирования вновь установленных отрядов.

[6] В предыдущих работах (Шульман, 1959б, 1959в, 1962) эти два отряда рассматривались как подотряды. Однако уже и тогда предполагалось, что в будущем, после повышения их ранга до отряда, ранг миксоспоридий соответственно повысится до подкласса.

Multivalvulea оказались исключительно морскими формами, эволюция вегетативных стадий которых пошла по пути адаптации к внутриклеточному паразитизму. Внутри этого отряда количество створок является признаком семейства, а количество полярных капсул – признаком рода.

Bivalvulea вначале широко освоили морских рыб, а затем перешли к паразитированию в пресноводных рыбах, где некоторые его представители дали наиболее ярко выраженную вспышку видообразования. Их вегетативные формы в морских водоемах широко адаптировались к паразитированию в желчных и мочевых пузырях, мочеточниках и мочевых канальцах, а в пресноводных водоемах вегетативные стадии определенных групп сумели приспособиться к паразитированию в самых разнообразных тканях и органах. Соответственно они, увеличиваясь в размерах, приняли форму неподвижных цист. Более богатый всеми таксонами и широко распространенный отряд Bivalvulea распадается на 3 подотряда, четко различающихся характером симметрии и взаиморасположением полярных капсул и створок.

В подотряде Bipolaria полярные капсулы расположены на противоположных полюсах споры и в большинстве случаев лежат одновременно и в плоскости шва между створками, и в плоскости, перпендикулярной шву. Соответственно споры радиально симметричны или несколько уклоняются в сторону двубоковой или винтовой симметрии. Подавляющее большинство представителей этого подотряда – полостные паразиты, и лишь небольшое число видов, имеющих удовлетворительную по прочности форму споры, в пресных водах перешли к паразитированию в тканях. Соответственно вегетативные формы у подавляющего большинства видов – плазмодии.

В подотряде Eurysporea полярные капсулы лежат в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, и в большинстве случаев открываются на одном полюсе. Споры, как правило, билатерально симметричны. Подавляющее большинство представителей – полостные паразиты, и лишь единичные виды, споры которых имеют удовлетворительную с точки зрения прочности форму, в пресных водах перешли к тканевому паразитизму.

В подотряде Platysporea полярные капсулы лежат в плоскости шва, открываются на одном из полюсов споры, которая обычно билатерально симметрична. Во всех случаях споры более широкие в плоскости шва, чем в перпендикулярной ему плоскости, благодаря чему они приобретают линзообразную или близкую к ней форму, что обеспечивает им наибольшую прочность. Поэтому в данном почти целиком пресноводном таксоне подавляющее большинство видов – тканевые паразиты и лишь представители наиболее примитивного, небогатого видами рода *Hoferellus* сохранили полостной паразитизм. В связи с этим в подотряде Platysporea среди вегетативных форм в ярко выраженной степени преобладают цисты.

Итак, профилирующим признаком в системе Шульмана (1966) в первую очередь является количество створок. Двустворчатость или многостворчатость определила принадлежность к тому или иному отряду и направление эволюции либо в сторону адаптации к паразитированию в желчном и мочевом пузырях, мочеточниках и мочевых канальцах и в дальнейшем в разнообразных тканях (Bivalvulea), либо в сторону внутриклеточного паразитирования (Multivalvulea). В пределах отряда Multivalvulea количество створок является признаком семейства, а число полярных капсул – признаком рода.

В пределах отряда Bivalvulea намечается заметно большее разнообразие в характере и направлении эволюционно-адаптивных преобразований. Как уже отмечалось, взаиморасположение створок и полярных капсул играет основную роль в адаптации спор к парению в определенных горизонтах водной толщи или к быстрому опусканию на дно, с одной стороны, а также к паразитированию в тканях –

с другой. Большую роль играет взаимовлияние двух, казалось бы, совсем не связанных друг с другом процессов: образование гигантских плазмодиев, обусловленное усилением пристеночного пищеварения, и усовершенствование створок и полярных капсул спор. Сочетание гигантских плазмодиев и самых примитивных спор у представителей рода *Sphaeromyxa* и др., равно как примитивных плазмодиев и усовершенствованных спор (*Ceratomyxa, Leptotheca* и др.), не случайно, о чем более подробно говорится в других главах (см. с. 210 и 356). Другие признаки, например шаровидная, удлиненная, пирамидальная и иные формы спор, могут возникать конвергентно в разных подотрядах. То же можно сказать и о наличии йодофильной вакуоли – в каждом из подотрядов имеются семейства, для которых характерно наличие этого органоида: в подотряде Platysporea – сем. Myxobolidae, в подотряде Bipolaria – сем. Neomyxobolidae, в подотряде Eurysporea – сем. Myxobilatidae. О том, что эти процессы проходили независимо друг от друга, свидетельствует тот факт, что в подотрядах Platysporea и Bipolaria встречаются очень сходные по форме спор и типу вегетативных стадий роды, различающиеся только наличием или отсутствием йодофильной вакуоли: в первом – *Myxobolus* и *Myxosoma,* во втором – *Neomyxobolus* и *Zschokkella,* в третьем – *Sphaerospora* и *Podospora.*

Сравнительно небольшая роль в систематике миксоспоридий отводится числу полярных капсул. Увеличение или уменьшение их числа имеет место в каждом отряде и подотряде и не влечет за собой существенных изменений ни в морфологии вегетативных стадий, ни в характере паразитирования. Путь уменьшения или увеличения числа полярных капсул иногда удается проследить при сопоставлении некоторых близкородственных видов. Поэтому данный признак используется только для различения родов. По той же причине только для различения родов используются такие признаки, как наличие или отсутствие у спор хвостовых и иных отростков, килей, и некоторые другие признаки.

О том, что все указанные выше признаки играют меньшую роль в эволюции и характере паразитирования миксоспоридий, чем общий план строения спор, свидетельствует еще один факт. Споры родов *Myxobilatus* и *Henneguya* настолько похожи друг на друга как по своей форме и характерным хвостовым отросткам, так и по наличию йодофильной вакуоли, что их длительное время считали единым родом *Henneguya.* Лишь Дэвис (Davis, 1944) обратил внимание на то, что полярные капсулы у *Myxobilatus* расположены в плоскости, перпендикулярной шву, а у *Henneguya* – в плоскости шва, что, по мнению Шульмана (1966), свидетельствует о принадлежности этих родов к разным подотрядам. Это единственное различие в морфологии спор определило и существенное различие в характере паразитирования вегетативных стадий: все *Henneguya* – типично тканевые паразиты в виде цист, а все *Myxobilatus* – полостные плазмодии.

Таким образом, общий план строения споры и обусловленная им форма определяют характер и место паразитирования вегетативных стадий, в то время как другие, с нашей точки зрения второстепенные, детали с этим или совсем не связаны, или связаны в значительно меньшей степени. По-видимому, не случайно наметилась определенная связь между архитектоникой споры и местом паразитирования, а следовательно, и особенностями вегетативных форм: их размерами, подвижностью и продуктивностью. Система Шульмана, включившая в себя наиболее ценные элементы систем Телоана, Гёрли, Кудо, Трипати и даже Меглича, в то же время в какой-то мере перекликается с системами Дэвиса и Дофлейна–Ауербаха, ибо каждому подотряду и даже семейству свойственны как преобладание определенных размеров и форм вегетативных стадий, так и степень их продуктивности. Архитектоника спор в заметной степени определяет и экологию паразитов.

Все вышесказанное дает нам право считать, что принцип, избранный Шульманом для систематики миксоспоридий, рационален и последовательное применение его позволит максимально приблизить систему этих животных к естественной.

СИСТЕМА MYXOSPORIDIA ПО ШУЛЬМАНУ (1966)

Подкласс Myxosporidia (Bütschli, 1881), emend. Schulman, 1964

A. Отряд Bivalvulea Schulman, 1959[7]

I. Подотряд Bipolaria (Tripathi, 1949), emend. Schulman, 1959[7]

1. Сем. Myxidiidae Thélohan, 1892
   1. *Sphaeromyxa* Thélohan, 1892
   2. *Myxidium* Bütschli, 1882
   3. *Zschokkella* Auerbach, 1910
   4. *Coccomyxa* Leger et Hesse, 1907
2. Сем. Sinuolineidae Schulman, 1959
   1. *Ortholinea* Schulman, 1962
   2. *Sinuolinea* Davis, 1917
   3. *Davisia* Laird, 1953
   4. *Myxoproteus* Doflein, 1898
3. Сем. Neomyxobolidae Schulman, 1962
   1. *Neomyxobolus* Chen et Hsien, 1961

II. Подотряд Eurysporea (Kudo, 1920), emend. Schulman, 1962[7]

1. Сем. Ceratomyxidae Doflein, 1899
   1. *Ceratomyxa* Thélohan, 1899
   2. *Leptotheca* Thélohan, 1895
   3. *Wardia* Kudo, 1920
2. Сем. Sphaerosporidae Davis, 1917
   1. *Sphaerospora* Thélohan, 1892
   2. *Unicapsula* Davis, 1924
   3. *Chloromyxum* Mingazini, 1890
   4. *Caudomyxum* Bauer, 1948
3. Сем. Myxobilatidae Schulman, 1953
   1. *Myxobilatus* Davis, 1924

III. Подотряд Platysporea (Kudo, 1920), emend. Schulman, 1959[7]

1. Сем. Myxosomatidae Poche, 1913
   1. *Myxosoma* Thélohan, 1892
   2. *Agarella* Dunkerly, 1915
2. Сем. Myxobolidae Thélohan, 1892
   1. *Myxobolus* Bütschli, 1882
   2. *Thelohanellus* Kudo, 1933
   3. *Henneguya* Thélohan, 1892
   4. *Neohenneguya* Tripathi, 1952
   5. *Phlogospora* Cadri, 1962
   6. *Hoferellus* Berg, 1898

Добавление к отряду Bivalvulea

Сем. Parvicapsulidae Schulman, 1953
1. *Parvicapsula* Schulman, 1953

Б. Отряд Multivalvulea Schulman, 1959[7]

1. Сем. Trilosporidae Schulman, 1959
   1. *Trilospora* Noble, 1939
2. Сем. Tetracapsulidae Schulman, 1959
   1. *Kudoa* Meglitsch, 1947
3. Сем. Hexacapsulidae Schulman, 1959
   1. *Hexacapsula* Arai et Matsumoto, 1953

[7] В последнее время мы, соглашаясь со Спрэгом (Sprague, 1982), пришли к решению о необходимости изменения окончаний в названиях отрядов (Bivalvulida и Multivalvulida) и подотрядов (Bipolarina, Eurysporina, Platysporina).

В настоящее время система Шульмана получила признание у всех отечественных протозоологов и паразитологов и у значительной части зарубежных ученых. Митчел (Mitchell, 1977), судя по его статьям, придерживается системы Трипати. Меглич, естественно, придерживался своей системы. Более того, он, по сообщению Гоффмана (Hoffman, 1981c), пошел еще дальше и предложил новую систему,[8] во главу угла поставлен единственный признак – число полярных капсул. На этом основании миксоспоридии разделяются на 5 отрядов: Unicapsulina, Bicapsulina, Tricapsulina, Quadricapsulina и Hexacapsulina. По-видимому, если бы Меглич знал статью с описанием *Pentacapsula*, он бы обосновал еще 1 отряд – Pentacapsulina. Для обоснования семейств он использует целый ряд признаков: число створок, их морфологию, расположение полярных капсул и наличие или отсутствие йодофильной вакуоли. Всего им выделено 18 семейств. Приходится снова повторить, что система, игнорирующая план строения, – формальна и поэтому не отражает родства таксонов и не увязывается с экологией и филогенией миксоспоридий. Трудно согласиться и с тем, что она удобнее, чем другие системы, для определения миксоспоридий. Только правильное представление об экологической и филогенетической значимости каждого признака, а также об их взаимозависимости и субординации может дать возможность правильно разобраться в систематике любой группы животных. Поэтому мы эту систему принять не можем.

Горячие дебаты вызывает более частный вопрос – о систематической значимости йодофильной вакуоли. Ахмеров еще в 1960 г. полностью отвергал систематическую значимость йодофильной вакуоли, на основании чего свел род *Myxosoma* в синоним рода *Myxobolus*. К этому же мнению в дальнейшем присоединились Уолликер (Walliker, 1968b), Лом (Lom, 1969b), Митчелл (Mitchell, 1977) и др.

Основной довод этих исследователей в пользу такого шага – трудность выявления йодофильной вакуоли. Для этого требуется применение специальных методик: окраска жидкостью Люголя или другими реагентами или использование фазово-контрастной микроскопии после приготовления желатин-глицериновых препаратов. Гликоген, находящийся в йодофильной вакуоли, в процессе жизнедеятельности миксоспоридий может быть использован амебоидным зародышем, и в таком случае окраска не дает результатов. Однако в этих случаях пустая вакуоль хорошо выявляется с помощью фазовой микроскопии. Уолликер (Walliker, 1968b) и Лом (Lom, 1969b) обращали также внимание на то, что у некоторых видов рода *Myxobolus* могут встречаться споры, лишенные йодофильной вакуоли. Такое явление – частный случай общей особенности миксоспоридий – исключительной изменчивости самых разнообразных признаков. Мы часто встречаем у представителей рода *Myxobolus* среди нормальных спор споры, снабженные хвостовыми отростками, а среди спор *Henneguya* – споры, лишенные их. Однако нам не приходит в голову на этом основании отвергать как признак рода наличие или отсутствие хвостовых отростков. То же самое можно сказать и о числе и форме полярных капсул, и даже о числе створок, о чем подробно говорится в гл. 10. Таким образом, изменчивость йодофильной вакуоли не может служить поводом для отказа от использования ее как систематического признака.

Дессер и Патерсон (Desser, Paterson, 1978a, 1978b) отмечают, что им не удалось найти под световым микроскопом йодофильную вакуоль у *Myxobolus* sp. с жабр *Nototropis cornutus*. Вместо того чтобы на этом основании признать данный вид представителем рода *Myxosoma*, они приходят к выводу о несостоятельности признака, отличающего эти роды. Далее они сообщают, что гранулы гликогена могут быть встречены и в амебоидных зародышах видов, у которых не была обнаружена

[8] К сожалению, монография Меглича по мировой фауне миксоспоридий после его кончины не была опубликована, и нам приходится ссылаться только на сообщение Гоффмана.

йодофильная вакуоль. Но этого никто и не отрицает. Подлипаев (1974) указывает, что гликоген встречается в амебоидных зародышах представителей самых разных таксонов. Однако только у представителей трех семейств – Myxobolidae, Myxobilatidae и Neomyxobolidae – гликоген концентрируется в специальном органоиде – йодофильной вакуоле. Именно это обстоятельство, а не наличие гликогена является отличительным признаком вышеупомянутых семейств. В большинстве случаев наличие или отсутствие йодофильной вакуоли – весьма постоянный признак, хорошо помогающий при определении миксоспоридий. Даже при описании *Myxobolus pseudodispar* – вида с неясно выраженной вакуолью, не возникали сомнения в принадлежности его к *Myxobolus.* Многолетние исследования *Myxosoma cerebralis* ни разу не выявили спор, содержащих йодофильную вакуоль, хотя и наблюдались уродства другого типа. Слияние родов *Myxobolus* и *Myxosoma* сильно затруднит определение представителей этих и без того сложных родов. Не случайно статьи последних лет пестрят названиями *Myxobolus* sp. Насколько отрицание йодофильной вакуоли как систематического признака затрудняет определение, ярко свидетельствует следующий пример.

Хайн (Hine, 1977), описывая *Myxobolus* (=*Myxosoma*) *incundus* из мышц *Galaxias maculatus* (Новая Зеландия), не смог найти существенных различий между этим видом и *Myxobolus folius* из эндемичной рыбы Амура (*Pseudaspius leptocephalus*). Он отметил только отсутствие у описанного им вида интеркапсулярного отростка (что весьма сомнительно) и несколько большую заостренность переднего полюса спор, а также различия в хозяевах и локализации. Между тем оба эти вида прекрасно различаются: один лишен йодофильной вакуоли и поэтому должен быть отнесен к роду *Myxosoma,* где пока нет похожих на него видов, другой имеет хорошо выраженную йодофильную вакуоль и поэтому является настоящим представителем рода *Myxobolus.*

Работы отечественных исследователей (Донец, Подлипаев, 1974, 1976; Шульман и др., 1978; Донец и др., 1978; Подлипаев, Шульман, 1978) показали не только реальное существование йодофильной вакуоли у строго ограниченного круга видов, но и большую роль этого органоида в экологии и эволюции пресноводных миксоспоридий. Не случайно йодофильная вакуоль является одним из основных признаков самого богатого видами сем. Myxobolidae. Именно поэтому мы считаем, что никакие трудности в использовании столь важного для понимания миксоспоридий признака не могут оправдать его игнорирование. Кстати, даже те исследователи, которые отрицают использование йодофильной вакуоли в качестве систематического признака, обычно упоминают о ее наличии при описании видов семейств Myxobolidae, Myxobilatidae и Neomyxobolatidae.

В 1984 г. Лом и Нобль (Lom, Noble, 1984) предприняли попытку коренным образом изменить систему миксоспоридий, предложенную Шульманом (1966). С одной стороны, авторы принимают деление класса Myxosporea на два отряда на основании разного числа створок и связанных с этим существенных различий в плане строения (архитектоники) спор. Без изменений оставлена также и система отряда Multivalvulida, зато сильной перестройке подвергся основной отряд – Bivalvulida.

Прежде всего Лом и Нобль основали новый подотряд – Sphaeromyxina. Этот шаг можно только приветствовать. Уже в 1966 г. Шульман отмечал, что род *Sphaeromyxa* возник в результате самостоятельного и своеобразного направления эволюции миксоспоридий. Соглашаясь с этим, Донец (1979а) считает, что такое направление эволюции миксоспоридий наметилось почти сразу после их возникновения, т. е. примерно в туронском веке позднего мела. В 1983 г. Ковалева и Шульман (1985) в своем докладе на совместном Советско-Американском симпозиуме по болезням и паразитам морских рыб указывали на необходимость выделения рода *Sphaeromyxa* в самостоятельное сем. Sphaeromyxidae, включив в него два рода –

Sphaeromyxa и *Auerbachia.* Предложение Лома и Нобля о необходимости повышения ранга Sphaeromyxidae до подотряда, по нашему мнению, еще в большей степени соответствует истинному положению вещей. Вместе с тем мы считаем, что в этот подотряд должны быть помещены также и роды *Auerbachia* и *Meglitschia.* При этом роды *Sphaeromyxa* и *Auerbachia,* сохранившие, подобно подотряду Bipolarina, примитивное взаиморасположение створок и полярных капсул, должны войти в сем. Sphaeromyxidae, в то время как род *Meglitschia,* споры которого видоизменились, приняв план строения, сходный с таковым подотряда Eurysporina, заслуживает выделения в самостоятельное семейство – Meglitschiidae (Ковалева, 1988в).

Внося эту существенную и нужную поправку в систематику Bivalvulida, Лом и Нобль, к сожалению, не остановились на этом. Сохранив один подотряд Platysporina, они упразднили два других подотряда – Bipolarina и Eurysporina, объединив их в один подотряд Variasporina. Прежде всего следует признать неудачным само название этого нового подотряда. Вариабельность спор – характерная особенность всех миксоспоридий, а не только представителей данного подотряда (гл. 10). Степень проявления этого свойства неодинаково выражена у разных видов и совершенно не зависит от их принадлежности тому или иному более крупному таксону. Великое же разнообразие у разных видов, родов в этом новом таксоне связано не с большей вариабельностью спор, а с тем, что авторы, искусственно объединив два очень отличающихся друг от друга подотряда, включили в него большое число родов и семейств, не связанных друг с другом ни по форме, ни по плану строения спор. Как уже неоднократно отмечалось и в литературе (Tripathi, 1948; Шульман, 1959а, 1959б, 1966; Донец, 1979а, и др.), и в данной монографии, Bipolarina и Eurysporina резко различаются именно по плану строения спор. Ссылка Лома и Нобля на то, что споры некоторых Bipolarina (семейства Sinuolineidae, Palliatidae, отчасти Myxoproteidae) и Eurysporina (сем. Sphaerosporidae) имеют несколько необычную для этих подотрядов округлую или иную форму и потому похожи друг на друга, не должна нас смущать. Это сходство чисто внешнее, при котором сохраняются различия во взаиморасположении створок и полярных капсул. Несостоятельны также и указания на смещение полярных капсул некоторых спор Bipolarina (*Zschokkella, Wardia* и др.), что приводит к небольшому отступлению от характерного плана строения. С такими явлениями мы часто сталкиваемся и в других естественных системах животного царства. Например, змеи продолжают оставаться представителями Tetrapoda, хотя все 4 конечности ими утрачены. С другой стороны, желтопузики считаются ящерицами, несмотря на змеевидную форму тела. Мы приписываем человеку и ряду других позвоночных двубокую симметрию, хотя у них имеется явное смещение некоторых внутренних органов. Во всех подобных случаях принимается во внимание общий исходный план строения тела, т. е. план строения близкородственных таксонов, но более приближенных к исходному типу.

Наличие переходных форм между мелкими и даже крупными таксонами нельзя рассматривать как доказательство несовершенства системы, поскольку их существование неоспоримо указывает, во-первых, на общность происхождения этих животных, во-вторых, на их хорошо прослеживаемую эволюцию. И то и другое в свою очередь свидетельствует о близости обсуждаемых построений к естественной системе.

За истекший с 1966 г. период было выявлено большое число новых родов и семейств, которые хорошо укладываются в систему, предложенную Шульманом (1966), хотя это обстоятельство потребовало внести в нее определенные коррективы (рис. 50).

Система Шульмана принята во многих новых системах простейших: в системе Комитета по систематике и эволюции общества протозоологов (Levine et al., 1980),

в системе отечественных протозоологов (Крылов и др., 1980) и в книге „Краткий обзор и классификация живых организмов" (Synopsis..., 1982), где раздел о миксоспоридиях написан Спрэгом (Sprague, 1982). В этой работе Спрэг, приняв названия крупных таксонов, использованных Шульманом, изменил их окончания в соответствии с их рангом. Эти поправки мы полностью принимаем и учитываем в нашей системе.

Ниже приводится система, переработанная авторами монографии с учетом всех новых данных.

Тип Cnidospora Doflein, 1901, emend. Schulman et Podlipaev, 1980
- I. Класс Myxosporea Bütschli, 1881, emend. Schulman et Podlipaev, 1980
  - 1. Отряд Bivalvulida Schulman, 1959
    - 1. Подотряд Sphaeromyxina Lom et Noble, 1984
      - 1. Сем. Sphaeromyxidae Lom et Noble, 1984
        - 1. Род *Sphaeromyxa* Thélohan, 1882
        - 2. Род *Auerbachia* Meglitsch, 1968
      - 2. Сем. Meglitschiidae Kovaljova, 1988
        - 1. Род *Meglitschia* Kovaljova, 1988
    - 2. Подотряд Bipolarina Tripathi, 1949
      - 1. Сем. Myxidiidae Thélohan, 1892
        - 1. Род *Myxidium* Bütschli, 1882
        - 2. Род *Coccomyxa* Léger et Hesse, 1907
        - 3. Род *Zschokkella* Auerbach, 1910
      - 2. Сем. Neomyxobolidae Schulman, 1962
        - 1. Род *Neomyxobolus* Chen et Hsien, 1960
      - 3. Сем. Sinuolineidae Schulman, 1959
        - 1. Род *Sinuolinea* Davis, 1917
        - 2. Род *Davisia* Laird, 1953
      - 4. Сем. Ortholineidae Lom et Noble, 1984
        - 1. Род *Ortholinea* Schulman, 1962
        - 2. Род *Paraortholinea* Kovaljova, gen. nov.
      - 5. Сем. Myxoproteidae Meglitsch, 1960
        - 1. Род *Myxoproteus* Doflein, 1898
        - 2. Род *Schulmania* Kovaljova, Zubtschenko et Krasin, 1983
        - 3. Род *Noblea* Kovaljova, 1988
        - 4. Род *Bipteria* Kovaljova, Zubtschenko et Krasin, 1983
        - 5. Род *Neobipteria* Kovaljova, Krasin et Gajevskaja, 1985
      - 6. Сем. Palliatidae Schulman et Kovaljova, fam. nova
        - 1. Род *Palliatus* Schulman, Kovaljova et Dubina, 1979
    - 3. Подотряд Eurysporina Kudo, 1919; emend. Schulman, 1959
      - 1. Сем. Ceratomyxidae Doflein, 1899
        - 1. Род *Leptotheca* Thélohan, 1895
        - 2. Род *Ceratomyxa* Thélohan, 1892
      - 2. Сем. Parvicapsulidae Schulman, 1953
        - 1. Род *Parvicapsula* Schulman, 1953
        - 2. Род *Neoparvicapsula* Gayevskaya, Kovaljova et Schulman, 1982
      - 3. Сем. Sphaerosporidae Davis, 1917
        - 1. Род *Sphaerospora* Thélohan, 1892
        - 2. Род *Globispora* Lom, Noble, Laird, 1975
        - 3. Род *Wardia* Kudo, 1919
        - 4. Род *Chloromyxum* Mingazzini, 1890
        - 5. Род *Caudomyxum* Bauer, 1948
      - 4. Сем. Alatasporidae Schulman, Kovaljova et Dubina, 1979
        - 1. Род *Alataspora* Schulman, Kovaljova et Dubina, 1979
        - 2. Род *Pseudoalataspora* Kovaljova et Gayevskaya, 1982
      - 5. Сем. Fabesporidae Lom et Noble, 1984
        - 1. Род *Fabespora* Naidenova et Zaika, 1969
      - 6. Сем. Myxobilatidae Schulman, 1953
        - 1. Род *Podospora* Chen et Hsien, 1984
        - 2. Род *Myxobilatus* Davis, 1944
    - 4. Подотряд Platysporina Kudo, 1919; emend. Schulman, 1959
      - 1. Сем. Myxobolidae Thélohan, 1892
        - 1. Род *Hoferellus* Berg, 1898
        - 2. Род *Myxobolus* Bütschli, 1882
        - 3. Род *Spirosuturia* Chen et Hsieh, 1984
        - 4. Род *Unicauda* Davis, 1944
        - 5. Род *Dicauda* Hoffman et Walker, 1978
        - 6. Род *Neohenneguya* Tripathi, 1952
        - 7. Род *Henneguya* Thélohan, 1892
        - 8. Род *Phlogospora* Qadri, 1962
        - 9. Род *Tetrauronema* Wu, Wang et Jang, 1988
        - 10. Род *Trigonosporous* Hoshina, 1952
        - 11. Род *Thelohanellus* Kudo, 1892
      - 2. Сем. Myxosomatidae Poche, 1913
        - 1. Род *Myxosoma* Thélohan, 1882
        - 2. Род *Agarella* Dunkerly, 1915
  - 2. Отряд Multivalvulida Schulman, 1959
    - 1. Сем. Trilosporidae Schulman, 1959
      - 1. Род *Trilospora* Noble, 1939
      - 2. Род *Unicapsula* Davis, 1924
    - 2. Сем. Kudoidae Meglitsch, 1959
      - 1. Род *Kudoa* Meglitsch, 1947
    - 3. Сем. Pentacapsulidae Naidenova et Zaika, 1970
      - 1. Род *Pentacapsula* Naidenova et Zaika, 1970
    - 4. Сем. Hexacapsulidae Schulman, 1959
      - 1. Род *Hexacapsula* Arai et Natsumoto, 1953

11.4. Характеристика таксонов

В данном разделе дается краткий диагноз отрядов, подотрядов, семейств и родов, после окончательного анализа, проведенного Шульманом, Донец и Ковалевой.

Тип Cnidospora Doflein, 1901, emend. Schulman et Podlipaev, 1980

I. Класс Myxosporea Bütschli, 1881,[9] emend. Schulman et Podlipaev, 1980

1. Отряд Bivalvulida Schulman, 1959

Миксоспоридии с двустворчатыми спорами, содержащими 1–2 или 4 полярные капсулы и 1 (реже 2) амебоидный зародыш. Вегетативные формы разнообразные. Преимущественно полостные или тканевые паразиты костистых рыб (морских и пресноводных), реже других рыб и водных позвоночных. Лишь 2 вида паразитируют в трематодах. Содержит 4 подотряда, из которых только 1 (Sphaeromyxina) имеет примитивно устроенные споры.

[9] Поскольку диагнозы типа и класса даны выше (с. 324), мы здесь их не приводим.

1. Подотряд Spheromyxina Lom et Noble, 1984

Споры с примитивными полярными капсулами, толстые полярные нити которых не образуют правильных витков с петлями, перпендикулярными или находящимися под определенным углом к продольной оси полярных капсул. Это связано с тем, что полярные нити не закручены вокруг своей продольной оси.

Створки спор у большинства представителей (за исключением родов *Auerbachia* и *Meglitschia*) толстостенные и грубые.

Вегетативные формы – гигантские дисковидные многоспоровые плазмодии – видны невооруженным глазом.

Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб.

Содержит 2 семейства.

1. Сем. Sphaeromyxidae Lom et Noble, 1984

Споры с грубыми и толстыми створками (за исключением рода *Auerbachia*) и с примитивными полярными капсулами, с сравнительно короткими и толстыми полярными нитями, не образующими правильных витков. Большинство видов (род *Sphaeromyxa*) имеет веретеновидные споры с притупленными концами. В них содержатся 2 полярные капсулы. У рода *Auerbachia* 1 полярная капсула редуцирована. Йодофильная вакуоль отсутствует. Вегетативные формы – гигантские дисковидные многоспоровые плазмодии, видимые невооруженным глазом. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит 2 рода.

1. Род *Sphaeromyxa* Thélohan, 1892

Споры веретеновидные, с притупленными концами и 2 полярными капсулами, находящимися на противоположных концах споры.

2. Род *Auerbachia* Meglitsch, 1968

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, вследствие чего створки неодинаковы.

2. Сем. Meglitschiidae Kovaljova, 1988

Споры сильно вытянутые в направлении, перпендикулярном шву, их толщина превышает длину, в связи с чем они напоминают споры *Ceratomyxa*; 2 полярные капсулы расположены в плоскости, перпендикулярной шву, открываются на одном полюсе. Содержит 1 род.

1. Род *Meglitschia* Kovaljova, 1988

Споры сильно вытянутые в направлении, перпендикулярном шву, их толщина превышает длину, в связи с чем они напоминают споры *Ceratomyxa*; 2 полярные капсулы открываются на одном полюсе, лежат только в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, и открываются на одном полюсе. Здесь имеет место конвергентное сходство с родом *Ceratomyxa* из более высокоорганизованного подотряда Eurysporina. Содержит только 1 вид.

2. Подотряд Bipolarina Tripathi, 1949; emend. Schulman, 1959

Споры более усовершенствованные, с менее грубыми, чем у Sphaeromyxidae, створками, с относительно тонкими полярными нитями, скрученными вокруг своей оси и поэтому образующими спирально свернутые петли, которые лежат под определенным углом к продольной оси полярных капсул.

Споры преимущественно радиально симметричны, или несколько уклоняются в сторону двубоковой или винтовой симметрии, или, наконец, совсем диссимметричные. Обычно веретеновидные или эллипсоидные, реже сферические или пирамидальные. Полярные капсулы открываются на противоположных полюсах споры и лежат обычно (и первично) одновременно в плоскости шва и в плоскости, перпендикулярной ей. У 3 видов (род *Coccomyxa*) имеет место редукция 1 полярной капсулы. Преимущественно паразиты полостей желчного и мочевого пузырей, реже мочеточников и мочевых канальцев. В этом случае вегетативные формы, живущие в желчном и мочевом пузырях, имеют вид плазмодиев, которые у отдельных видов рода *Myxidium* могут достигать очень крупных размеров. Немногие виды из рода *Myxidium* приспособились к паразитированию в тканях, где их вегетативные формы имеют вид цист. Паразиты морских и пресноводных рыб. Включает 6 семейств.

1. Сем. Myxidiidae Thélohan, 1892

Споры веретеновидной (реже эллипсоидной) формы, иногда сильно изогнутые. Полярные капсулы располагаются на противоположных полюсах споры; открываются на полюсах споры или на некотором расстоянии от них. Амебоидный зародыш обычно расположен между полярными капсулами. Лишь у незначительного числа видов, у которых задние, расширенные полюса полярных капсул сближены, амебоидный зародыш сдвинут в сторону. Имеются формы с 1 полярной капсулой. Йодофильная вакуоль отсутствует. Вегетативные формы – плазмодии, иногда очень крупные, видимые невооруженным глазом. У небольшого числа видов они имеют вид цист. Паразиты желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев морских и пресноводных рыб (костистых и хрящевых), амфибий и водных рептилий. Небольшое число видов приспособилось к паразитизму в тканях. Содержит 3 рода.

1. Род *Myxidium* Bütschli, 1882

Споры веретеновидной или близкой к ней формы, иногда изогнуты. Полярные капсулы, расположенные на разных полюсах споры, открываются строго на ее концах. Амебоидный зародыш расположен между полярными капсулами и только в редких случаях, когда полярные капсулы сильно сближены, располагается сбоку от них. Вегетативные формы в подавляющем большинстве – плазмодии, изредка очень крупные, видимые невооруженным глазом. У небольшого числа видов – цисты. Паразиты желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев костистых (реже хрящевых) морских и пресноводных рыб, а также амфибий и водных рептилий. Небольшое число видов паразитирует в тканях пресноводных костистых рыб.

2. Род *Coccomyxa* Léger et Héssé, 1907

Споры вытянутые, эллипсоидные, с 1 грушевидной полярной капсулой, расположенной и открывающейся на одном из полюсов. Шовная линия

изогнутая. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб.

3. Род *Zschokkella* Auerbach, 1910

Споры эллипсоидной формы, в большей или меньшей степени вытянутые, обычно слегка изогнутые. Шовная линия изогнутая. Форма полярных капсул близка к сферической; они расположены на разных концах споры, но открываются на некотором расстоянии от полюсов, вблизи от шовной линии. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты желчного и мочевого пузырей морских и пресноводных костистых рыб.

2. Сем. Neomyxobolidae Schulman, 1962

Споры, близкие к овальной форме, с 2 почти сферическими полярными капсулами, расположенными на разных концах споры; открываются на некотором расстоянии от ее полюсов. Шовная линия прямая. Амебоидный зародыш с йодофильной вакуолью. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев пресноводных костистых рыб. Содержит 1 род.

1. Род *Neomyxobolus* Chen et Hsien, 1960

Сохраняет признаки семейства.

3. 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 прибижающейся к ней формы расположены на противоположных концах споры или несколько сближены и раскрываются вблизи от шовной линии. Вегетативные формы в виде мелких плазмодиев, видимых только под микроскопом. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников или мочевых канальцев морских костистых рыб, заметно реже – желчного пузыря. Содержит 2 рода.

1. Род *Sinuolinea* Davis, 1917

Споры с извилистой шовной линией. Сферические полярные капсулы открываются на противоположных полюсах споры или на значительном расстоянии друг от друга. Паразиты мочевого пузыря морских костистых рыб.

2. Род *Davisia* Laird, 1953

Споры сферические, с прямой или изогнутой шовной линией и латеральными отростками на каждой створке. Шаровидные полярные капсулы несколько сдвинуты в одну половину полости споры, хотя и открываются в разные стороны вблизи от шовной линии. Паразиты мочевого пузыря морских костистых рыб.

4. Сем. Ortholineidae Lom et Noble, 1984

Споры шаровидной или близкой к ней формы, слегка сплюснутые в направлении, перпендикулярном плоскости шва, с прямой шовной линией. Створки лишены латеральных отростков или имеют их. Сферические или грушевидные полярные капсулы несколько сдвинуты к переднему полюсу, расположены в плоскости шва; открываются на некотором расстоянии друг от друга и в большинстве случаев в разные стороны. Вегетативные формы – плазмодии.

Паразиты мочевого пузыря, мочеточников, мочевых канальцев морских костистых рыб. Включает 2 рода.

1. Род *Ortholinea* Schulman, 1962

Споры с гладкими или исчерченными створками, лишенные выростов. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников, мочевых канальцев морских костистых рыб.

2. Род *Paraortholinea* Kovaljova gen. nov.

Споры имеют створки, снабженные латеральными выростами. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты мочеточников, мочевых канальцев и, вероятно, мочевого пузыря. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты морских костистых рыб. Единственный вид – *P. alata* (Kent, Moser, 1990). На филогенетической схеме (рис. 240) этот род обозначен как „новый род".

5. Сем. Myxoproteidae Meglitsch, 1960

Споры пирамидальной или приближающейся к ней формы, с расширенным и в той или иной степени уплощенным передним полюсом. Даже у зрелых спор стенки створок и полярных капсул утолщены, и в них могут сохраняться капсулогенные или вальвогенные ядра или их остатки. Шовная линия прямая или изогнутая. Створки гладкие, или на них могут возникать дополнительные образования в виде килей, нитей, мембран, отростков, зубчиков. Относительно крупные шаровидные полярные капсулы лежат вне плоскости шва и открываются в определенном отдалении от шовной линии в противоположные стороны. Йодофильная вакуоль отсутствует. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты мочевого, реже желчного пузырей морских костистых рыб. Содержит 5 родов.

1. Род *Myxoproteus* Doflein, 1898

Створки спор лишены килей и мембран. Паразиты мочевого, в редких случаях желчного пузыря морских костистых рыб.

2. Род *Schulmania* Kovaljova, Zubtschenko et Krasin, 1983

Створки снабжены килевыми продольными образованиями: вентральными, идущими вдоль вершин створок, или медиальными, идущими вдоль шва, или и теми и другими одновременно. Медиальный киль состоит из мембран, образуемых каждой створкой. Паразиты мочевого пузыря морских костистых рыб.

3. Род *Noblea* Kovaljova, 1988

Створки снабжены продольными медиальными килевидными образованиями, идущими вдоль шва, и утолщениями, расположенными на передней части створки в области полярных капсул. Эти утолщения, отдаленно напоминающие кепку, расположены своей наиболее широкой и толстой частью над крышечкой, прикрывающей проксимальный конец полярной капсулы. Шов вместе с расположенным на нем невысоким килем спирально изогнут и проходит по той части поверхности споры, которая не прикрыта утолщением. Благодаря этому полярные капсулы (при разглядывании споры со стороны наиболее широкой плоскости) открываются в разные стороны, соответственно на разных сторонах споры располагаются и утолщения. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты мочевого пузыря морских костистых рыб.

4. Род *Bipteria* Kovaljova, Zubtschenko et Krasin, 1983

К передней поверхности каждой створки прикреплены сравнительно широкие и длинные мембранные крыловидные отростки, в которых обычно располагаются вальвогенные ядра или их остатки. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты мочевого, реже желчного пузырей морских костистых рыб.

5. Род *Neobipteria* Kovaljova, Krasin et Gajevskaja, 1985

Споры кроме широких мембранных крыловидных отростков, прикрепленных к передней поверхности каждой створки, снабжены килевидным образованием, идущим вдоль шва. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты мочевого пузыря морских костистых рыб.

6. Сем. Palliatidae fam. nova

Споры сферической или близкой к ней формы, снабженные длинной широкой и очень тонкой мембраной в виде мантии, прикрепленной к передней поверхности каждой створки. У незрелых форм мантия закручена в 2 жгута, которые в свою очередь плотно закручиваются вокруг споры. Грушевидные или сферические полярные капсулы сдвинуты на один полюс и открываются сравнительно близко от шовной линии вне плоскости шва. Вегетативные формы – длинные нитевидные плазмодии с утолщением на дистальном конце. Эти плазмодии обычно чрезвычайно многочисленны и часто сплетаются друг с другом, образуя крупные, видимые невооруженным глазом клубки. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит единственный род.

1. Род *Palliatus* Schulman, Kovaljova et Dubina, 1979

Сохраняет все признаки семейства.

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

Споры разнообразной формы, с полярными капсулами, лежащими в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, изредка с небольшими отступлениями. 2 или 4 (реже 1) полярные капсулы открываются обычно на одном полюсе споры, заметно

реже на противоположных полюсах. У 4-капсульных спор 1 пара спор может располагаться и в плоскости шва. Вегетативные формы – плазмодии, очень редко крупные, видимые невооруженным глазом. У небольшого числа видов вегетативные формы имеют форму цист. Паразиты желчного и мочевого пузырей, 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 2 вида паразитируют в трематодах морских костистых рыб. Содержит 6 семейств.

1. Сем. Ceratomyxidae Doflein, 1899

Споры заметно более широкие в плоскости, перпендикулярной шву, чем в плоскости шва. 2 округлые или грушевидные полярные капсулы лежат в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, обычно открываются на одном полюсе споры рядом друг с другом, иногда на некотором расстоянии друг от друга, а в отдельных случаях на противоположных концах споры. Вегетативные формы – небольшие плазмодии, обычно с малым числом спор. Паразиты желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев морских и пресноводных костистых и отчасти хрящевых рыб, реже – у миксин, амфибий и водных рептилий. Только 1 вид паразитирует в тканях. Содержит 2 рода.

1. Род *Leptotheca* Thélohan, 1895

Споры овальной или бобовидной формы, с толщиной, менее чем в 2 раза превышающей длину. Створки споры с несколько оттянутыми закругленными вершинами. Круглые или грушевидные полярные капсулы лежат в плоскости, перпендикулярной шву, и открываются на одном полюсе споры в непосредственной близости или на некотором расстоянии друг от друга. Вегетативные формы – небольшие плазмодии с малым числом спор (обычно 2). Паразиты желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев морских, значительно реже – пресноводных костистых рыб. Небольшое число видов встречается у миксин, хрящевых рыб и амфибий.

2. Род *Ceratomyxa* Thélohan, 1892

Споры сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном шву, благодаря чему их толщина более чем в 2 раза превышает длину. Створки имеют вид 2 полых конусов, соединенных своими основаниями, или несколько отступают от этой формы. Их суженные вершины либо закруглены, либо заострены и в некоторых случаях заканчиваются отростками или длинными нитями. Створки часто изогнуты назад, благодаря чему споры приобретают форму полумесяца. Сферические, реже грушевидные полярные капсулы обычно открываются на одном полюсе споры в непосредственной близости или на некотором расстоянии друг от друга, в отдельных случаях – на разных полюсах споры. Амебоидный зародыш и полярные капсулы не заполняют всей полости споры. Вегетативные формы – небольшие плазмодии с малым числом спор (обычно 2). Паразиты желчного пузыря, реже мочевого пузыря и мочеточников морских костистых и хрящевых рыб. Единичные виды у миксин и амфибий. Лишь 2 вида паразитируют в тканях пресноводных рыб.

2. Сем. Parvicapsulidae Schulman, 1953

Споры неправильной формы, удлиненные в продольном направлении, с тонкостенными асимметричными створками, одна из которых обычно имеет отросток. Шовная линия обычно извилистая. 2 или 4 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. Только 1 вид (по-видимому, исходный – *Parvicapsula lobata*) имеет споры, у которых толщина превышает длину, шовная линия прямая, а полярные капсулы относительно большие – 3.5 мкм. Вегетативные формы – небольшие, неправильной формы, иногда ветвистые плазмодии. Паразиты преимущественно мочевого, реже желчного пузырей морских костистых рыб. Содержит 2 рода.

1. Род *Parvicapsula* Schulman, 1953

Споры асимметричные, вытянутые в направлении шва. Только 1 вид имеет ширину больше длины. 2 полярные капсулы грушевидной или шаровидной формы расположены на переднем полюсе. Паразиты мочевого пузыря (реже желчного) морских (реже – проходных) костистых рыб.

2. Род *Neoparvicapsula* Gayevskaya, Kovaljova et Schulman, 1982

Все споры вытянутые в продольном направлении, асимметричные, с изогнутой шовной линией. 4 полярные капсулы расположены на переднем полюсе в сохранившихся капсулогенных клетках. Паразиты мочевого пузыря морских костистых рыб.

3. Сем. Sphaerosporidae Davis, 1917

Споры сферической или близкой к ней формы. 2 или 4 полярные капсулы расположены на одном полюсе споры, в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. При наличии 4 полярных капсул 1 пара может располагаться и в плоскости шва. Вегетативные формы большей частью в виде плазмодиев (в подавляющем большинстве не видимых невооруженным глазом), реже в виде цист. Паразиты желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев морских и пресноводных костистых рыб, морских хрящевых рыб, миног и амфибий. Несколько видов паразитируют в тканях пресноводных костистых рыб. Содержит 5 родов.

1. Род *Sphaerospora* Thélohan, 1892

Споры сферической или близкой к ней формы, 2 полярные капсулы расположены на одном полюсе в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Шовный валик слабо выражен или выступает в виде киля. На заднем полюсе спор иногда имеются зубчики или нитевидные отростки. Вегетативные формы большей частью в виде небольших плазмодиев с варьирующим числом продуцируемых спор, реже в виде цист. Паразиты желчного и мочевого пузырей, мочеточников, мочевых канальцев, реже тканей морских и пресноводных костистых рыб и миног.

2. Род *Globospora* Lom, Noble et Laird, 1975

Споры сферические, с неравными створками, соединенными прямым швом. Единственная грушевидная полярная капсула открывается на некотором расстоянии от шва. Вегетативные стадии – плазмодии. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит 1 вид.

3. Род *Wardia* Kudo, 1919

Споры сплющены в направлении плоскости шва, благодаря чему они приобретают овальную форму при рассматривании 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. Вегетативные формы – цисты. Паразиты тканей пресноводных костистых рыб.

4. Род *Chloromyxum* Mingazzini, 1890

Споры сферические или близкой к ней формы, с 4 полярными капсулами, расположенными на одном полюсе. Сферические или грушевидные полярные капсулы могут располагаться двояким образом: одна пара в плоскости шва, а другая в перпендикулярной ей плоскости, или обе пары в плоскостях, перпендикулярных плоскости шва. Иногда на заднем полюсе споры имеются нитевидные отростки. Вегетативные формы – различной величины плазмодии (лишь в одном случае видимые невооруженным глазом) с различным количеством спор, реже цисты. Паразиты желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев, реже тканей морских и пресноводных костистых рыб, морских хрящевых рыб, а также амфибий.

5. Род *Caudomyxum* Bauer, 1948

Шаровидные споры с 4 полярными капсулами на переднем полюсе и с 1 или 2 хвостовыми отростками на заднем. Вегетативные формы – плазмодии или цисты. Паразиты тканей пресноводных костистых рыб и желчного пузыря амфибий.

4. Сем. Alatasporidae Schulman, Kovaljova et Dubina, 1979

Небольшие споры, сильно уплощенные в плоскости шва, треугольные при рассматривании 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 полюсу, недалеко от шва. Амебоидный зародыш занимает заднюю часть полости споры и лишен йодофильной вакуоли. Вегетативные формы – различные плазмодии. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб. Содержит 2 рода.

1. Род *Alataspora* Schulman, Kovaljova et Dubina, 1979

Крыловидные отростки на вершинах створок одинарные.

2. Род Pseudalatospora Kovaljova et Gayevskaya, 1983

Двойные крыловидные отростки на вершинах створок соединены по переднему краю и раздвоены на заднем конце. Благодаря этому отдаленно напоминают парашют.

5. Сем. Fabesporidae Lom et Noble, 1984

Эллипсоидные споры вытянуты в направлении, перпендикулярном плоскости шва. Полярные капсулы открываются на вершинах створок. Амебоидный зародыш лежит между полярными капсулами. Вегетативные формы – мелкие плазмодии. Паразиты желчного пузыря морских костистых рыб, 2 вида паразитируют в трематодах из морских рыб. Содержит 1 род.

1. Род *Fabespora* Najdenova et Zaika, 1969

Сохраняет все признаки семейства.

6. Сем. Myxobilatidae 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 амебоидном зародыше имеется йодофильная вакуоль. Вегетативные стадии – плазмодии, реже цисты. Паразиты мочевых пузырей, мочеточников, мочевых канальцев, реже различных тканей органов пресноводных, солоноватоводных, реже морских костистых рыб. Содержит 2 рода.

1. Род *Podospora* Chen et Hsieh, 1984

Споры округлой или шлемовидной формы, с хорошо выраженным прямым шовным валиком. 2 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.

2. Род *Myxobilatus* Davis, 1944

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. Вегетативные стадии – плазмодии с варьирующим количеством образующихся в них спор. Паразиты мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев

(изредка желчного пузыря) пресноводных и солоноватоводных, реже морских костистых рыб.

4. 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 представителя 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 друг 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 – *Hofferellus* паразитируют в желчном пузыре и мочевых канальцах. Включает 2 семейства.

1. Сем. Myxobolidae Thélohan, 1892

Споры округлой, овальной, грушевидной или веретеновидной формы, с 2, 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. Амебоидный зародыш имеет йодофильную вакуоль. Вегетативные формы у подавляющего большинства – многоядерные и многоспоровые цисты, реже плазмодии. Преимущественно тканевые паразиты пресноводных костистых рыб. Содержит 11 родов.

1. Род *Hoferellus* Berg, 1898

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 2 грушевидные полярные капсулы. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев пресноводных костистых рыб.

2. Род *Myxobolus* Bütschli, 1882

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

3. Род *Spirosuturia* Chen et Hsieh, 1984

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. Вегетативные формы – плазмодии или цисты. Паразиты полости мочевого пузыря или тканей пресноводных костистых рыб.

4. Род *Unicauda* Davis, 1944

Споры овальные, с 1 отростком, отходящим от шовного валика и построенным из иного, чем створки, материала. На переднем полюсе 2 грушевидные полярные капсулы. Вегетативные формы – цисты. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб.

5. Род *Dicauda* Hoffman et Walker, 1978

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. Вегетативные формы – цисты. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб.

6. Род *Neohenneguya* Tripathi, 1952

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. Вегетативные формы – многоспоровые цисты. Паразиты тканей пресноводных костистых рыб.

7. Род *Henneguya* Thélohan, 1892

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. Вегетативные формы – многоспоровые цисты. Паразиты тканей пресноводных костистых рыб. В морских рыбах встречается лишь несколько видов.

8. Род *Phlogospora* Qadri, 1962

Споры веретеновидной формы, с 2 хвостовыми отростками и 1 грушевидной полярной капсулой, открывающейся на переднем полюсе. Вегетативные формы – многоспоровые цисты. Тканевой паразит пресноводных костистых рыб.

9. Род *Tetrauronema* Wu, Wang et Jang, 1988

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. Вегетативные формы – цисты. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб.

10. Род *Trigonosporous* Hoshina, 1952

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. Вегетативные формы – цисты. Тканевые паразиты пресноводных и солоноватоводных костистых рыб.

11. Род *Thelohanellus* Kudo, 1933

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. Вегетативные формы в виде многоспоровых цист. Паразиты тканей пресноводных костистых рыб.

2. 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. Вегетативные формы – многоспоровые цисты, лишь у единичных видов – плазмодии. Тканевые паразиты пресноводных костистых рыб. Небольшое количество паразитирует в морских рыбах. Включает 2 рода.

1. Род *Myxosoma* Thélohan, 1882

Споры округлой, овальной, яйцевидной или грушевидной формы, лишенные хвостовых отростков. Вегетативные формы – многоспоровые цисты, лишь у единичных видов – плазмодии. Паразиты пресноводных костистых рыб; единичные виды паразитируют в морских рыбах.

2. Род *Agarella* Dunkerley, 1915

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

2. 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. Все капсулы расположены на переднем полюсе споры. Споры радиально симметричные. Вегетативные формы – плазмодии. 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.[10] Включает 4 семейства.

1. 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.

1. Род *Trilospora* Noble, 1939

Споры с 3 полярными капсулами. Внутриклеточные или тканевые паразиты, реже паразиты желчного пузыря.

2. Род *Unicapsula* Davis, 1924

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.

2. Сем. Kudoidae 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. Вегетативные формы – плазмодии. Паразиты мышечных волокон, реже клеток других тканей рыб, единично – желчного и мочевого пузырей. Содержит только 1 род.

1. Род *Kudoa* Meglitsch, 1947

Сохраняет все признаки семейства.

3. Сем. Pentacapsulidae Najdenova et Zaika, 1970

Споры 5-створчатые, снабженные 5 полярными капсулами. Вегетативные формы в виде плазмодиев, вначале паразитирующих в мышечных волокнах, а затем располагающихся в соединительно-тканных капсулах хозяина. Паразиты мышц, реже – других органов. Содержит только 1 монотипический род.

1. Род *Pentacapsula* Najdenova et Zaika, 1970

Сохраняет все признаки семейства.

[10] В этом случае паразиты или окружаются соединительно-тканной капсулой хозяина, благодаря чему образуется псевдоциста, либо продолжают лизис.

4. Сем. Hexacapsulidae Schulman, 1959

Споры 6-створчатые, имеют 6 полярных капсул. Вегетативные формы в виде плазмодиев. Вначале паразиты мышечных волокон, вызывающие затем желеобразное перерождение тканей. Содержит только 1 монотипический род.

1. Род *Hexacapsula* Arai et Matsumoto, 1953

Сохраняет все признаки семейства.

ГЛАВА 12

ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ МИКСОСПОРИДИЙ

12.1. Пути эволюции

Эволюция миксоспоридий, как, впрочем, и всех паразитических групп животных, проходит в основном под знаком адаптации к существованию в двух альтернативных средах: в организме хозяина, т. е. в среде первого порядка, и в среде второго порядка, т. е. внешней среде, в которой живет хозяин. Этому в конечном итоге служат как морфология и физиология самих миксоспоридий, так и их экология, включая жизненный цикл. Необходимо подчеркнуть, что жизненный цикл, играющий существенную роль в адаптации миксоспоридий к хозяину, раз возникнув, в процессе эволюции не испытывал серьезных качественных изменений. Все изменения носят в основном количественный характер.

Наибольшие морфофизиологические преобразования в процессе эволюции претерпевают вегетативные формы и споры миксоспоридий, что в свою очередь существенно отражается на их экологии. При этом основными направлениями эволюционного процесса вегетативных стадий были, с одной стороны, освоение возможно большего числа видов и других систематических групп хозяев, с другой – максимальное освоение самых разнообразных экологических ниш внутри хозяина, приведшее к тому, что миксоспоридии паразитируют практически во всех его тканях и органах.

В решении как первой, так и второй задачи заметно большую роль играли и играют вегетативные формы, в то время как споры в основном обеспечивают переход амебоидного зародыша через внешнюю среду от одной особи хозяина к другой. Иными словами, вегетативные формы в большей степени определяют адаптацию миксоспоридий к среде I порядка, а споры – к среде II порядка. Как мы увидим дальше, эти процессы не протекают изолированно и независимо друг от друга, а в ряде случаев бывают тесно связаны между собой.

Исследование миксоспоридий показывает, что одной из существенных сторон их адаптации к хозяевам является увеличение возможностей попадания спор в хозяина. Это достигается двумя основными путями: приспособлением спор к парению в воде или увеличением продукции спор.

Первый связан с соответствующим изменением формы споры, приводящим или к увеличению ее поверхности, или к уменьшению плотности. Второй путь всегда связан с увеличением размеров вегетативных форм. Это также достигается двумя способами: интенсификацией пристеночного пищеварения за счет увеличения поверхности посредством образования сосочкообразных выростов или переходом к паразитированию в более питательной среде – ткани. В некоторых случаях имеет место сочетание этих двух процессов, т. е. образование сосочков и обогащение питательной среды за счет разрушений стенок инвазируемого пузыря. Анализ строения и образа жизни миксоспоридий позволяет более или менее подробно проследить ход эволюции в вышеуказанных направлениях.

Исходным местом паразитирования слизистых споровиков был желчный

Таблица 25

Локализация представителей подотряда Bipolarina

Род	Полость				Ткань						
	желчного пузыря	мочевого пузыря	мочеточников и мочевых канальцев	кишечника	боуменовых капсул	почек	жабр	брыжейки	печени	подкожная соединительная	кожа
Coccomyxa	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Zschokkella	24	6	2	–	–	–	–	–	–	–	–
Neomyxobolus	–	1	1	–	–	–	1	1	–	–	–
Myxidium	75	11	7	1	2	11	1	–	1	1	1
Palliatus	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Sinuolinea	2	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ortholinea	–	4	2	–	–	–	–	–	–	–	–
Paraortholinea	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Davisia	–	14	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myxoproteus	5	14	2	–	–	–	–	–	–	–	–
Bipteria	1	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Neobipteria	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Schulmania	–	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Noblea	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего	112	70	15	1	2	11	2	1	1	1	1
	198				19						

пузырь морских рыб. Об этом свидетельствует, во-первых, наличие только в этом органе миксоспоридий с самым примитивным строением спор (подотряд Sphaeromyxina), во-вторых, преобладание видов с наиболее примитивными вегетативными формами (*Ceratomyxa, Leptotheca* и др.), в-третьих, наибольшее разнообразие родов и, наконец, заметное преобладание (по числу видов) паразитов желчного пузыря среди полостных форм. Действительно, в желчном пузыре встречаются представители подавляющего числа родов (*Sphaeromyxa, Auerbachia, Meglitschia, Myxidium, Coccomyxa, Zschokkella, Myxobilatus, Ceratomyxa, Leptotheca, Sphaerospora, Chloromyxum, Caudomyxum, Myxoproteus, Palliatus, Alatospora, Pseudalatospora, Parvicapsula, Fabespora*) подотрядов Bipolarina и Eurysporina (табл. 25, 26). Сюда входят все наиболее богатые видами роды этих подотрядов. Даже среди групп, почти целиком приспособившихся к паразитированию в тканях, встречаются отдельные виды, живущие в желчном пузыре: в подотряде Platysporina – *Hoferellus schulmani* (табл. 27), в отряде Multivalvulida – *Trilospora californica* и др. Ниже приводится распределение по органам и тканям представителей подотрядов Sphaeromyxina, Bipolarina и Eurysporina (табл. 28). В таблице четко прослеживается паразитирование в желчном пузыре 350 видов, в то время как на долю мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев приходится только 169 видов. Еще меньшее число видов обнаружено в тканях (39), причем в сравнительно большом числе миксоспоридии представлены лишь в почках и жабрах.

Таблица 26

Локализация представителей подотряда Eurysporina

Род	Полость				Ткань								
	желчного пузыря	мочевого пузыря	мочеточников и мочевых канальцев	кишечника	боуменовых капсул	почек	жабр	мышц	кожа	ушной капсулы	соединительная ткань яичника	других органов
Globospora	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Leptotheca	35	6	3	–	–	–	–	–	1	–	–	–
Ceratomyxa	101	5	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Parvicapsula	–	6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Neoparvicapsula	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Sphaerospora	4	10	19	–	–	4	5	1	–	1	–	–
Chloromyxum	58	6	2	–	1	1	1	–	–	–	–	–
Caudomyxum	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
Wardia	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	1	–
Fabespora	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Alatospora	8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Pseudalatospora	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myxobilatus	–	15	7	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Podospora	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1	1
Всего	210	50	33	1	1	7	7	1	1	1	2	1
	294				21							

Таблица 27

Локализация представителей подотряда Platysporina

Род	Полость			Ткани разных органов
	желчного пузыря	мочевого пузыря	мочевых канальцев	
Hoferellus	1	1	2	–
Myxobolus	–	–	–	261
Spirosuturia	–	1	–	1
Dicauda	–	–	–	1
Unicauda	–	–	–	3
Trigonosporous	–	–	–	1
Tetrauronema	–	–	–	1
Henneguya	–	–	–	103
Phlogospora	–	–	–	1
Neohenneguya	–	–	–	1
Thelochanellus	–	–	–	22
Myxosoma	–	–	–	74
Agarella	–	–	–	1
Всего	1	2	2	470
	5			

Таблица 28

Распределение по органам представителей подотрядов Sphaeromyxina, Bipolarina и Eurysporina

Место паразитирования	Количество видов
Полость	
Желчный пузырь	350
Мочевой пузырь	120
Мочеточники и мочевые канальцы	47
Кишечник	2
Всего	519
Ткань	
Боуменовы капсулы	3
Почки	18
Жабры	9
Мышцы	1
Брыжейка	1
Печень	1
Подкожная соединительная ткань	1
Кожа	2
Соединительная ткань яичника	2
Ткани других органов	1
Всего	39

Естественно предположить, что исходными видами были миксоспоридии, обладающие наиболее примитивными спорами и наиболее просто устроенными вегетативными формами. Такие виды в настоящее время не существуют. Учитывая, что заметное усложнение вегетативных форм происходит иногда в пределах одного рода, можно с уверенностью утверждать, что споры – более стабильные образования. Поэтому мы вправе предположить, что наиболее примитивные миксоспоридии имели споры, близкие по строению к спорам *Sphaeromyxa,* – с грубыми створками и толстыми стрекательными нитями в капсулах, расположенных на противоположных полюсах спор. Вегетативные формы этих миксоспоридий соответствовали 3- или 4-ядерным плазмодиям, встречающимся в настоящее время у *Ceratomyxa, Leptotheca* и других родов с примитивными плазмодиями.

С самого начала среди миксоспоридий желчного пузыря наметилось два основных направления эволюции. Одна группа пошла по пути интенсификации пристеночного пищеварения. Их вегетативные формы стали многоядерными и достигли крупных размеров, часто видимых даже невооруженным глазом. Поверхность их покрыта многочисленными сосочкообразными выростами. Внутри этих вегетативных форм образуется огромное количество спор. Это обстоятельство, а также то, что споры имеют веретеновидную, в общем выгодную для парения форму, делает излишним дальнейшее совершенствование спор. Таким путем возникли *Sphaeromyxa* с крупными вегетативными формами и наиболее примитивными спорами и другие представители подотряда Sphaeromyxina – *Auerbachia* и *Meglitschia.* По-видимому, эта ветвь оказалась хорошо адаптированной к существованию в желчном пузыре. Поэтому она, с одной стороны, сохранилась до настоящего времени, с другой – не вышла за пределы желчного пузыря.

Все остальные миксоспоридии в той или иной степени пошли по линии совершенствования спор. Прежде всего у всех без исключения родов происходит совершенствование полярных капсул за счет заострения их дистального конца, утончения и удлинения полярной нити и закручивания ее вокруг своей оси. Это, по-видимому, способствовало фиксации спор в участке кишечника, наиболее благоприятном для выхода амебоидного зародыша из споры.

Далее, у разных родов в различной степени происходит изменение формы створок, что является средством для повышения способности спор к парению, в свою очередь увеличивающее возможность попадания их в хозяина. Это, однако, не исключает возможности развития отдельных представителей различных родов по пути увеличения размеров плазмодиев и соответствующего увеличения продукции спор. Такая тенденция наблюдается у некоторых представителей рода *Myxidium* (*M. perniciosum, M. gasterostei* и др.) и у единичных представителей родов *Chloromyxum* (*Ch. trijugum*) и *Sinuolinea* (*S. dimorpha*). Следует, однако, отметить, что эта тенденция проявляется почти исключительно у видов с еще мало специализированными спорами, сравнительно близко стоящими к роду *Sphaeromyxa,* а именно у рода *Myxidium.* Чем дальше миксоспоридии отстоят по строению своих спор от этого рода, тем реже проявляется такое направление эволюции. Пока среди других родов мы можем назвать только 2 упомянутых выше вида. У большинства же полостных миксоспоридий с более специализированными в отношении парения спорами не происходит сильного увеличения вегетативных форм и количества спор, а у наиболее специализированных – *Ceratomyxa, Leptotheca* и др. – вегетативные формы остаются самыми примитивными, т. е. 3-, 4- и 2–1-споровыми (1–2 споры). Более подробно эволюция вегетативных форм и спор будет изложена ниже. Здесь мы рассматриваем только основные ее направления.

Как уже отмечалось, в желчном пузыре встречаются представители почти всех родов полостных миксоспоридий, а также представители крупных таксонов, паразитирующих преимущественно в тканях (отряд Multivalvulida и подотряд

Platysporina). Это неоспоримо свидетельствует в пользу того, что почти все основные группы миксоспоридий возникли в желчном пузыре и что значительный этап эволюции этого класса проходил в данном органе. Однако мы знаем, что локализация миксоспоридий далеко не ограничилась желчным пузырем и связанными с ним желчными протоками. Как известно, полостные миксоспоридии встречаются также и в мочевом пузыре, мочеточниках и мочевых канальцах.

Как же произошло освоение слизистыми споровиками этих органов? Ответ на этот вопрос может дать сравнительный анализ жизненных циклов паразитов желчного и мочевого пузырей. Амебоидный зародыш миксоспоридий желчного пузыря непосредственно проникает из кишечника к месту паразитирования через желчный проток. Паразиты мочевого пузыря проделывают более сложный путь: их амебоидный зародыш, выйдя в кишечнике из спор, проникает через эпителий последнего в кровяное русло и с током крови достигает места паразитирования.

Трудно представить, каким образом произошло внедрение амебоидного зародыша в кровяное русло. На это, возможно, проливают свет наблюдения Ауербаха (Auerbach, 1910a, 1910c) над жизненными циклами некоторых миксоспоридий. По его данным, амебоидные зародыши паразитов желчного пузыря, прежде чем перейти к паразитированию в данном органе, внедряются на некоторое время в эпителий желчного пузыря и желчных протоков. Пока мы воздержимся от объяснения биологического значения этого явления, однако независимо от роли, которую оно играет, можно себе представить выход амебоидного зародыша из эпителия не в полость пузыря, а в противоположную сторону, т. е. в кровяное русло. Это создает возможность для попадания паразита в любой орган хозяина.

Однако в первую очередь миксоспоридии, покинувшие желчный пузырь, могли освоить только мочевой пузырь. Уже Догель (1951, с. 527) обратил внимание на то, что „протофауна полости желчного пузыря, несмотря на генетическую и топографическую связь его с пищеварительным каналом, ближе всего напоминает таковую мочевого пузыря". По его мнению, „причины этому следует искать в сходстве гистологического строения и содержимого (в обоих случаях чистая от механических примесей жидкая среда) обоих указанных органов". По-видимому, анатомическое сходство данных органов, представляющих собой эпителиальные мешки, заполненные жидкостью, способствует сравнительно легкому переходу миксоспоридий от паразитирования в желчном пузыре к паразитированию в мочевом.

У миксоспоридий, приспособившихся к жизни в мочевом пузыре, также появилась возможность эволюции в двух вышеуказанных направлениях: увеличение размеров вегетативных форм путем интенсификации пристеночного пищеварения и приспособление спор к парению.

Однако здесь с самого начала наметились некоторые особенности. Прежде всего роды с самыми примитивными спорами (*Sphaeromyxa, Auerbachia, Meglitschia* и *Coccomyxa*) вообще не попали в мочевой пузырь. Не попали в мочевой пузырь также *Palliatus, Fabespora, Alatospora* и *Pseudalatospora.* Более существенно то обстоятельство, что путь увеличения вегетативных форм оказался в мочевом пузыре сравнительно мало перспективным. Мы можем пока назвать только 2 вида с крупными вегетативными формами: *Myxidium lieberkuehni* и *Sphaerospora polymorpha.* Подобное явление биологически оправдано, так как питательность содержимого мочевого пузыря у рыб значительно ниже таковой желчи. Это делает эволюцию миксоспоридий мочевого пузыря в сторону увеличения размеров вегетативных форм малоперспективной и, по-видимому, вообще служит причиной сравнительно

небольшого богатства фауны миксоспоридий этого органа.[1] Интересно отметить, что увеличение размеров вегетативных форм у *M. lieberkuehni* идет параллельно с адаптацией к частичному разрушению стенок мочевого пузыря, что ведет к повышению питательности его содержимого. Возможно, по этому пути – обогащения содержимого мочевого пузыря за счет растворения межклеточных мукополисахаридов – пошли и другие паразиты мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев. Это могло облегчить им в дальнейшем переход к тканевому паразитизму.

Несколько более перспективным направлением эволюции миксоспоридий, паразитирующих в мочевом пузыре и мочеточниках, оказалось приспособление спор к парению в воде. По этому пути пошло подавляющее большинство паразитов. Однако здесь по каким-то пока еще не выясненным причинам наибольшее распространение получили виды, споры которых приспособлялись к парению путем уменьшения размеров и связанного с этим увеличения поверхности. Возможно, это связано с меньшими размерами мочевого пузыря и особенно мочеточников и мочевых канальцев. Целая ветвь – Bipolarina с округлыми спорами (роды *Ortholinea, Sinuolinea, Davisia*), а также большинство представителей сем. Myxoproteidae (*Myxoproteus, Schulmania, Noblea, Bipteria, Neobipteria*) пошли по пути освоения мочевого пузыря, мочеточников, отчасти мочевых канальцев. Однако уже в роде *Sinuolinea* имеются 3 вида, живущих в желчном пузыре. В роде *Myxoproteus* 4 вида приурочены к желчному пузырю. По одному такому виду имеется в родах *Bipteria* и *Neobipteria*. Эти находки свидетельствуют о том, что и в указанных группах Bipolarina исходным местом паразитирования был желчный пузырь.

Среди представителей подотряда Eurysporina преимущественно в мочевом пузыре встречаются миксоспоридии семейств Myxobilatidae и Parvicapsulidae. Однако и среди них по 1 виду найдено в желчном пузыре. Чаще, чем в желчном пузыре, встречаются в мочевом пузыре, мочеточниках и мочевых канальцах представители рода *Sphaerospora* (29 против 4). Относительно часто паразитируют здесь представители родов *Leptotheca* и *Chloromyxum* (соответственно 9 и 8 видов). В общем если провести в пределах подотрядов Bipolarina и Eurysporina сравнение между видами с округлыми или продольно вытянутыми спорами, с одной стороны, и расширенными в поперечном направлении – с другой, то окажется, что у первых в мочевом пузыре паразитирует 68 видов с округленными спорами и 14 с расширенными типа *Davisia*, а у вторых 82 вида с более или менее округленными (или продольно вытянутыми) спорами и только 6 с расширенными спорами типа *Ceratomyxa*. Интересно отметить, что именно среди паразитов мочевого пузыря и мочеточников встречается наибольшее количество форм, споры которых снабжены хвостовыми отростками или нитями. То же можно сказать о спорах, снабженных килями и мембранами. Следует при этом заметить, что, несмотря на преобладание второго направления в эволюции миксоспоридий мочевого пузыря, приспособление к парению все же не дало такого пышного расцвета фауны, как это наблюдается в желчном пузыре. Даже роды, характерные только для мочевого пузыря, содержат сравнительно небольшое число видов. Преобладание паразитов мочевого пузыря над таковыми желчного в некоторых родах обычно незначительно. Это и является причиной относительной бедности миксоспоридий данного органа. Следовательно,

[1] Не исключено, что увеличению размеров вегетативных форм в мочевом пузыре рыб препятствовали и относительно малые размеры этого органа. Кроме того, крупные вегетативные формы не могут использовать в качестве места паразитирования мочеточники и мочевые канальцы.

адаптация к парению здесь оказалась относительно менее перспективной, чем в желчном пузыре. Все же именно в мочевом пузыре и связанных с ним протоках стал возможным еще один путь эволюции, обеспечивший пышный расцвет самой многочисленной среди слизистых споровиков группы – подотряда Platysporina.

Покинув желчный пузырь и проникнув в кровяное русло, миксоспоридии получили возможность сравнительно легко попадать в любой орган. Однако гораздо более сложной оказалась проблема приспособления к существованию в этих органах, и особенно в тканях. На первых порах самым доступным органом, как уже упоминалось выше, оказался мочевой пузырь (табл. 25–28).

Приспособление же к паразитированию в тканях в отряде Bivalvulida происходило путем постепенного перехода от паразитизма в мочевом пузыре к паразитированию в мочеточниках и мочевых канальцах, затем в мальпигиевых клубочках и боуменовых капсулах,[2] далее – в тканях почек и только после этого – в тканях различных органов (Шульман, 1959а, 1959б). Тенденция к такому переходу наблюдается почти в каждом роде, что хорошо видно из прилагаемых таблиц (табл. 25–28). Только представители всех родов подотряда Sphaeromyxina, а также некоторых, указанных выше родов подотрядов Bipolarina и Eurysporina не выходят за пределы желчного пузыря. Явное преобладание видов, паразитирующих в желчном пузыре, имеет место у представителей родов *Myxidium, Zschokkella, Leptotheca, Ceratomyxa, Chloromyxum*, т. е. у наиболее массовых и богатых видами родов из подотрядов Bipolarina и Eurysporina. Лишь для некоторых, более специализированных и менее богатых видами родов из этих подотрядов характерно преобладание паразитов мочевого пузыря, при этом у большинства из них локализация вегетативных форм не ограничивается желчным и мочевым пузырями.

У родов *Myxobilatus* и *Sinuolinea* при явном преобладании видов, паразитирующих в мочевом пузыре, по 2 вида встречается в мочеточниках; у *Zschokkella* 1 вид, а у *Leptotheca* 1 вид в мочеточниках и 3 вида в мочевых канальцах. У *Caudomyxum* 1 вид паразитирует уже в ткани почек. Еще дальше пошло приспособление к тканевому паразитизму у представителей других родов. У *Ceratomyxa* 1 вид найден в мочевых канальцах и 1 в эпителии мочевых канальцев почек, печени, стенок кишечника и других органов. У *Sphaerospora* 19 видов обнаружено в мочеточниках и мочевых канальцах, 4 в ткани почек, 5 на жабрах и по 1 виду в разных других органах (мышцы, ушная капсула (?), глаз, кожа, яичник). У *Chloromyxum* 2 вида обитают в мочеточниках, 4 в мочевых канальцах, 1 в мальпигиевых клубочках, 1 в почках, 1 в жабрах. Наконец, у *Myxidium* 4 вида паразитируют в мочеточниках, 7 в мочеточниках и мочевых канальцах, 2 в боуменовых капсулах, 11 в ткани почек (при этом один из них – *M. giardi* одновременно паразитирует в жабрах) и по 1 виду в жабрах, яичниках, соединительной ткани и коже.

Интересно, что *Wardia lucii*, паразитируя в основном в мальпигиевых клубочках, уже может существовать и в ткани почек, хотя одновременно не утратила способности паразитировать и в мочевых канальцах (Kudo, 1921a). Еще более яркий пример возможности смены места паразитирования являет собой паразит угря *Myxidium giardi*. Обычная его локализация – жабры и почки. Однако в ряде работ (Komourdjan et al., 1977; Hine, 1978a, 1978b, 1979; Copland, 1981) было указано на находки вегетативных форм этого паразита в печени, селезенке, стенке кишечника, коже и, что самое интересное, в полости желчного пузыря. Последний факт нельзя не рассматривать как типичный пример рекапитуляции.

Таким образом, мы как бы застаем различные роды Sphaeromyxina, Bipolarina

[2] Как мы уже указывали, именно в это время, возможно, уже начиналась адаптация к частичному использованию тканей для питания.

и Eurysporina на той или иной ступени приспособления и перехода к тканевому паразитизму. Особенно четко проявляется такая тенденция, если рассматривать суммарные данные по этим трем подотрядам. Как видно из табл. 28, 519 видов из 558, т. е. подавляющее большинство, – полостные паразиты и только 39 видов сумели приспособиться к существованию в тканях. Из них 21 вид паразитирует в почках, 9 в жабрах, 3 в мышцах, а остальные 8 в различных других органах.

Что же касается подотряда Platysporina, то почти все его виды (460 из 465) паразитируют в самых различных тканях и лишь представители рода *Hoferellus* и частично *Spirosuturia* являются полостными паразитами: 1 вид живет в желчном пузыре, 2 – в мочевом пузыре, 2 – в мочевых канальцах (табл. 27).

Этот обзор ясно показывает ход постепенного приспособления миксоспоридий к паразитированию в тканях: по мере внедрения миксоспоридий в мочеточники и мочевые канальцы их связь с тканями хозяина становится более тесной, пока, наконец, в мальпигиевых клубочках не осуществляется переход к настоящему тканевому паразитизму. В дальнейшем происходит приспособление к паразитированию непосредственно в ткани почек, которые тем удобны для освоения, что имеют у рыб наименее плотную консистенцию и хорошо снабжаются кровью. Затем наиболее легок переход к паразитированию в жабрах и уже после этого в тканях других органов. Может показаться парадоксальной тенденция к более легкому переходу от паразитирования в почках к паразитированию в жабрах. Однако если мы проанализируем состав всей фауны паразитов жабр, с одной стороны, и органов выделения – с другой, то обнаружим при этом вполне определенные элементы сходства и взаимосвязи. Например, *Myxidium giardi* встречается обычно в почках и в жабрах. Моногенея *Polystomum integerrimum* паразитирует на жабрах головастика и в мочевом пузыре лягушки. Близкая к роду *Dactylogyrus* моногенея из рода *Acolpenteron* при переходе к эндопаразитизму избрала местом паразитирования мочеточники. Инфузории из рода *Trichodina* при переходе к эндопаразитизму поселились в мочевом пузыре (*T. urinaria, T. polycirra* и *T. alburni* и др.) и в мочевых канальцах (*T. renicola*) и т. п. По всей вероятности, все это связано с тем, что жабры служат не только органами дыхания, но и в значительной мере органами выделения. По данным Смита (Smith, 1930, 1931, 1932, 1943, 1957), аммиак, мочевина и аминодериваты у костистых рыб в основном выделяются не через почки, а через жабры. Такое сходство функций почек и жабр, по-видимому, и является причиной, облегчающей переход ряда паразитов с одного из этих органов на другой.

Теоретически можно себе представить и другой, более короткий путь постепенного приспособления миксоспоридий к тканевому паразитизму: через желчные протоки в печень и дальше в другие ткани. Однако следов такого перехода обнаружить не удается. Некоторые полостные миксоспоридии иногда могут существовать и в желчных протоках. В тканях же печени паразитируют в основном только высокоспециализированные к тканевому паразитизму представители группы Platysporina. Возможно, что причиной этого является бóльшая плотность ткани печени и барьерная роль этого органа.

В пользу того, что постепенное приспособление к тканевому паразитизму у миксоспоридий происходило именно через почки, свидетельствует еще одно обстоятельство: тканевой паразитизм миксоспоридий имеет место почти исключительно у пресноводных рыб и почти не встречается у морских. Причина этому – принципиально различная осморегуляция у морских и пресноводных рыб.

Уже отмечалось, что пресноводные рыбы, являясь гипертониками по отношению к окружающей среде, имеют хорошо развитую гломерулярную систему, необходимую для выведения избытка воды из организма. В отличие от них морские рыбы, будучи гипотониками по отношению к внешней среде, в процессе адаптации к повышенной солености или уменьшили количество мальпигиевых клубочков,

или полностью их утратили. Если принять, что мальпигиевы клубочки являются как раз теми воротами, через которые осуществляется переход от полостного паразитизма к тканевому, то станет понятным, почему последний столь сильно распространен среди пресноводных рыб и почти не встречается у морских. Принципиально иной характер осморегуляции у морских и пресноводных рыб вызвал существенные различия в функциональной деятельности почек, а это в свою очередь отразилось на морфологии мальпигиевых клубочков: у пресноводных рыб они многочисленны и хорошо развиты, и поэтому переход миксоспоридий к тканевому паразитизму через их посредство здесь хорошо обеспечен. У морских рыб мальпигиевы клубочки слабо развиты, малочисленны или совсем отсутствуют, благодаря чему переход миксоспоридий к тканевому паразитизму здесь очень затруднен (рис. 182; раздел 6.2.2).

Те немногие тканевые паразиты, которые встречаются у морских рыб, в большинстве своем являются или эвригалинными пресноводными видами, или имеют явно пресноводное происхождение, так как относятся к пресноводным родам, достигшим высокой степени приспособления к тканевому паразитизму. Таким образом, переход от полостного паразитизма к тканевому имел место почти исключительно в пресной воде; исключение составляет только небольшой отряд Multivalvulida, речь о котором пойдет ниже (табл. 29).

Почему же тканевой паразитизм встречается почти исключительно в подотряде Platysporina и лишь изредка – в двух других подотрядах? Как уже отмечалось, в процессе приспособления к паразитированию в тканях у миксоспоридий возникает потребность в возможно большей прочности спор, необходимой для противодействия давлению тканей хозяина. Это связано с тем, что вегетативные формы в тканях хозяина обычно окружаются соединительно-тканной капсулой, давление которой испытывает на себе растущий паразит. Даже в тех случаях, когда соединительно-тканные капсулы не образуются, как например при паразитировании *Myxobolus* sp. в мышцах бычка-подкаменщика, вокруг вегетативных форм образуются особые кольцевые фибриллы (Заварзин, 1938), противодействующие дальнейшему росту паразита (см. с. 17).

При разрушении вегетативных форм тканевых миксоспоридий и выходе из них спор последние в большинстве случаев не сразу попадают во внешнюю среду, а еще некоторое, часто длительное время остаются в теле рыбы и заносятся током крови в самые разнообразные органы. И в этом случае споры могут непосредственно подвергаться давлению со стороны окружающих их тканей хозяина. Поэтому тканевой паразитизм у миксоспоридий становится возможным лишь в тех случаях, когда их споры обладают определенным запасом прочности.

В гл. 4 (раздел 4.2.3.) отмечалось, что наиболее прочными являются споры Platysporina (соответствующие форме линзы или близкие к таковой). Менее прочны споры, имеющие шаровидную или сигарообразную форму. Их прочность рассматривается только как удовлетворительная. Соответственно почти все Platysporina паразитируют в тканях. У Eurysporina и Bipolarina паразитирование в тканях имеет место только у представителей тех родов, форма спор которых соответствует сигаре (*Myxidium*) или приближается к форме шара (*Sphaerospora, Chloromyxum, Caudomyxum, Wardia*). Из спор, вытянутых в плоскости, перпендикулярной шву, в тканях паразитирует только 1 вид (*Ceratomyxa shasta*), споры которого увеличивают свою прочность за счет сильного изгибания створок назад. Этим, по нашему мнению, и объясняется преобладание тканевого паразитизма в подотряде Platysporina и слабое развитие его в подотрядах Bipolarina и Eurysporina.

Тканевой паразитизм позволяет миксоспоридиям использовать более питательную среду. Это создает условия для сильнейшего развития вегетативных форм: увеличения их размеров и колоссальной продуктивности спор, число

Таблица 29

Соотношение тканевых и полостных форм в разных отрядах и подотрядах миксоспоридий

Таксон	Полостные	Тканевые
Отряд Bivalvulida	521	502
Подотряды		
Sphaeromyxina	29	–
Bipolarina	194	19
Eurysporina	293	20
Platysporina	5	463
Отряд Multivalvulida	1	59
Всего	522	561

которых в ряде случаев достигает и даже превышает 1 млн. Такая продуктивность позволяет компенсировать очень слабую (у многих видов) приспособляемость спор к парению.

Другим фактором, способствующим мощному развитию и распространению подотряда представителей Platysporina, служит то обстоятельство, что возникновение и переход к тканевому паразитизму произошли в пресных водах, где глубина по сравнению с морскими водоемами невелика и имеется большое количество рыб, берущих пищу со дна водоема. Благодаря этому слабая приспособленность спор к парению оказывается адаптацией к определенным, но весьма многочисленным видам рыб: бентофагам и фитофагам. У подавляющего большинства представителей самого распространенного и богатого видами сем. Myxobolidae имеется хорошо выраженная адаптация к ускорению опускания спор, проявляющаяся в общем увеличении размеров спор, в увеличении размеров полярных капсул и в наличии йодофильной вакуоли. Это, однако, не исключает и возникновения приспособления к замедленному погружению спор у некоторых представителей Platysporina (*Hoferellus, Henneguya, Neohenneguya, Agarella, Myxosoma,* некоторые виды *Myxobolus*).

Изложенный выше путь перехода от полостного паразитизма к тканевому, происходивший в пресной воде, не является, однако, единственным в классе Myxosporea. Совершенно самостоятельным путем перешло к паразитированию в тканях большинство видов отряда Multivalvulida, приуроченного только к морским рыбам. Этот сравнительно молодой и малочисленный отряд произошел, по-видимому, от представителей подотряда Eurysporina, имеющих форму спор, близкую по строению к спорам *Ceratomyxa* или *Leptotheca.* В результате умножения числа створок споры приняли форму, напоминающую купол с нервюрами, что заметно увеличило их прочность. Однако не только это обусловливает приспособление Multivalvulida к тканевому паразитизму.

Сравнительно небольшие размеры спор многостворчатых миксоспоридий – не случайное явление. Лишь очень малое число видов – обитатели желчного и мочевого пузырей. Все другие виды в большинстве случаев – внутриклеточные паразиты. 2 вида (*Kudoa eleotrizi* и *K. branchiata*) паразитируют внутри клеток жаберного эпителия (Siau, 1971; Joy, 1972a), *K. cerebralis* – внутри клеток соединительно-тканной оболочки головного и спинного мозга (Paperna, Zwerner, 1974), *K. tetraspora* локализуется в клетках ткани головного мозга (Narasimhamurti, Kalavati, 1979a).

Почти все остальные виды – паразиты мышечных волокон. По-видимому, внутриклеточное паразитирование является лимитирующим фактором для размеров как спор, так и вегетативных форм. Возможно, поэтому же многостворчатые миксоспоридии отдают предпочтение более крупным полиэнергидным образованиям – мышечным волокнам. Это позволяет в некоторых случаях увеличить размеры плазмодиев, например у *K. quadratum* (Успенская, 1984). Однако необходимость массового спорообразования внутри мышечных волокон продолжает лимитировать размеры спор. У многих видов (*Unicapsula muscularis, U. plugfelderi, Kudoa quadratum* и др.) плазмодии так и остаются внутриклеточными паразитами, а плазмолемма инвазированного гипертрофированного мышечного волокна выполняет роль дополнительной оболочки. В этом случае находящиеся внутри волокна плазмодии лизируют лишь мышечные фибриллы и некоторые другие элементы клетки. Во многих случаях (*Kudoa nova, K. alliaria, K. rosenbuschi, K. clupeidae* и др.) гистолизу подвергается и плазмолемма. Вышедшие наружу плазмодии, в которых образуются споры, окружаются соединительной тканью хозяина. Возникает образование, напоминающее цисту. У некоторых видов, обладающих более сильным гидролизующим воздействием (*K. kabatai, K. lobulata* и др.),вокруг соединительно-тканной оболочки этой псевдоцисты наблюдается частичный гистолиз окружающей мышечной ткани.

Наконец, у таких видов, как *K. hystolitica, K. thyrsitis, K. cruciformis* и др., гистолизу подвергается вся мышечная ткань, в связи с чем соединительно-тканная капсула вообще не образуется. Характерно, что именно у таких видов встречаются наиболее крупные споры, ибо гистолиз мышечной ткани в какой-то степени снимает ограничение, накладываемое внутриклеточным паразитизмом.

Таким образом, у исключительно морского отряда Multivalvulida мы наблюдаем принципиально иной путь приспособления к паразитированию в тканях, осуществляемый через внутриклеточное паразитирование. В этом случае длительный путь приспособления к жизни в тканях, проходящий через гломерулярную систему, становится излишним. Именно поэтому тканевой паразитизм такого рода мог возникнуть у морских рыб со слабо развитой гломерулярной системой. С другой стороны, лизирование тканей снижает необходимость повышенной прочности спор, в связи с чем у спор видов, разжижающих ткани рыб, обычно наблюдается отступление от шаровидной формы: вершины створок вытягиваются, образуя роговидный отросток, что несколько увеличивает плавучесть споры.

Иными словами, в отряде Multivalvulida переход к паразитированию в тканях оказался в меньшей степени связанным с увеличением прочности спор.

Как видно из вышеизложенного, в желчном пузыре встречаются представители всех отрядов и подотрядов. Более того, здесь паразитирует наибольшее число родов (24 из 40). Остальные роды хотя и не встречаются в желчном пузыре, но легко могут быть выведены из близкородственных паразитов данного органа. Это дает нам право утверждать, что значительная часть эволюции миксоспоридий, приведшая к образованию большинства родов и всех подотрядов и отрядов, прошла в желчном пузыре.

Для проверки этого положения попытаемся более подробно проследить ход эволюции миксоспоридий, в процессе которого возникли большие и малые таксономические единицы (рис. 240).

Bivalvulida – отряд, заметно превосходящий Multivalvulida как по высокой численности и широте распространения, так и по числу таксонов (видов, родов, семейств) и колоссальному разнообразию форм.

Среди них встречаются представители самого примитивного подотряда Sphaeromyxina с просто устроенными спорами и грубой структурой створок и полярных

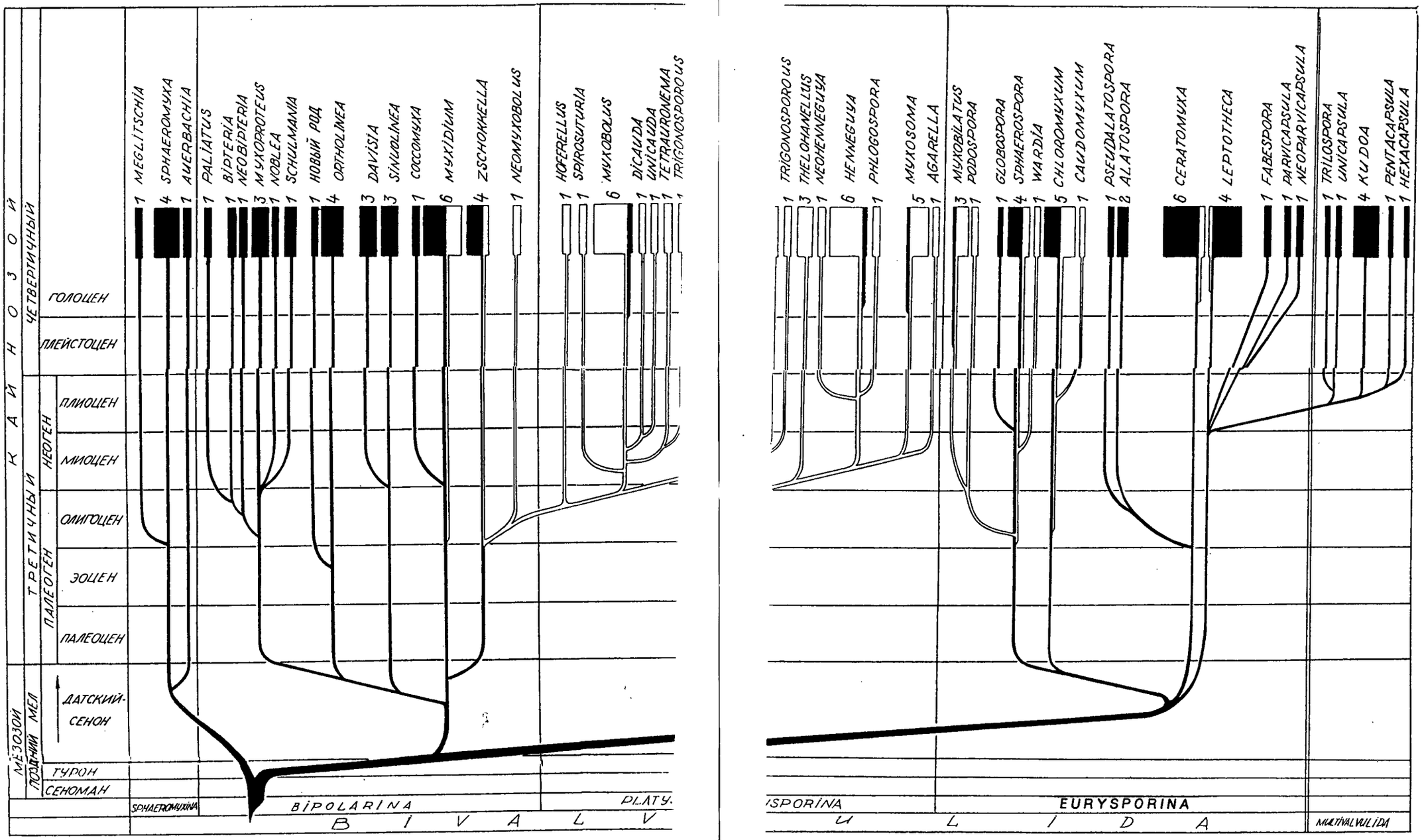


Рис. 240. Филогения миксоспоридий.

Черный цвет — морские формы, *белый* — пресноводные. *Ширина прямоугольников* приблизительно отражает число видов, самые узкие (*1*) соответствуют 1—6 видам, более широкие (*2*) — 7—10, *3* — 11—25, *4* — 26—60, *5* — 60—100; *6* — более 100 видам (пропорционально ширине).

капсул и слабо развитыми короткими и толстыми полярными нитями, паразитирующие только в желчном пузыре морских рыб.

Уже в пределах этого подотряда намечается несколько путей усовершенствования структуры спор, способствующих большой специализации к определенным условиям. У наиболее примитивного рода *Sphaeromyxa* с веретеновидными спорами происходит усовершенствование стрекательного аппарата. Намечается тенденция к утончению и удлинению полярных нитей, а также изменение формы спор не только путем сильного вытягивания споры, изгибания на полюсах и закручивания створок, но и путем отхода от веретеновидной формы.

В пределах подотряда Sphaeromyxina один род – *Meglitschia* – пошел по пути усиления способности к флотированию посредством формирования цератомиксидных форм, а другой – *Auerbachia* – по пути увеличения скорости опускания спор через редукцию одной полярной капсулы при сильном увеличении размеров другой.

Представители всех других подотрядов уже имеют настоящие стрекательные нити. Среди них подотряд Bipolarina – наиболее примитивный, о чем свидетельствует исходная радиальная симметрия спор, отсутствие далеко зашедшей специализации (к парению или к паразитированию в тканях), явное преобладание полостных форм (особенно в желчном пузыре), широкое распространение среди морских рыб и обилие видов с веретеновидными спорами, что указывает на близость к сем. Sphaeromyxidae. Веретеновидная форма спор благоприятствует парению в воде, однако в пределах подотряда наблюдается ряд изменений формы спор, направленных на усиление этого свойства. В пределах одних родов это достигается изменением формы споры: сильное вытягивание, изгибание на полюсах, спиральное закручивание створок. Такой путь характерен для *Myxidium, Zschokkella, Neomyxobolus* и *Coccomyxa.*

Иным путем шла адаптация к парению у представителей семейств Sinuolineidae и Ortholineidae. Их споры приобрели более или менее шаровидную форму при сильном уменьшении диаметра споры, что привело к увеличению относительной поверхности. Несомненно, от рода *Sinuolinea* произошел род *Davisia,* споры которого усилили свою способность к парению за счет образования специальных выростов на створках споры. Таким же путем в сем. Ortholineidae возникла *Parortholinea.*

От миксоспоридий, близких к роду *Sinuolinea,* произошло все сем. Myxoproteidae, для которого наряду с расположением шаровидных полярных капсул на противоположных полюсах спор характерна и пирамидальная форма последних. Еще одной важной особенностью представителей этого семейства является некоторое недоразвитие как створок, так и полярных капсул: и те и другие остаются толстостенными, в большинстве случаев в них сохраняются цитоплазма и ядра. Имеет место неполное развитие споры. Такая остановка на более ранних этапах онтогенеза, по-видимому, обеспечила бóльшую адаптационную пластичность. Благодаря этому от рода *Myxoproteus* произошли другие роды данного семейства: *Schulmania* с килями на створках, *Bipteria* с крыловидными мембранами, а также сходные с ними *Noblea* и *Neobipteria.* От *Bipteria* произошло монотипическое сем. Palliatidae, где эти мембраны становятся парашютообразными. Все это, как мы отмечали выше, служит для парения на определенных океанических горизонтах.

Эволюция по линии усовершенствования веретеновидной споры оказалась, по-видимому, более перспективной, поскольку в результате возник самый многочисленный в подотряде Bipolarina род *Myxidium,* представители которого не только хорошо освоили желчный и мочевой пузыри, мочеточники, мочевые канальцы, но и смогли перейти к тканевому паразитизму. От рода *Myxidium* или от близких к нему предков произошли роды *Zschokkella* и *Neomyxobolus,* у которых наметилась тенденция к сближению суженных дистальных концов полярных капсул.

Общее с *Myxidium* происхождение имеет, по всей вероятности, небольшой род *Coccomyxa,* у которого исчезла одна полярная капсула.

Почти все роды с веретеновидными спорами (за исключением родов сем. Sphaeromyxidae) объединяются нами в одно сем. Myxidiidae, поскольку каждый из них является определенной вехой на пути усовершенствования спор этого типа. Исключение составляет лишь род *Neomyxobolus,* единственное отличие которого от *Zschokkella* – наличие йодофильной вакуоли в амебоидном зародыше – заставляет нас по аналогии с другими подотрядами выделить его в самостоятельное сем. Neomyxobolidae.

Уже в пределах Bipolarina наблюдается переход от радиальной симметрии к билатеральной (*Ortholinea, Zschokkella, Neomyxobolus*), или к винтовой, или, наконец, к полному нарушению симметрии (*Sinuolinea, Davisia,* отчасти *Myxoproteus*) (см. раздел 2.2). Очень слабо развита тенденция к уменьшению количества полярных капсул и совершенно отсутствует тенденция к увеличению их числа.

Наиболее эврибионтным и приспособленным ко многим направлениям эволюции оказался род *Myxidium.* Здесь мы наблюдаем и увеличение вегетативных форм путем интенсификации пристеночного пищеварения, и хорошо выраженное приспособление спор к парению, и, наконец, переход к тканевому паразитизму, что было обусловлено удовлетворительной прочностью спор. Представители этого рода проникли и в пресные воды. По-видимому, от *Myxidium* или, вернее, от его предков, возникли направления, приведшие к образованию других подотрядов: Platysporina и Eurysporina.

Основным местом обитания Bipolarina остается желчный пузырь. Только у трех семейств из подотряда Bipolarina (Sinuolineidae, Ortholineidae, Myxoproteidae), хотя они и возникли в желчном пузыре, становление, развитие и расцвет связаны с мочевым пузырем. Это, однако, не исключает возможности перехода к жизни в данном органе и представителей других родов, о чем подробно сообщалось выше.

Путем сближения суженных дистальных концов полярных капсул и перехода их на один полюс от Bipolarina произошли Platysporina (рис. 75). Представители родов *Zschokkella* и *Neomyxobolus,* в пределах которых наблюдаются различные промежуточные этапы этого сближения, служат хорошей иллюстрацией такого процесса. Конечно, ныне существующие их виды вряд ли являются промежуточными звеньями между Bipolarina и Platysporina. Однако они свидетельствуют о возможности происхождения Platysporina от предков *Zschokkella* или *Neomyxobolus.* По-видимому, это произошло еще в пределах желчного пузыря, что подтверждается находками в данном органе *Hoferellus schulmani* – представителя самого примитивного рода подотряда Platysporina.

Судя по тому что все полостные и подавляющее большинство тканевых Platysporina встречаются в пресноводных рыбах, можно предполагать, что они возникли сравнительно поздно, после освоения миксоспоридиями пресноводных рыб. В результате перехода полярных капсул на один полюс при расположении их в плоскости шва споры получили возможность сплющиваться в направлении, перпендикулярном плоскости шва, и приобрели форму, близкую к линзе, что сильно увеличило их прочность. Это обстоятельство, а также существование в пресноводных рыбах с хорошо развитой гломерулярной системой определили основное направление эволюции Platysporina в сторону развития тканевого паразитизма.

Линзообразная форма спор, обеспечивающая бóльшую их прочность и связанную с этим возможность жизни в тканях, не ограничивает их способность к парению, так как линза имеет бóльшую поверхность, чем шар. Однако в пресной воде по сравнению с морской заметно ухудшаются условия для плавания тел, что связано с ее меньшей подъемной силой. Этот недостаток с лихвой компенсируется колоссальным количеством спор, образующихся в вегетативных формах (цистах)

благодаря переходу к тканевому паразитизму. Кроме того, приуроченность почти всех представителей Platysporina к пресным водоемам со сравнительно небольшими глубинами и большое количество рыб-бентофагов позволяют многим видам миксоспоридий приспособиться к тому, чтобы рыбы подхватывали их споры не из толщи воды, а непосредственно со дна. Более того, адаптация к быстрому опусканию становится основным направлением эволюции большинства Platysporina, чему способствует увеличение размеров спор, полярных капсул и возникновение йодофильной вакуоли. Быстрое опускание служит и адаптацией к сильным течениям в реках. Все это не исключает и вторичной адаптации отдельных видов и родов к замедленному опусканию спор, что необходимо для их попадания в рыб, берущих пищу из толщи воды.

В подотряде имеются две, казалось бы, слабо отличающиеся друг от друга ветви: семейства Myxobolidae и Myxosomatidae. Они различаются только наличием или отсутствием йодофильной вакуоли в амебоидном зародыше, играющей, однако, большую роль в жизни пресноводных миксоспоридий.

Более обширно сем. Myxobolidae, куда кроме вышеупомянутого рода *Hoferellus,* сохранившего полостной паразитизм, входит еще 6 родов. Из них центральным и самым многочисленным не только среди Platysporina, но и среди всех Myxosporea является род *Myxobolus,* насчитывающий 261 вид.

От него, вернее от его предков, возникли другие роды этого подотряда. Появление хвостовых отростков на заднем полюсе привело к образованию родов *Henneguya* и *Phlogospora,* на заднем и переднем полюсах – рода *Neohenneguya.*

В пределах Platysporina широко проявляется тенденция к редукции одной из полярных капсул. Уже в роде *Myxobolus* можно обнаружить ряд видов, у которых одна капсула короче другой. У трех видов *Myxobolus* (*M. thelohanellus, M. unicapsulata* и *M. irinae*) и у рода *Thelohanellus* уже имеется только 1 полярная капсула, хотя почти всегда наблюдается капсулогенное ядро от второй, исчезнувшей полярной капсулы (рис. 241). Эта редукция полярной капсулы идет параллельно с удлинением полярной нити в оставшейся капсуле. Сильное увеличение размеров единственной полярной капсулы утяжеляет спору и ускоряет ее опускание на дно. Интересно отметить, что процесс уменьшения длины одной из полярных капсул наблюдается и в роде *Henneguya.* Он находит свое завершение в роде *Phlogospora,* споры которого снабжены хвостовым отростком и имеют только 1 полярную капсулу.

Как адаптацию к более замедленному опусканию спор следует рассматривать редукцию йодофильной вакуоли в сем. Myxosomatidae, к которому относятся только 2 рода – *Myxosoma* и *Agarella.* При этом у монотипического рода *Agarella* споры снабжены хвостовыми отростками и имеют 4 полярные капсулы. Увеличение числа последних, по-видимому, компенсирует уменьшение размеров спор и соответственно полярных капсул.

Таким образом, и в подотряде Platysporina наряду с общим направлением эволюции в сторону утяжеления спор наблюдаются приспособления к их парению. У родов *Hoferellus, Henneguya, Neohenneguya, Phlogospora* и *Agarella,* споры которых обладают хвостовыми отростками, и у всего сем. Myxosomatidae, утратившего йодофильную вакуоль, парение имеет более специализированный характер. Однако и в пределах других родов часто наблюдается тенденция к замедлению опускания спор. В одних, сравнительно редких случаях это достигается за счет уменьшения размеров спор, в других – за счет разрастания шовного валика и (реже) образования ребрышек на створках. Определенную роль играет и мукозная оболочка на поверхности створок. Наконец, этой цели может служить сужение одного из полюсов и сильное вытягивание или сплющивание спор.

Итак, подотряд Platysporina – сильно специализированная, но широко

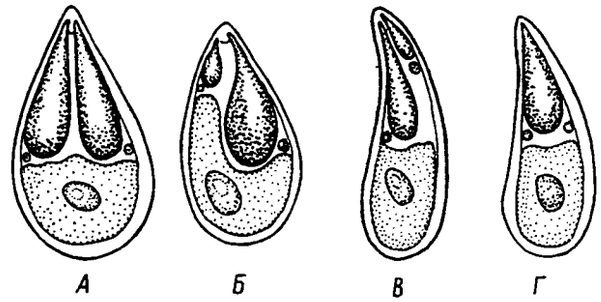


Рис. 241. Морфологический ряд, иллюстрирующий пути перехода от рода *Myxobolus* к роду *Thelohanellus.*

А – Myxobolus macrocapsularis, Б – M. anisocapsularis, В – M. toyamai, Г – Thelohanellus.

распространившаяся среди пресноводных рыб ветвь миксоспоридий. Отдельные его представители сумели даже осуществить вторичный переход на морских рыб.

Труднее себе представить происхождение от Bipolarina третьего подотряда – Eurysporina с полярными капсулами, расположенными в плоскости, перпендикулярной шву. Прежде всего непонятны причины перемещения полярных капсул в эту плоскость. По-видимому, здесь сыграло решающую роль основное направление эволюции подотряда – приспособление спор к парению. Мы уже отмечали, что одним из путей, усовершенствующих парение, является сильное вытягивание спор, при котором происходит уменьшение плотности (амебоидный зародыш и полярные капсулы не заполняют всей полости споры, и поэтому бóльшая ее часть остается пустой). Как указывалось выше, даже в пределах подотряда Bipolarina наблюдается тенденция к сближению суженных дистальных концов полярных капсул. Возможно, по такой причине не получило широкого распространения сильное вытягивание веретеновидных форм по продольной оси, что вызвало бы увеличение расстояния между капсулами, особенно между их дистальными концами. В связи с этим более перспективным при увеличении объема оказалось сильное вытягивание самих створок в плоскости, перпендикулярной шву, т. е. в поперечном направлении, при одновременном уменьшении диаметра в плоскости шва в продольном направлении. В результате происходило сближение полюсов спор. Так как при этом перемещение суженных дистальных концов полярных капсул на один полюс споры запаздывает, их проксимальные концы сближаются.[3] При дальнейшем сближении полюсов споры проксимальные концы полярной капсулы должны сместиться в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, что и является характерным для всех Eurysporina. На рис. 74, 75 (раздел 2.2.1) изображена *Ceratomyxa lunata,* форма спор которой типична для рода, а полярные капсулы открываются своими суженными дистальными концами на разных полюсах споры, так как эти дистальные концы еще не успели сместиться к одному полюсу. Ряд других видов *Ceratomyxa* могут служить иллюстрацией постепенного перемещения их на один полюс. Такой формой спор обладает большинство представителей родов *Ceratomyxa* и *Leptotheca* (сем. Ceratomyxidae), отличающихся друг от друга большей или меньшей вытянутостью спор. При этом для спор *Ceratomyxa* характерна наиболее ярко выраженная тенденция усиления способности к парению путем увеличения их размеров и развития отростков.

[3] Такого рода сближение проксимальных концов полярных капсул наблюдается у *Myxidium monstruosum* и *M. triangulum* и др. (рис. 57).

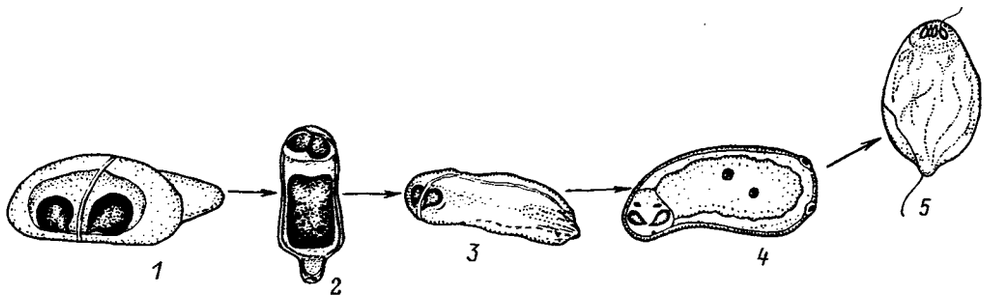


Рис. 242. Морфологический ряд, иллюстрирующий путь перехода от рода *Ceratomyxa* к роду *Parvicapsula* и *Neoparvicapsula* (рисунок А. А. Ковалевой).

1 – Ceratomyxa lobata, 2 – Parvicapsula unicornis, 3 – Parvicapsula sp., *4 – P. asimmetrica, 5 – Neoparvicapsula.*

От *Ceratomyxa* вследствие вдавливания задней поверхности обеих створок произошел род *Pseudalataspora.* Этот процесс привел к образованию на заднем полюсе споры заметных углублений, что вызвало уменьшение медиальной части споры, в которой находится ее полость, содержащая амебоидный зародыш и полярные капсулы (рис. 50,*26*). Удлиненные вершинные части створок благодаря наличию вдавления образуют двойные крыловидные отростки. Уменьшение полости споры способствовало уменьшению размеров полярных капсул. Редукция одной из стенок этих крыловидных отростков привела к образованию одинарных отростков, характерных для *Alataspora* (рис. 50,*25*): возникли споры, напоминающие крылатку клена.

От *Leptotheca* произошел, по всей вероятности, небольшой род *Fabespora.* В пользу этого предположения свидетельствуют многочисленные уродства, дающие фенокопии этого рода у *Leptotheca ovale* (см. с. 317; рис. 239).

Своеобразную ветвь представляет сем. Parvicapsulidae. Можно предположить, что оно произошло от предков *Ceratomyxa* или *Leptotheca* вследствие неравномерного развития створок, приведшего к резкой асимметрии створок и сильного уменьшения размеров полярных капсул. Исходной формой следует считать *Parvicapsula lobata* (рис. 242), споры которой еще сохраняют сходство с *Ceratomyxa* и *Leptotheca* (сравнительно большая толщина, прямая шовная линия, относительно крупные полярные капсулы). Характерным отступлением от сем. Ceratomyxidae является лишь асимметрия створок, выражающаяся в наличии роговидного выроста на одной из створок. Следующий этап развития семейства представляет собой *P. unicornis,* у которого створки сильно вытянуты в направлении перпендикулярной плоскости полярных капсул, а шовная линия заметно изогнута. Полярные капсулы продолжают сохранять сферическую форму, хотя они значительно меньших размеров. У других видов рода *Parvicapsula* асимметричность спор усиливается, а полярные капсулы наряду с уменьшением размеров принимают грушевидную форму. У *P. asymmetrica* уже наблюдается тенденция к увеличению числа полярных капсул (встречается большое количество атипичных спор). Эта тенденция находит свое завершение в роде *Neoparvicapsula,* для спор которого характерны 4 очень мелкие полярные капсулы. Как уже отмечалось, увеличение числа полярных капсул можно рассматривать как явление, компенсирующее уменьшение размеров нитей.

В пределах подотряда Eurysporina в сем. Sphaerosporidae наметился и другой путь возрастания способности спор к парению – уменьшение размеров и связанное

с этим увеличение относительной поверхности спор. Таким путем от рода *Leptotheca,* по-видимому, образовался прежде всего род *Sphaerospora.* От последнего, или, вернее, от его предков, произошел ряд родов.

Путем видоизменения формы споры и перемещения полярных капсул на вершины створок, где они и открываются, возник небольшой род *Wardia.*

Дальнейшее сильное уменьшение размеров спор и их полярных капсул, что в свою очередь привело к укорочению полярных нитей, вызвало необходимость умножения числа полярных капсул (до 4 в споре). Это наблюдается в родах *Chloromyxum* и *Caudomyxum.* Естественно, что немногочисленный род *Caudomyxum,* споры которого снабжены хвостовыми отростками, произошел от *Chloromyxum.*

От предков Sphaerosporidae, по-видимому, берет начало и сем. Myxobilatidae, у представителей которых амебоидный зародыш содержит йодофильную вакуоль. Споры одного из родов этого семейства – *Podospora* еще сохраняют шаровидную форму. Споры представителей рода *Myxobilatus* удлинены в продольном направлении и снабжены 2 хвостовыми отростками. Семейство Myxobilatidae, подобно другим миксоспоридиям, обладающим йодофильной вакуолью, возникло в пресноводных или солоноватоводных бассейнах.

Таким образом, основное направление эволюции в подотряде Eurysporina – приспособление спор к парению на различных горизонтах. При этом у родов с наиболее специализированными спорами (*Leptotheca* и *Ceratomyxa*) сохранились наиболее примитивные вегетативные формы. Только у одного вида из всего подотряда (*Chloromyxum trijugum*) эволюция вегетативных форм, по-видимому, пошла по пути интенсификации пристеночного пищеварения. Все роды Eurysporina (за исключением *Podospora* и *Wardia*) встречаются, а следовательно, и возникли, в желчном пузыре. Из них лишь род *Sphaerospora* с относительно большим числом видов (47) чаще встречается в мочевом пузыре и мочевых канальцах. В основном отмечены в мочевом пузыре и мочеточниках небольшие роды *Myxobilatus, Parvicapsula* и *Neoparvicapsula.* Это указывает на то, что в пределах подотряда Eurysporina освоение мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев осуществилось в несколько меньших масштабах, чем у Bipolarina.

Лишь небольшое число видов, обладающих круглыми спорами с удовлетворительной прочностью (*Chloromyxum, Spaerospora, Caudomyxum, Wardia*), смогли перейти к тканевому паразитизму. В виде исключения к паразитированию в тканях перешел и 1 вид из рода *Ceratomyxa – C. shasta.*

Интересно отметить, что в подотряде Eurysporina в отличие от Bipolarina и Platysporina имеет место значительное преобладание процесса увеличения числа полярных капсул (у 65 видов). Это обусловлено существованием мощной ветви, эволюция которой идет по линии уменьшения размеров спор.

Большинство видов Eurysporina – паразиты морских рыб. Только представители 3 родов (*Myxobilatus, Chloromyxum* и *Sphaerospora*) встречаются и в морских, и в пресноводных рыбах, а 2 небольших рода (*Caudomyxum, Wardia*) являются чисто пресноводными. Все это свидетельствует о том, что освоение пресных вод у Eurysporina произошло в меньших масштабах, чем у Platysporina. Наиболее богаты видами представители родов *Ceratomyxa* (106) и *Chloromyxum* (69). Каждый из этих родов наиболее ярко воплотил один из двух возможных путей приспособления к парению. Число видов *Ceratomyxa* преобладает.

От Eurysporina, а именно от родов *Ceratomyxa* или *Leptotheca,* произошел, по-видимому, отряд Multivalvulida. Мы уже отмечали, что у морских миксоспоридий часто в виде уродств возникают 3- или 4-створчатые споры, являющиеся своеобразными фенокопиями родов *Trilospora* и *Kudoa.* Это свидетельствует о наличии определенной направленности эволюции миксоспоридий в морских акваториях. Действительно, в условиях моря возник целый отряд Multivalvulida, для которого

характерны многостворчатые (от 3 до 6) споры. Лишь небольшое число видов Multivalvulida – из родов *Trilospora, Unicapsula* и *Kudoa* встречаются в желчном и мочевом пузырях, что служит еще одним доказательством происхождения этого отряда от Ceratomyxidae. Все остальные виды – паразиты тканей, вернее, внутриклеточные паразиты. Как уже упоминалось, у многостворчатых спор несколько увеличивается их прочность за счет того, что швы между створками играют роль нервюров. Паразитирование внутри клеток обусловило слабое развитие вегетативных форм, мелкие размеры спор, а также почти полное отсутствие на них каких-либо отростков и других образований, способствующих парению спор. Только у некоторых видов, вызывающих лизис тканей, и вследствие этого превратившихся в настоящих тканевых паразитов, вершины створок заострены и образуют роговидные выступы. Наконец, у одного вида – *Kudoa caudata* намечается некоторая адаптация к парению в виде тонких нитей на вершине каждой створки. В общем же споры Multivalvulida слабо адаптированы к парению, в связи с чем в большинстве случаев они используют вертикальное поднятие вод (с. 191–195).

Отряд насчитывает 5 семейств, различающихся числом створок. Все они, кроме сем. Trilosporidae, содержащего 2 рода, монотипичны, что свидетельствует о молодости отряда. Только в одном роде – *Unicapsula* имеет место вторичное уменьшение числа полярных капсул до 1. Для отряда Multivalvulida известно пока небольшое число видов – 59, что связано, во-первых, с еще слабой изученностью морских миксоспоридий, во-вторых, с относительной молодостью отряда, в-третьих, с сравнительно слабой адаптированностью его спор к парению.

12.2. Происхождение

Рассматривая основные этапы эволюции миксоспоридий, мы пока совершенно не касались вопроса о происхождении этих паразитов. Решение его сильно затруднено из-за полного отсутствия палеонтологических данных. Соответственно остаются невыясненными начальные этапы формирования не только миксоспоридий, но и всего типа Cnidospora в целом. В связи с этим возникает необходимость использования косвенных данных, могущих пролить свет на начальный период истории типа книдоспоридий и входящих в него классов миксоспоридий и актиномиксидий.

Прежде всего вполне реально использование биогенетического закона, ибо наличие у миксоспоридий сложного жизненного цикла, удивительно единообразного в пределах всего класса, позволяет ожидать в нем рекапитуляцию анцестральных признаков. Следует отметить, что Северцов (1939) и Шмальгаузен (1938, 1939), так много сделавшие для правильного освещения биогенетического закона, отрицали проявление его у Protozoa. Между тем в ряде замечательных работ многих протистологов показано, что этот закон широко проявляется и в пределах подцарства простейших. Мы не будем здесь приводить доказательства этого, так как в вышедших на русском языке сводках „Общая протистология" (Догель, 1951), „Общая протозоология" (Догель и др., 1962) дан прекрасный обзор примеров, иллюстрирующих наличие рекапитуляции предковых признаков и у Protozoa. Отметим только, что наиболее ярко это проявляется у специализированных и высокоразвитых форм, сильно изменяющихся в процессе своего онтогенеза, например у акантарий (Шевяков, 1926; Решетняк, 1981). Что касается миксоспоридий, то, как мы видели, они испытывают существенные изменения во время прохождения жизненного цикла, при этом значительно бо́льшие, чем, например, у вольвокса, для которого Северцов уже признавал настоящий онтогенез.

Остановимся только на тех этапах развития, которые характерны для всех

миксоспоридий. В момент, предшествующий образованию спор, у большинства слизистых споровиков в примитивных вегетативных формах или в их гомологах – панспоробластах различается 1 пара вегетативных, или соматических, ядер и 1 пара генеративных, или пропагативных, клеток. У миксоспоридий с наиболее примитивными вегетативными формами наблюдается также и 3-ядерная комбинация (рис. 116). Поскольку последняя связана с тем, что происходит задержка или выпадение деления вегетативных ядер, мы должны считать 4-ядерную стадию исходной. Хотя в этих примитивных формах находится малое число ядер или клеток, их значительное преимущество перед обычными многоядерными формами заключается в неравнозначности или, вернее, в дифференциации функций. Действительно, самой характерной особенностью книдоспоридий является разнокачественность ядер и клеток: одни ведают вегетативными функциями, другие дают начало споробластам, превращающимся в конечном итоге в споры, которые состоят из сравнительно небольшого числа сильно специализированных клеток. Как показали электронно-микроскопические исследования, генеративные ядра в отличие от вегетативных превращаются путем целлюляризации в обособленные клетки. Эта разнокачественность ядер и обособляющихся генеративных клеток – существеннейший шаг в эволюции представителей книдоспоридий, так как у большинства многоядерных простейших все ядра однозначны. Пока полимеризация ядер не связана с разделением функций, она не выходит за пределы количественных изменений. В этом случае мы еще не имеем оснований считать данное явление единственным критерием для признания ароморфоза, ибо простые количественные изменения могут не выходить за пределы идиоадаптаций. Действительно, у нас нет причин считать паразитических амеб, образующих 4- или даже 8-ядерные цисты, существенно более высокоорганизованными, чем свободноживущие амебы.

Появление же ядер или клеток, выполняющих разные функции и объединенных в единый координирующий эти функции организм, свидетельствует об усилении его интеграции, что несомненно повышает общую организацию животного и поднимает энергию его жизнедеятельности. В результате этого миксоспоридии смогли достигнуть огромных по сравнению с амебами размеров и широко распространиться среди морских и пресноводных костистых рыб, использовав при этом все без исключения ткани и органы.

Таким образом, разделение функций у ядер и клеток вегетативных форм является существенным скачком у амебообразных предков книдоспоридий. Мы не случайно обобщаем этот ароморфоз для всех представителей типа, так как 4-ядерная, вернее, 4-клеточная стадия с дифференцированными клетками весьма характерна и для начала жизненного цикла представителей другого класса – актиномиксидий (рис. 243). Правильнее было бы это назвать только началом, первым шагом ароморфоза, ибо, как мы увидим дальше, у миксоспоридий, равно как и у актиномиксидий, процесс специализации клеток на этом не останавливается. В дальнейшем жизненный цикл, а соответственно и филогения Myxosporidia и Actinomyxidia не совпадают, о чем более подробно будет сказано ниже.

Исследования Успенской (1975б, 1976а, 1978а, 1984) показали, что генеративные клетки миксоспоридий дают начало гаметической фазе их жизненного цикла. По-видимому, на первых этапах все клетки этой фазы выполняли только одну присущую им функцию – роль гамет, принимающих участие в половом процессе. Именно такое положение сохранилось к настоящему времени у актиномиксидий, где все потомки пропагативных клеток, превратившись в гаметы, служат для размножения, образуя 8 зигот. Однако в дальнейшем потребность в защите стимулировала у миксоспоридий разделение функций гаметических клеток. Как показывает последовательность формирования спор, вначале возникла специализация вальвогенных клеток. Их основной функцией стала защита других клеток – гамет

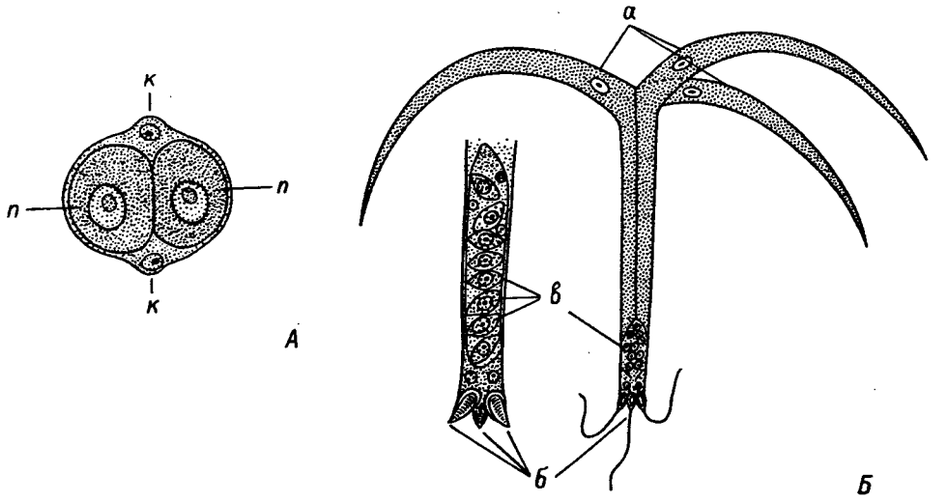


Рис. 243. *Triactinomyxon ignotus* (из: Léger, 1905).

А — исходная четырехъядерная форма, *Б* — спора. *к* — кроющие клетки, *п* — пропагативные клетки. *а* — створки, *б* — полярные капсулы, *в* — амебоидные зародыши.

и возникающей в результате их слияния зиготы — от влияния внешней среды. Глубокая специализация привела к образованию створок, великолепно осуществляющих механическую и химическую защиту гамет и зиготы во внешней среде.

Для попадания зародыша в исходное место паразитирования — желчный пузырь — необходимо, чтобы створки раскрывались в строго определенном месте пищеварительного тракта: на первых этапах эволюции вблизи выводного отверстия желчного протока. Именно для выполнения этой задачи — фиксации спор в определенном участке — возникли полярные капсулы, образовавшиеся из еще одной пары гаметических клеток. Функция гамет сохранилась только за 2 клетками, образующими амебоидный зародыш. Первоначально, по-видимому, имело место существование 2 самостоятельных гаметических клеток. Об этом свидетельствует наличие 2 амебоидных зародышей у некоторых современных видов. Так как образование зиготы происходит внутри споры, то впоследствии произошло выпадение стадии 2 самостоятельных амебоидных зародышей. У большинства видов сразу возникает один 2-ядерный амебоидный зародыш, ядра которого впоследствии сливаются, образуя синкарион.

Последние этапы формирования створок и полярных капсул в филогенезе можно проследить в пределах сем. Sphaeromyxidae. У всех других миксоспоридий изменение створок и полярных капсул связано главным образом не с усовершенствованием их основных функций, а с адаптацией спор к попаданию определенных хозяев. Таким путем, по-видимому, возникла спора миксоспоридий, представляющая собой многоклеточный организм, гаплоидные клетки которого выполняют различные функции. Именно на этом этапе проявляются существенные различия между миксоспоридиями и актиномиксидиями, споры которых формируются из зиготических клеток.

Рассмотренная выше схема формирования 2-створчатых и 2-капсульных спор, широко распространенных среди миксоспоридий, свидетельствует о том, что эволюция этих животных шла на первых порах только по пути анаболии, т. е. филогенетического развития путем надставок на конечных этапах онтогенеза

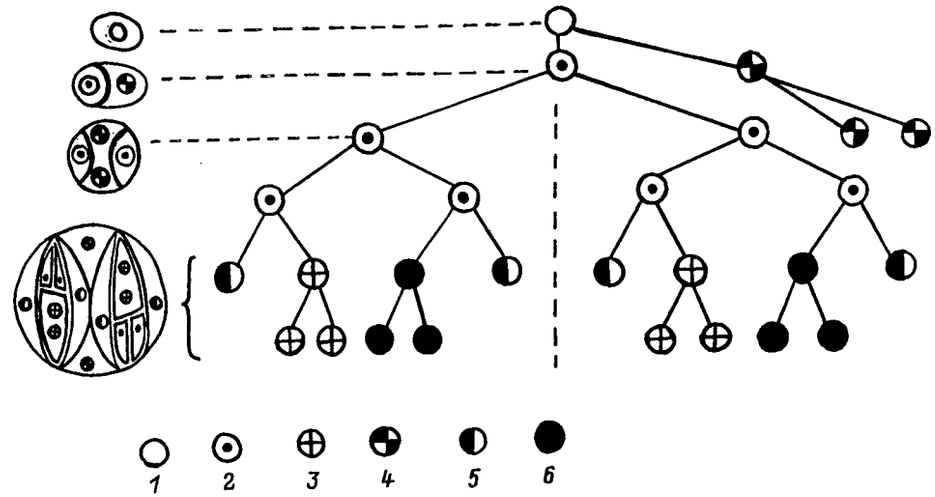


Рис. 244. Простейшая схема онтогенеза двухкапсульных Bivalvulida (в схему не включено бесполое размножение).

1 — генеративное ядро, *2* — ядра споробластов, *3* — вальвогенные ядра, *4* — капсулогенные ядра, *5* — ядра амебоидного зародыша, *6* — вегетативные или соматические ядра.

(рис. 244). Преобладание анаболии характерно для коротких онтогенезов. Этим и объясняется единообразие в строении спор и в характере их развития. Различные приспособления к парению в форме створок и изменения полярных капсул также следует рассматривать как анаболию, поскольку они проявляются на последних этапах формирования спор. Наконец, несомненно анаболией является дополнительное деление капсулогенных клеток у *Chloromyxum, Caudomyxum, Neoparvicapsula* и *Agarella* (рис. 245).

Несколько реже у миксоспоридий встречается рекапитуляция ранних анцестральных признаков с отклонением на более поздних стадиях — девиация. К явлению такого порядка относится увеличение количества створок в отряде Multivalvulida. Уже неоднократно отмечалось, что закладка створок происходит раньше,

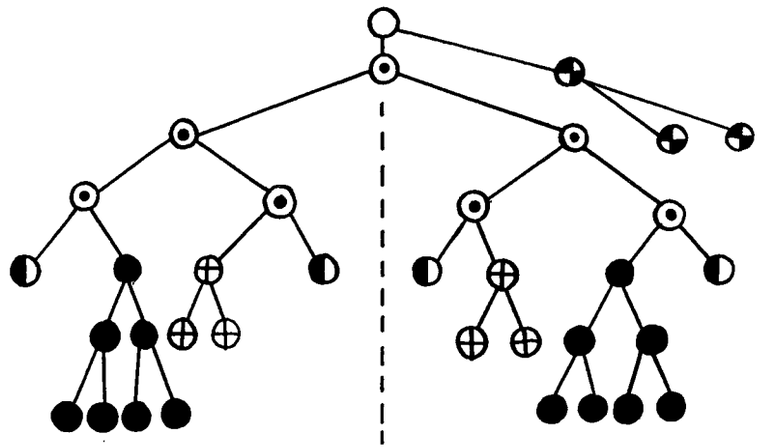


Рис. 245. Простейшая схема онтогенеза четырехкапсульных Bivalvulida.

Обозначения как на рис. 244.

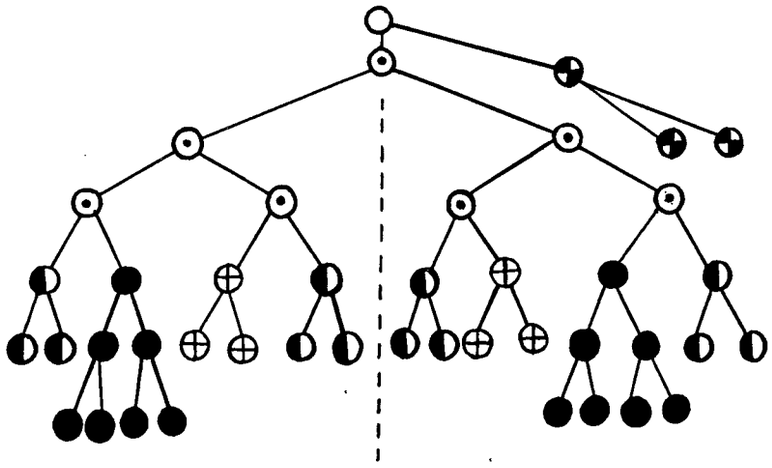


Рис. 246. Простейшая схема онтогенеза четырехстворчатых Multivalvulida.

Обозначения как на рис. 244.

чем образование полярных капсул и амебоидного зародыша. Соответственно увеличение числа створкообразующих клеток означает изменения онтогенеза на более ранних стадиях развития (рис. 246). Интересно отметить, что в этом случае происходят более глубокие изменения спор. Так, если увеличение числа полярных капсул, рассматриваемое нами как анаболия, никак не отражалось на числе створок, то увеличение количества створок всегда вызывает соответствующее умножение полярных капсул. Очевидно, между створками и полярными капсулами существует определенная коррелятивная связь.

Значительные изменения имеют место и на более ранних стадиях развития. При разборе жизненных циклов мы отмечали заметные различия в ходе развития вегетативных форм (рис. 116). Исходной для всех книдоспоридий является 4-клеточная вегетативная форма. У видов, обладающих примитивными вегетативными формами, часто наблюдаются 3-ядерные плазмодии, что связано с отставанием на одно деление вегетативного ядра от генеративных. Далее, у всех видов в той или иной степени вклинивается бесполое размножение вегетативных форм. Оно начинается с нуклеогонии, которая у видов с более примитивными плазмодиями сопровождается плазмотомией. При дальнейшем развитии вегетативных форм нуклеогония усиливается, а плазмотомия переходит в наружное или внутреннее почкование. На самом высоком этапе развития вегетативных форм внутри них путем незавершенного внутреннего почкования образуются многочисленные панспоробласты (раздел 3.2.1; рис. 116).

Мы не останавливаемся здесь на других, более частных особенностях развития плазмодиев у разных видов миксоспоридий. Отметим только, что все эти этапы эволюции вегетативных форм можно иногда наблюдать в пределах одного рода, а в некоторых случаях – даже одного вида. Примитивные плазмодии могут встречаться у таксонов с далеко продвинутыми спорами (*Ceratomyxa, Leptotheca* и др.). С другой стороны, высокий уровень развития вегетативных форм может сочетаться как с сильно продвинутыми (*Myxobolus, Henneguya* и др.), так и с примитивными спорами (*Sphaeromyxa*). Это свидетельствует в пользу того, что эволюционным изменениям вегетативных форм всегда предшествовало формирование в той или иной степени продвинутых спор. Соответственно эволюцию вегетативных форм миксоспоридий можно рассматривать как изменения на более ранних этапах онтогенеза, т. е. архаллаксис.

Обычно архаллаксис приводит к полному изменению хода развития. Этого нет у миксоспоридий, что, по-видимому, обусловлено их своеобразием: изменения вегетативных форм приходятся на тот период, когда находящиеся в них генеративные клетки, вегетативные ядра и другие органеллы очень слабо коррелятивно связаны между собой. Количественные изменения числа клеток, ядер и окружающей их цитоплазмы почти не сказываются на качественном характере ядра. В результате эти изменения мало отражаются на спорообразовании. Может быть, поэтому у миксоспоридий наблюдается парадоксальная картина: у них в отличие от Metazoa архаллаксис не приводит к полному изменению онтогенеза и почти не отражается на последующем процессе – формировании спор.

В свете этих данных становятся понятными неудачи в построении системы миксоспоридий у Дофлейна и его последователей, ставивших в основу своей системы признаки, возникшие в результате архаллаксиса.

Сопоставление спор и вегетативных форм показывает, что первые – более интегрированные образования с четко выраженными и взаимосвязанными частями, каждая из которых несет свою определенную функцию, что связано с их существованием во внешней среде. В то же время вегетативные формы, ведущие паразитический образ жизни, менее интегрированные организмы: вегетативные ядра и генеративные клетки их обладают большой долей самостоятельности, так как коррелятивные связи между ними сравнительно слабы. Их взаиморасположение носит случайный характер. Размножение также часто происходит независимо друг от друга. Как уже отмечалось, почти все изменения, происходящие в плазмодиях, имеют в основном количественный характер. Сами генеративные ядра и клетки при этом не меняются. В связи с этим эволюция вегетативных форм влечет за собой лишь увеличение количества производимых спор.

Более того, наличие нескольких типов размножения вегетативных форм в пределах одного вида, а также существование сравнительно примитивных амебоидов у такого типично тканевого паразита, как *Myxosoma cerebralis,* заставляют предполагать возможность обратного процесса эволюции. Это, казалось бы, противоречит „принципу Долло". Мы не ставим своей задачей обсуждать вопрос об универсальности данного закона. Отметим только, что необратимость эволюционных процессов связана с невозможностью нарушить коррелятивные связи с другими изменившимися органами. Если стать на эту точку зрения, то окажется, что у еще слабо интегрированных плазмодиев, где коррелятивные связи между отдельными частями организма незначительны, нет больших помех для обратных изменений. В связи с этим данный конкретный случай нарушения „принципа Долло" не затрагивает существа этой закономерности. Интересно, что у более интегрированных спор такой процесс, по-видимому, уже невозможен. При уменьшении числа полярных капсул до 1 в процессе онтогенеза всегда вначале закладываются 2 капсулогенных ядра, но в дальнейшем развивается только 1 полярная капсула.

Таким образом, на примере миксоспоридий отчетливо подтверждаются взгляды А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена о том, что эволюционируют все стадии онтогенеза животных организмов. При этом в случаях анаболии наблюдается полная рекапитуляция анцестральных признаков; в случаях девиации – рекапитуляции на начальных стадиях с последующими отклонениями; и только при архаллаксисе в отличие от всех Metazoa вместо полного отсутствия рекапитуляции имеет место сохранение последних стадий онтогенеза.

Характерной особенностью миксоспоридий является значительная автономность эволюции вегетативных форм и спор. Однако полностью отрицать наличие связей между ними нельзя. На примере *Sphaeromyxa* мы видели, что рост, сильное увеличение размеров плазмодиев и связанное с этим увеличение продукции спор не дали стимула для существенных эволюционных изменений последних. С другой

стороны, определенная форма спор, обеспечивающая им достаточную прочность, создала возможность для паразитирования в тканях, а это в свою очередь вызвало рост и усложнение вегетативных форм.

Таким образом, эволюция вегетативных форм и спор взаимосвязана, только связь эта менее прочная, более сложная и опосредованная.

Анализ эволюции миксоспоридий показывает, что и здесь встречается значительное количество типов филогенетических изменений, которые отмечались для многоклеточных организмов. Это и неудивительно, ибо в основе эволюции Protozoa и Metazoa лежит одно и то же свойство органов и отдельных клеток – мультифункциональность. Именно оно делает возможным дифференциацию, т. е. такой филогенетический процесс, в результате которого части организма, бывшие у предков подобными друг другу, становятся в течение эволюции несхожими между собой. Следствием этого является наличие в эволюции миксоспоридий 6 из 13 типов филогенетических изменений по Северцову. Увеличение числа клеток или ядер уже само по себе можно рассматривать как способ интенсификации функции, причем, по мнению Северцова, наиболее важный. Наряду с этим у клеток миксоспоридий, особенно у створок и полярных капсул, наблюдается в процессе филогенеза интенсификация их основной функции. Специализация заходит так далеко, что остальные функции почти целиком сходят на нет. Несомненную интенсификацию функции представляет собой следующее за ростом плазмодиев образование многочисленных панспоробластов. Таким образом, этот тип филогенетических изменений наиболее широко распространен у миксоспоридий на всех этапах их жизненного цикла.

Однако образованию таких специализированных клеток, как полярные капсулы, должно было предшествовать расширение функции, выражающееся в появлении способности к выстреливанию полярной нити, а затем принципа уменьшения числа функций. Последовательность этих двух, казалось бы, диаметрально противоположных процессов, при которых функция, возникшая вначале как дополнительная, стала основной и даже самодовлеющей, привела к смене функций и ее дальнейшей интенсификации.

Уменьшение числа функций мы наблюдаем и в процессе образования створок. При этом здесь имеет место переход от активной функции (обычная живая клетка) к пассивной (неподвижная, лишенная ядра створка).

Если признать, что спора образовалась из некогда одинаковых клеток путем их дифференциации, то образование створок, полярных капсул и амебоидного зародыша нельзя себе представить иначе, как проявление принципа разделения органов и функций.

Как неоднократно отмечалось, у некоторых видов образуется не 1 амебоидный зародыш с 2 ядрами, а по 2 зародыша с 1 ядром. В дальнейшем у них происходит вначале слияние цитоплазмы и лишь затем ядер. Нам кажется, что это состояние амебоидного зародыша было первичным, поэтому образование 2-ядерного амебоидного зародыша с единой цитоплазмой можно рассматривать как проявление принципа закрепления фаз.

Таким образом, в эволюции мискоспоридий наблюдаются следующие типы филогенетических изменений: 1) интенсификация функций; 2) расширение функций; 3) уменьшение числа функций, куда входит как частный случай переход от активной функции к пассивной; 4) смена функций; 5) разделение органов и функций; 6) фиксация фаз.

Миксоспоридии, как и весь тип книдоспоридий, – удивительно противоречивая группа животных. С одной стороны, простота клеточной организации, соответствующая уровню амеб, с другой – сложно дифференцированные споры с такими специализированными клетками-органами, как створки и полярные капсулы;

с одной стороны, ароморфоз, приведший к образованию многоклеточности, с другой – полное отсутствие прогрессивной эволюции после достижения этого высокого уровня. Причиной этому служат различные закономерности эволюции в пределах одноклеточных и многоклеточных животных.

Остановимся вначале на одноклеточных организмах. Из-за меньшей изученности на них долгое время не распространялись различные эволюционные построения. Отрицался онтогенез и связанное с этим проявление биогенетического закона, ничего не было известно о закономерностях их эволюционного процесса. Даже такой крупный зоолог-эволюционист, как А. Н. Северцов, отрицал любую возможность ароморфоза в этой группе, кроме перехода к многоклеточности.

Между тем Protozoa – не просто низшая ступень развития клеточных организмов, и поэтому не лишено оснований утверждение Заварзина (1946), что это – самостоятельная ветвь эволюции животных. Его ошибка, по нашему мнению, заключается лишь в том, что он построил непреодолимую стену между двумя этими направлениями эволюции, тогда как Protozoa – огромная по многообразию форм, уровню организации и путям эволюции группа, состоящая из большого числа типов. На разных уровнях организации в ней неоднократно возникали самые разнообразные направления эволюции, в том числе и в сторону перехода к многоклеточному состоянию.

Самое важное условие для прогрессивной эволюции организмов – усиление их интегрированности. Более того, прогрессивную эволюцию может обеспечить только такая дифференциация частей организма, которая сопровождается еще бóльшим усилением интеграции. Одно время считалось, что интеграция организма проявляется только в области физиологии. Северцов и особенно Шмальгаузен показали, что интеграция организма – весьма существенное явление и в области морфологии, о чем свидетельствует исключительная коррелятивная связь между отдельными признаками. Однако этим не ограничивается осуществление интеграции в морфологии организма. В ходе эволюции животных весьма существенную роль играют такие процессы, как полимеризация и олигомеризация органелл или органов. Открытие этих процессов, выяснение их последовательности и роли в эволюции животных и различного проявления у многоклеточных и одноклеточных организмов – важнейшая и, по нашему мнению, еще недостаточно оцененная заслуга В. А. Догеля. Учение о полимеризации и олигомеризации было в дальнейшем углублено Шмальгаузеном (1960, 1968), независимо от Догеля пришедшим к этой же идее.

По мнению Догеля, прогрессивное увеличение размеров одноклеточных большей частью приводит к увеличению количества ядер и органоидов, т. е. к их полимеризации. Такое увеличение приводит не только к усилению функционального эффекта, но и к повышению надежности. Для предотвращения дезинтеграции возникают координирующие процессы, повышающие интеграцию организма, благодаря чему весь процесс полимеризации следует рассматривать как прогрессивную эволюцию. Для усиления интеграции при далеко зашедшей полимеризации часто возникает противоположно направленный процесс – олигомеризация. Он может идти тремя основными путями: 1) полная редукция одних органоидов или органов, сопровождающаяся усилением функциональной деятельности оставшихся; 2) слияние их гомологичных зачатков; 3) разделение функций гомодинамных организмов или органов. Как Догель (1935, 1951), так и Шмальгаузен (1960, 1968) рассматривали многоклеточность как одну из форм полимеризации на клеточном уровне, в рамках единого организма.

Естественно ожидать, что увеличение размеров тела полостных и тканевых одноклеточных паразитов, обусловленное избытком пищи, может стимулировать процесс полимеризации, что должно обеспечить морфофункциональный прогресс.

Именно поэтому в каждом типе Protozoa самой сложной организацией обладают паразитические организмы (Шульман, 1966, 1969; Полянский, 1969). Не исключена при этом и полимеризация на уровне клеток, т. е. переход к многоклеточности, примером чему могут служить паразитические жгутиконосцы из динофлягеллят родов *Haplozoon, Amoebophrya* и *Neresheimeria,* а также весь тип Cnidospora.

Иное положение возникает у паразитических многоклеточных. Поскольку увеличение размеров связано у них в основном с умножением числа клеток, этот процесс не вызывает потребности в сильном усложнении клеточной организации. В то же самое время паразитический образ жизни не дает стимула к дальнейшему усложнению и усилению интеграции самого организма. В связи с этим у паразитических многоклеточных наблюдается общее упрощение организации.

Одноклеточные предки книдоспоридий благодаря паразитическому образу жизни пошли вначале по пути морфофункционального прогресса. Полимеризация на уровне клеток привела их к многоклеточности, после чего был сделан еще один прогрессивный шаг – разделение функций между отдельными ядрами и клетками, что является одним из путей другого процесса прогрессивной эволюции – олигомеризации. Первым этапом, как мы уже говорили, было образование 4-ядерного плазмодия с 2 вегетативными и 2 генеративными ядрами (рис. 247). Возможно, он имел форму 4-клеточного организма, поскольку в циклах развития часто имеет место обособление плазмы вокруг каждого ядра. Во всяком случае это обособление наиболее вероятно для генеративных ядер.

В дальнейшем пути эволюции миксоспоридий и актиномиксидий перестали совпадать. У актиномиксидий все 16 гамет, возникшие из пропагативных клеток разного размера, в результате анизогамного полового процесса образуют 8 зигот; из них в результате сложного процесса деления образуются споры, состоящие из 3 створок и 3 полярных капсул, которые образуют эписпору, и 2–128 амебоидных зародышей, окруженных 1–3 клетками, которые образуют так называемую эндоспору. Нетрудно заметить, что эти споры, несмотря на некоторое сходство, негомологичны спорам миксоспоридий. В отличие от последних они состоят из диплоидных клеток. Кроме того, эндоспора не имеет даже аналогов в спорах миксоспоридий. Развитие клеток, соответствующих вегетативным ядрам в плазмодиях миксоспоридий, у актиномиксидий подавлено. Их вегетативные формы имеют лишь 2 (реже 4 или 6) соматические клетки. В отличие от миксоспоридий бесполое размножение у них или полностью утрачено, или никогда не существовало.

Как уже отмечалось, возникновение спор у миксоспоридий произошло на гаплоидной фазе путем специализации значительного числа гаметических клеток. Связанное с этим уменьшение числа копулирующих гамет и зигот компенсируется бесполым размножением, сильно увеличивающим число и размеры вегетативных форм.

Все же миксоспоридии и актиномиксидии, несмотря на существенные отличия, бесспорно родственны друг другу, что дает возможность гомологизировать значительную часть их жизненного цикла, включая образование 4-ядерной вегетативной формы и половой процесс. При этом у актиномиксидий удлинение жизненного цикла на первых этапах их дивергенции произошло путем надставки (анаболии), а у миксоспоридий путем включения бесполого размножения в начало жизненного цикла (архаллаксис). Близость между миксоспоридиями и актиномиксидиями проявляется также в многоклеточности, характеризующейся чрезвычайно слабой интеграцией, а также в наличии однотипных, но не гомологичных многоклеточных спор. Определенное сходство наблюдается и в количестве хромосом: у миксоспоридий диплоидный набор включает 4 хромосомы, у актиномиксидий 4, реже 8.

Возникновение многоклеточности у миксоспоридий и актиномиксидий нельзя рассматривать иначе, как ароморфоз. Однако дальнейшего подъема организации

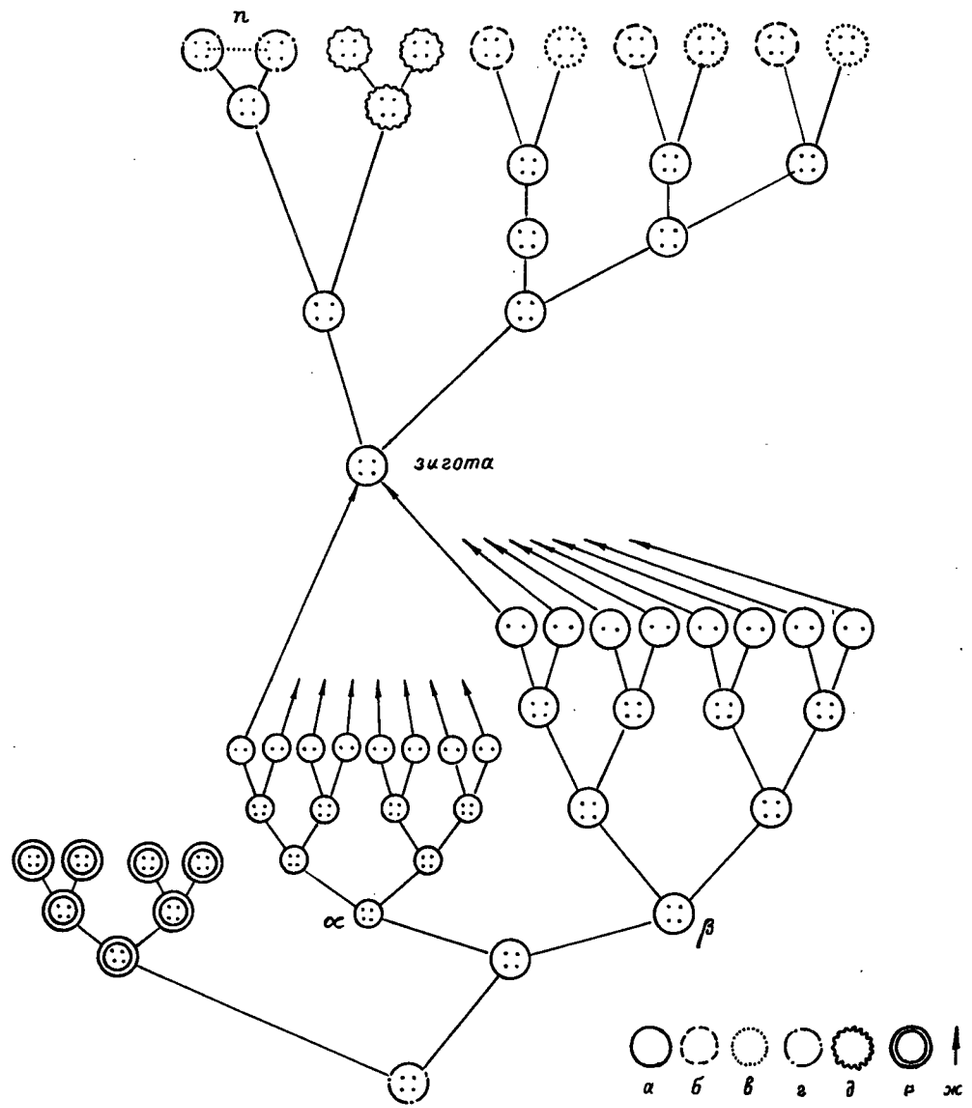


Рис. 247. Схема делений ядер в жизненном цикле актиномиксидий (из: Шульман, Подлипаев, 1980).

а — генеративное ядро, *б* — вальвогенное ядро, *в* — капсулогенное ядро, *г* — ядро амебоидного зародыша, *д* — ядро эндоспоры, *е* — вегетативное ядро, *ж* — половой процесс. α — клетки, дающие начало микрогаметам, β — клетки, дающие начало макрогаметом, *n* — множество амебоидных зародышей.

и усиления интеграции у этих групп не наблюдается. Вся их эволюция идет только по линии идиоадаптаций. Это связано с тем, что книдоспоридии, став многоклеточными, начали соответственно иначе реагировать на воздействие экологических факторов. Паразитический образ жизни, поднявший их до уровня многоклеточности, превратился теперь в фактор, исключающий возможность прогрессивной интеграции. В связи с этим вегетативные формы остались на самом низком уровне, какой можно представить для многоклеточного организма. Книдоспоридии всеми

нитями связаны с подцарством Protozoa. Полярным капсулам и створкам, хотя они функционально и соответствуют органам, трудно дать такое название, поскольку они сохраняют свой одноклеточный характер. Хотя у них в высокой степени сильна специализация отдельных клеток, она носит очень односторонний характер. Их единственный способ дифференциации и специализации – крайнее сужение функций. Такая крайняя специализация приводит в конечном итоге к быстрой гибели не только ядер, но и всех основных компонентов клетки. Вегетативные ядра теряют способность к целлюляризации и сравнительно быстро дегенерируют. В клетках створок дегенерируют все клеточные элементы. В капсулогенных клетках остаются лишь полярные капсулы. У Metazoa такой способ специализации встречается очень редко и играет второстепенную роль.

По крайней мере у миксоспоридий мы наблюдаем внутриядерный митоз. Половой процесс у книдоспоридий также носит протозойный характер. Копуляция изогамная (у миксоспоридий) или анизогамная (у актиномиксидий). К тому же у миксоспоридий, по-видимому, имеет место одноступенчатый мейоз. Все это сближает книдоспоридий с Protozoa и свидетельствует о том, что книдоспоридии, перейдя в многоклеточное состояние, очень слабо использовали его преимущества и всеми своими корнями остались в подцарстве Protozoa.

Наиболее трудно разрешимым вопросом по-прежнему остается вопрос о конкретных предках книдоспоридий. Многие исследователи пытаются вывести их из тех или иных групп многоклеточных животных.

Готшалк (Gottschalk, 1957) попытался связать между собой целый ряд паразитических форм, поставив в основу своих построений неограниченные регрессивные изменения, якобы происходящие под влиянием паразитического образа жизни. Схема Готшалка (Mezozoa (Diciemydae) → Actinomyxidia → Myxosporidia → Microsporidia) не получила признания и подверглась критике (Шульман, 1966, 1968; Шульман, Подлипаев, 1980). Прежде всего многоклеточные паразиты, как бы глубоко у них ни заходил регресс под влиянием их образа жизни, обычно не выходят за пределы своего крупного таксона: плоские черви остаются плоскими червями, нематоды – нематодами, ракообразные – ракообразными и т. п. Далее, нет никаких гомологий в общем плане строения и в отдельных составляющих их клетках между обладающими ресничками Mezozoa и лишенными их Cnidospora. Проведенное выше сравнение спор и жизненных циклов актиномиксидий и миксоспоридий показало, что эти таксоны можно выводить только от общего более примитивного предка, а не один из другого. Наконец, ни в коем случае нельзя гомологизировать отдельные клетки книдоспоридий и актиномиксидий со специализированными частями единой клетки микроспоридий.

Имели место и попытки выводить книдоспоридий от других многоклеточных – Cnidaria. Вейль (Weill, 1938) рассматривал миксоспоридий как неотеническую форму наркомедуз на основании наличия у тех и других стрекательных капсул, а также на элементах сходства в жизненных циклах. И то и другое могло возникнуть конвергентно. В то же время нельзя найти даже отдаленного сходства как в общем плане строения, так и в морфологии отдельных тканей и подавляющего большинства клеток. Поэтому концепция Вейля не выглядит убедительной. Однако единственный элемент сходства – строение нематоцист Cnidaria и полярных капсул Cnidospora – заставил Лома (Lom, 1969a) снова воскресить вопрос о родстве этих животных. Следует упомянуть, что стрекательная капсула – это образование, конвергентно возникающее у самых разных групп животного царства. Хотя они у всех животных выполняют разные функции, одинаковый принцип действия – экструзия нити, естественно, вызывает сходство в строении. Аналогичным примером может служить удивительное сходство глаз, конвергентно возникших у позвоночных и головоногих моллюсков. В случае с нематоцистами и полярными

капсулами нет никаких оснований сомневаться в их конвергентном происхождении. Грассэ и Лавет (Grassé, Lavette, 1978a, 1978b) отмечают, что они возникли на разной основе: полярные капсулы – из шероховатого клеточного ретикулума, нематоцисты – из диктиосом аппарата Гольджи (т. е. из гладкого ретикулума). Существуют также различия между спиральными филаментами книдарий и миксоспоридий. Наличие примитивных полярных нитей у *Sphaeromyxa* свидетельствует о независимом происхождении этого аппарата у миксоспоридий. Нельзя гомологизировать нематоцисты книдарий и полярные капсулы миксоспоридий из-за гаплоидного характера последних. Не может быть единым происхождение полярных капсул также у гаплоидных спор миксоспоридий и диплоидных спор актиномиксидий. Не совпадают и механизмы, закрывающие отверстия, через которые выворачиваются полярные нити. В связи с этим мы полностью солидарны с мнением Грассэ и Лавета об отсутствии родства между книдоспоридиями и книдариями.

Все высказанные здесь критические замечания не оставляют сомнения в протозойном происхождении книдоспоридий. Успенская (1987б) считает, что, поскольку экструсомы чаще встречаются у свободноживущих жгутиконосцев, миксоспоридии должны происходить от них. Мы уже упоминали, что органоиды, конвергентно возникающие у разных представителей животного и растительного царства, одноклеточных и многоклеточных, не могут быть использованы при филогенетических построениях. Даже у близких друг к другу классов – миксоспоридий и актиномиксидий – их полярные капсулы образуются независимо друг от друга на разных стадиях жизненного цикла: у первых – на гаплоидной, у вторых – на диплоидной. При этом они образуются на последних этапах формирования спор. По-видимому, и в филогенезе они возникли позднее, чем створки, лишь когда появилась необходимость фиксации спор при выходе амебоидного зародыша в определенном месте пищеварительного тракта.

Книдоспоридии на протяжении всего жизненного цикла лишены жгутиков и центриолей. Это, а также амебоидное состояние и форма движения всех клеток на всех стадиях жизненного цикла (кроме полярных капсул и створок) заставляли многих исследователей предполагать, что книдоспоридии произошли от каких-то паразитических амеб. Однако трудно назвать более точно систематическую принадлежность их предков. Дофлейн (Doflein, 1899) считал возможным выводить их из фораминифер. Элементами сходства между последними и книдоспоридиями, казалось бы, могут служить, во-первых, чередование в жизненном цикле гаплоидной и диплоидной фаз (единственные два примера такого жизненного цикла в животном царстве), а также малое количество хромосом: у фораминифер также встречаются виды с 4 хромосомами в диплоидном состоянии. Однако эти признаки легко могли возникнуть конвергентно. С другой стороны, предположению о происхождении книдоспоридий от фораминифер мешает подмеченная Догелем (1951) закономерность, показывающая, что наличие скелета или раковины мешает переходу к паразитизму. Вообще выявлению предков книдоспоридий очень мешает сборный характер саркодовых. Единственным отличительным признаком этого таксона (типа или подтипа) является отсутствие жгутиков или их гомологов – ресничек. Имеется много примеров, свидетельствующих, что редукция этих органелл у разных таксонов саркодовых могла произойти независимо друг от друга и в разное время. Соответственно можно не сомневаться в том, что в будущем саркодовые будут разделены на несколько далеко не родственных типов. Это обстоятельство не может не помешать выявлению истинных предков книдоспоридий. Есть основание предполагать, что предки миксоспоридий – какие-то амебоидные одноклеточные организмы – утратили жгутики в результате длительного внутриклеточного паразитирования. Хотя большинство их представителей паразитируют в полостях желчных и мочевых пузырей, в мочевых канальцах и в самых

разнообразных тканях, у многих видов в процессе их онтогенеза наблюдается предварительное внедрение амебоидных зародышей или молодых вегетативных форм в клетки эпителия кишечника, желчного пузыря, мочеточников, мочевых канальцев и других органов. Это явление можно рассматривать как рекапитуляцию исходного места паразитирования миксоспоридий.

Освоение иовых экологических ниш, т. е. выход из клеток первоначально в полость желчного пузыря, а затем во все другие органы, сняло с миксоспоридий ограничение, вернее, запрет на увеличение размеров, что в конечном итоге привело к образованию колоссальных вегетативных стадий и резкому увеличению продуктивности спор. Характерно, что некоторые виды, и особенно представители целого отряда Multivalvulida, пошли по пути вторичной адаптации к паразитированию внутри клеток, предпочитая при этом мышечные волокна, т. е. крупные полиэнергидные образования.

12.3. История формирования фауны

Морфофизиологический и экологический анализ миксоспоридий позволяет более или менее четко воссоздать направление эволюции и родственные взаимоотношения между отдельными крупными и мелкими таксонами. Однако расположение филогенетической схемы во времени и наложение ее на определенные этапы геологического прошлого нашей планеты наталкиваются на труднопреодолимые препятствия. Они обусловлены полным отсутствием палеонтологического материала, вследствие чего паразитологам приходится пользоваться косвенными данными.

Поскольку в ряде случаев наблюдается филогенетический параллелизм в эволюции паразитов и их хозяев, многие авторы более или менее успешно используют палеонтологический материал по хозяевам для определения времени отдельных этапов эволюции их паразитов. Такого рода исследования провели Браун (Braun, 1925) на нематодах рода *Oesophagostomum,* паразитирующих на человеке и обезьянах, Феррис (Ferris, 1932) по вшам с этих же хозяев, Рубцов (1939, 1940) на желудочных оводах хоботных и непарнокопытных. Блестящий пример использования данных по палеонтологии и филогении парнокопытных для воссоздания эволюции паразитирующих в них инфузорий сем. Ophryoscolecidae, установления времени возникновения тех или иных этапов усложнения их организации, а также происхождения и дивергенции определенных таксонов (родов и видов) дают работы Догеля (1946, 1947в). В отношении паразитов рыб этот метод успешно применил Быховский (1957) для установления ряда этапов эволюции Monogenea. Все эти примеры, однако, касаются узкоспецифичных паразитов, строго приуроченных к своим хозяевам. Четко выраженный филогенетический параллелизм эволюции паразита и хозяина во всех этих случаях облегчает задачу изучения истории паразита.

Что касается миксоспоридий, то изучение их эволюции на фоне истории нашей планеты еще более затруднено, поскольку эти паразиты в большинстве своем имеют широкий круг хозяев, к которому они обычно не очень строго приурочены (Донец, 1963; Шульман, 1966). Тем не менее и здесь мы можем найти выход из положения путем сопоставления ряда косвенных данных как по самим миксоспоридиям (сравнительная и функциональная морфология, распределение по рыбам и акваториям и пр.), так и по их хозяевам (морфология, физиология, экология и история). Первая попытка в этом направлении была сделана Шульманом (1966). На основании распространения и распределения миксоспоридий по отрядам рыб он высказал некоторые предположения о месте и времени их возникновения.

Мы уже отмечали, что все роды с наиболее примитивными спорами (*Sphaeromyxa*) или вегетативными формами (*Ceratomyxa, Leptotheca, Ortholinea, Sinuolinea* и др.) паразитируют только в морских рыбах. Поэтому морское происхождение миксоспоридий не вызывает сомнений.

Весьма сложен вопрос о времени возникновения миксоспоридий, ибо от них не сохранилось никаких палеонтологических остатков. Ответ на него может дать анализ распространения миксоспоридий среди различных групп хозяев (Шульман, 1966). В классе Myxosporidia насчитывается в настоящее время более 1000 видов. Миксоспоридии встречаются только у позвоночных, живущих в воде. Единственным исключением являются 2 вида *Fabespora,* сумевших перейти на трематод, которые паразитируют в морских рыбах. Это единственные примеры паразитирования миксоспоридий в беспозвоночных.

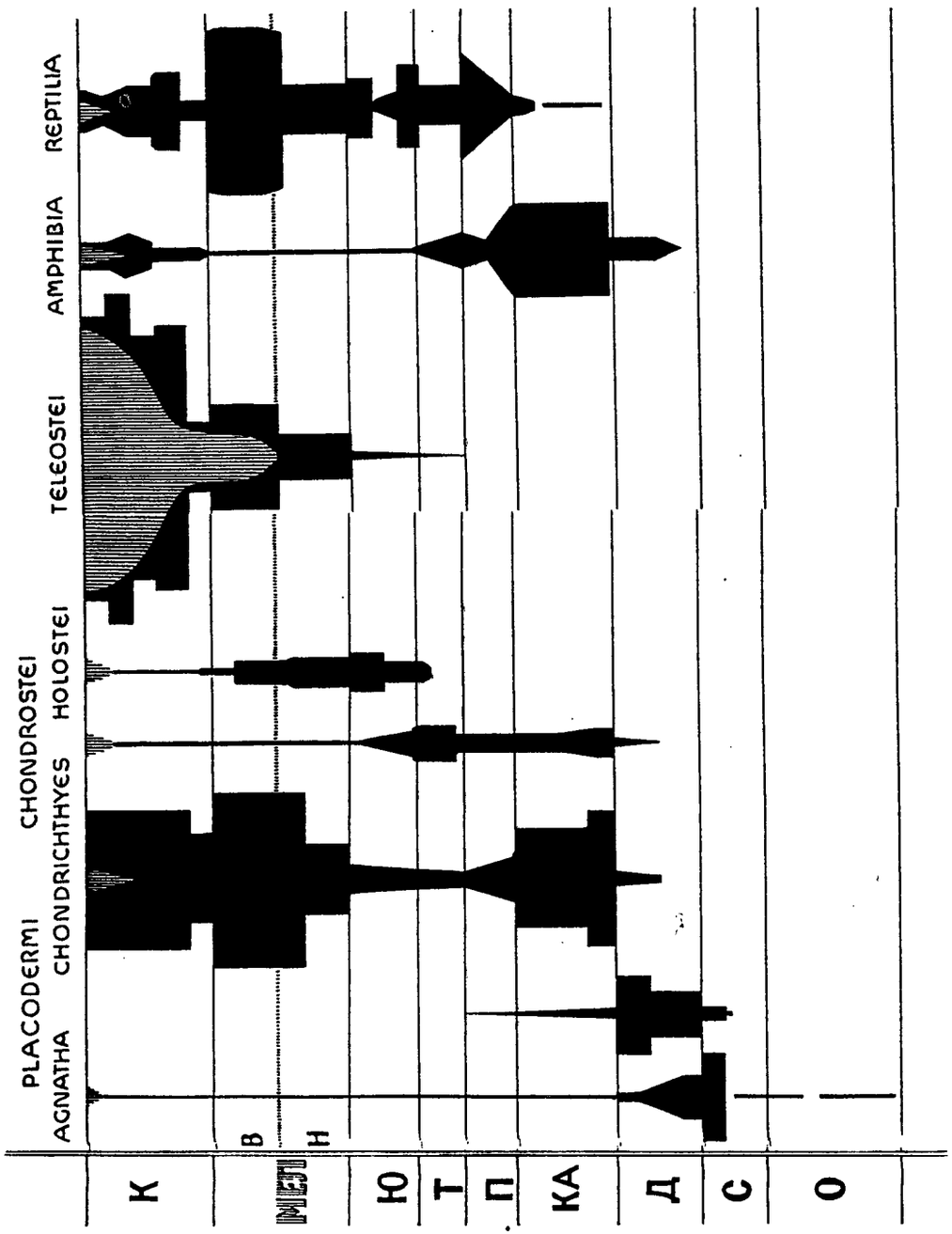
Среди водных позвоночных миксоспоридии распространены крайне неравномерно. Так, для Agnatha отмечены только 3 вида: представитель *Sphaerospora* у миног и *Leptotheca* и *Ceratomyxa* у миксин. Эти виды нельзя считать самыми примитивными. Все остальные миксоспоридии обнаружены на Gnathostomata.

Далее, 13 видов найдены у амфибий, 6 видов у рептилий. Все прочие встречаются только у рыб. Однако и здесь не наблюдается равномерного распределения по различным систематическим группам. Для класса хрящевых рыб (Chondrichthyes) указано 35 видов, причем исключительно на представителях подкласса Elasmobranchia. Из них 10 видов – *Ceratomyxa,* 4 – *Leptotheca,* 20 – *Chloromyxum* и 1 – *Myxidium.* Все они не могут быть причислены к примитивным, ибо даже *Myxidium,* относящийся к Bipolarina, – более высоко организован, чем представители семейств Sphaeromyxidae и Sinuolineaidae.

Все остальные виды найдены на представителях костных рыб (Osteichthyes). В пределах этого класса 1 сильно специализированный тканевой паразит – *Agarella gracilis* отмечен для представителя подкласса двоякодышащих (Dipnoi). Все остальные виды сосредоточены в подклассе лучеперых (Actinopterygia). Однако в пределах и этого таксона они распределяются крайне неравномерно. В надотряде хрящевых ганоидов (Chondrostei) обнаружен только 1 вид миксоспоридий, в надотряде костных ганоидов (Holostei) 2 вида. Все остальные 1028 видов, т. е. подавляющее большинство, обнаружены у представителей надотряда костистых рыб (Teleostei).

Столь явное предпочтение миксоспоридий надотряду Teleostei свидетельствует в пользу реальности существования этого хорошо очерченного таксона. Как отмечал Шульман (1966), такое распределение плохо увязывается с системой Берга (1940), полностью упразднившего таксоны Chondrostei, Holostei и Teleostei. Соответственно коррективы, внесенные в систему Берга Рассом и Линдбергом (1971) и другими ихтиологами, хорошо согласуются с паразитологическими данными.

Хотя Шульман (1966) и не считал возможным вносить какие-либо изменения в систему рыб только на основании паразитологических данных, он, однако, отмечал, что такое распределение миксоспоридий свидетельствует о том, что к моменту возникновения миксоспоридий все указанные выше группы рыб успели достаточно хорошо обособиться друг от друга. Более того, по-видимому, именно в это время Chondrostei и Holostei уже пережили время расцвета и резко уменьшили свою численность и распространение, в то время как пришедшие им на смену Teleostei не только успели появиться, но и вошли в период необычайного для рыб расцвета, продолжающегося до нашего времени. Вместе с этими хозяевами, по-видимому, имел место и расцвет миксоспоридий, которые не только широко распространились среди Teleostei, но и сравнительно в небольшом числе перешли на другие группы рыб и водных позвоночных. Именно поэтому на представителях последних не найдены виды, относящиеся к наиболее примитивным группам миксоспоридий.



На рис. 248 представлена полусхематическая диаграмма развития во времени различных групп позвоночных по Мюллеру (Müller, 1955). В задачу этой схемы не входит раскрытие филогенетических взаимоотношений групп; она только отражает степень распространения той или иной группы в определенный геологический период. Ширина фигуры отражает в масштабе количество известных родов для каждого периода. Черным цветом изображены позвоночные хозяева; продольными полосками – паразитирующие на них миксоспоридии, причем ширина изображения миксоспоридий очень приблизительно соответствует количеству видов. Поскольку количество видов миксоспоридий, обнаруженных на Teleostei (около 1000), не сопоставимо с количеством видов, обнаруженных на других видах позвоночных (единицы, в лучшем случае десятки – всего 61), масштабы изображения миксоспоридий в принципе не соблюдены, хотя рисунок в какой-то степени отражает явное преобладание видов на Teleostei.

Из рис. 248 видно, что именно в позднем мелу начался пышный расцвет Teleostei, в то время как наиболее близкие к ним в систематическом отношении группы Chondrostei и Holostei начали приходить в упадок и не имели столь широкого распространения. Именно поэтому, а также, как мы увидим дальше, по ряду экологических причин, миксоспоридии „связали свою судьбу" с Teleostei. По-видимому, вообще становление и расцвет какой-нибудь группы паразитов должен совпадать с расцветом, т. е. биологическим прогрессом, определенной группы хозяев. Соответственно мы считаем началом существования миксоспоридий поздний мел, учитывая при этом, что все примитивные роды миксоспоридий обнаружены именно на хозяевах, возникших в позднем мелу. Что касается миксоспоридий, найденных на других группах позвоночных, то, как мы уже неоднократно отмечали, они относятся к более продвинутым таксонам. Поэтому мы полагаем, что переход их на данных хозяев совершился в более позднее время. Освоение миксоспоридиями хрящевых рыб и рептилий, находящихся в позднем мелу в расцвете, по-видимому, исключалось различными экологическими факторами. Однако даже в группе Teleostei миксоспоридии распределены неравномерно. Мы уже отмечали, что они сравнительно четко разделяются на морские и пресноводные виды. При этом число пресноводных видов, как видно из табл. 10 (раздел 6.1.2), заметно превышает число морских.

На первый взгляд, может возникнуть впечатление, что миксоспоридии – преимущественно паразиты пресноводных рыб и, возможно, имеют пресноводное происхождение. Однако если обратиться к вышеупомянутой таблице, то мы увидим, что преобладание пресноводных видов связано только с подотрядом Platysporina из отряда Bivalvulida. Во всех других подотрядах морские миксоспоридии явно преобладают. Это особенно важно в отношении подотрядов Sphaeromyxina и Bipolarina, которых мы считаем исходным. Более того, как видно из таблицы, род *Sphaeromyxa* с самыми примитивными спорами, равно как и весь подотряд Sphaeromyxina, встречается только в море. Большинство родов этого подотряда – также морские и только у 2 родов – *Myxidium* и *Zschokkella* число пресноводных видов преобладает. Аналогичную картину мы можем наблюдать у другого подотряда – Eurysporina, где преобладание пресноводных видов имеет место только в 2 родах –

Рис. 248. Полусхематическая диаграмма развития во времени различных групп водных позвоночных и миксоспоридий (из: Müller, 1955, с изменениями).

Темным цветом изображены группы позвоночных. *Толщина столбиков* примерно отражает число их родов. *Заштрихованные участки* примерно отражают число паразитирующих на них видов миксоспоридий. *О* – ордовик, *С* – силур, *Д* – девон, *КА* – карбон, *П* – пермь, *Т* – триас, *Ю* – юра, *В* и *Н* – верхний (поздний) и нижний (ранний) мел, *К* – кайнозой.

Sphaerospora и *Chloromyxum* и где опять-таки наибольшее преобладание морских видов наблюдается у родов с самыми примитивными плазмодиями (*Ceratomyxa* и *Leptotheca*). Весь отряд Multivalvulida чисто морской. Подотряд же Platysporina, за счет которого и создается преобладание пресноводных видов, ни по строению спор, ни по характеру вегетативных форм нельзя считать примитивным. Поэтому морское происхождение миксоспоридий не вызывает сомнений.

Если мы обратим внимание на распределение миксоспоридий по отдельным отрядам рыб, то увидим, что наибольшее число видов миксоспоридий встречается у 5 отрядов: Cypriniformes, Perciformes, Clupeiformes, Pleuronectiformes и Gadiformes. Поскольку у всех остальных отрядов рыб число паразитирующих на них видов миксоспоридий не превышает 12, можно с уверенностью предполагать, что возникновение и развитие миксоспоридий связано в основном именно с этими 5 наиболее многочисленными отрядами.

Можно было бы связать возникновение миксоспоридий с самым древним из ныне существующих отрядов – Clupeiformes, подотряд которого – Clupeidei – возник еще в раннем мелу. Однако зараженность этого отряда сравнительно невелика. Для него указывается только 91 вид миксоспоридий, относящихся к 15 родам. Что касается подотряда Clupeidei, то на нем обнаружено только 17 видов. Из них лишь 1 – представитель *Sphaeromyxa*, 6 – *Ceratomyxa* и 1 – *Leptotheca*. Все это свидетельствует в пользу предположения, что миксоспоридии, возникнув на представителях каких-либо других, более поздних отрядов рыб, уже потом в сравнительно небольших масштабах перешли на морских представителей Clupeiformes. В позднем мелу появилось еще 9 новых отрядов, большинство из которых (кроме Cypriniformes и Lepidosteiformes) были морскими (Линдберг, 1948).

Cypriniformes хотя и насчитывает наибольшее число видов миксоспоридий – 360, однако как пресноводная группа рыб не может быть исходным для миксоспоридий. К тому же и разнообразие паразитирующих на нем миксоспоридий невелико – всего 14 преимущественно пресноводных родов. Полностью отсутствуют *Sphaeromyxa* с примитивными спорами, очень невелико число видов с наиболее примитивными плазмодиями (*Ceratomyxa* 3 вида, *Leptotheca* 1), заражение которыми носит явно вторичный характер. Приуроченность наиболее примитивных родов к морским водоемам свидетельствует о том, что Myxosporea в том виде, в каком мы их сейчас представляем, могли возникнуть только после вторичной миграции пресноводных рыб в море. Эту миграцию, связанную, по-видимому, с резким сокращением пресноводных водоемов, совершили костистые рыбы, давшие в позднем мелу большое количество новых морских отрядов и подотрядов. Примерно в это же время, по всей вероятности, и возникли миксоспоридии, связавшие свое существование в основном с костистыми рыбами из группы Teleostei.

Среди морских рыб, по-видимому, наибольшую роль в возникновении и формировании миксоспоридий, по мнению Шульмана (1966), сыграл отряд Perciformes, возникший в позднем мелу. По числу обнаруженных на нем видов миксоспоридий (320) он стоит на втором месте после Cypriniformes, однако заметно превосходит его по разнообразию родов – 22. В этом отряде встречено наибольшее число представителей *Sphaeromyxa* с примитивными спорами (13 видов), *Ceratomyxa* (50) и *Leptotheca* (16) – с примитивными плазмодиями. Это в какой-то мере свидетельствует в пользу предположения, что возникновение миксоспоридий связано именно с появлением данного отряда. В дальнейшем отряд Perciformes сыграл большую роль в развитии миксоспоридий, чему в значительной мере способствовало его разнообразие, большое количество семейств, родов и видов, занимающих самые разнообразные экологические ниши. Несомненно, весь отряд Multivalvulida также связан с Perciformes, поскольку у них найдено наибольшее число видов этих миксоспоридий. Таким образом, отряд Perciformes сыграл большую роль не только

в происхождении миксоспоридий, но и во всей их эволюции и освоении моря. Это не исключало, конечно, использования в качестве хозяев представителей других отрядов рыб, в первую очередь Clupeiformes и особенно Pleuronectiformes (84 вида) и Gadiformes (56 видов). Существенную роль в относительном богатстве миксоспоридиями последних двух отрядов сыграла приуроченность их представителей, особенно Pleuronectiformes, ко дну, что в некоторой степени увеличивало вероятность заражения их и в условиях моря. Все же эти отряды по сравнению с Perciformes играют для миксоспоридий явно второстепенную роль. Следует при этом отметить, что Pleuronectiformes произошли от Perciformes и многими ихтиологами включаются в данный отряд. Если принять именно эту точку зрения, то Perciformes и по числу паразитирующих в нем видов миксоспоридий превзойдет даже отряд Cypriniformes. Таким образом, С. С. Шульману удалось, во-первых, выявить исходное место паразитирования миксоспоридий – желчный пузырь, во-вторых, примерно установить время их возникновения – поздний мел и, наконец, связать это возникновение с появлением окунеобразных. Это позволило создать более или менее обоснованную схему эволюции данного класса. Однако многие важные этапы эволюции миксоспоридий – возникновение подотрядов, семейств и родов – оказались в значительной мере оторванными от истории их хозяев Teleostei и от геологического прошлого нашей планеты. Эти пробелы попыталась восполнить Донец (1979а), использовав накопившийся за истекший период материал по фауне, экологии и распространению миксоспоридий, а также все новые данные о функциональной морфологии спор.

В настоящей работе мы обобщаем все эти данные и используем при этом также все многочисленные сведения, полученные в результате исследования морских миксоспоридий, где руководящая роль принадлежит А. А. Ковалевой. Сведения по геологии и палеонтологии взяты из основных руководств (Kayser, 1908; Страхов, 1938, 1948; Архангельский, Страхов, 1938; Жинью, 1952; Наливкин, 1962; Синицын, 1962; Флеров и др., 1974, и др.).[5] Использованы также работы ихтиологов по систематике, палеонтологии, экологии и зоогеографии рыб (Берг, 1909, 1940, 1949; Линдберг, 1950, 1955а, 1955б; Никольский, 1953а, 1953б, 1954, 1956; Яковлев, 1961, 1964; Лебедев, 1959, и др.).

Прежде всего следует подчеркнуть, что рыбы в отличие от большинства их паразитов, в том числе и миксоспоридий, имеют не морское, а пресноводное происхождение, о чем, по мнению физиологов (Smith, 1929, 1930, 1931, 1932, 1943, 1957; Гинецинский, 1961, 1963, и др.), неоспоримо свидетельствует наличие у рыб гломерулярной системы, необходимой лишь в условиях пресноводной среды для выведения избытка воды, беспрерывно проникающей в организм. В пользу пресноводного происхождения рыб неоднократно высказывался и Л. С. Берг.

Хрящевые и костные рыбы в разное время осуществляли выход в море. Как уже отмечалось, основную роль в возникновении миксоспоридий должны были сыграть Teleostei, появившиеся в морях в позднем мелу. Если проследить историю позднемелового периода, то окажется, что в это время действительно создались условия, благоприятствующие возникновению миксоспоридий на морских костистых рыбах. Прежде всего именно в позднем мелу в морях имел место расцвет настоящих костистых рыб. Первые их представители появились еще в триасе, но были длительное время очень малочисленны; в раннем мелу они встречаются уже сравнительно часто, а в позднем – в массовом количестве, составляя господствующую группу среди морских рыб.

---

[5] Кроме указанных работ были также использованы: „Палеогеография СССР", т. 3, 4 (1975), „Атлас литолого-палеогеографических карт" (1961, 1967, 1972) и „Основы палеонтологии", т. 2 (1964).

Как уже отмечалось выше, представители Clupeidae, известные в морях еще с раннего мела, не могли сыграть большой роли в возникновении и становлении миксоспоридий, поскольку были пелагическими рыбами, приуроченными к акваториям с большими глубинами. И в настоящее время роль морских сельдевых как хозяев миксоспоридий незначительна.

Между тем в позднем мелу произошло массовое появление в море костистых рыб, среди которых преобладали окунеобразные (Perciformes), чему, вероятно, способствовала грандиознейшая в истории Земли трансгрессия моря, имевшая место в сеноманском веке. „Это была величайшая из трансгрессий, которые когда-либо видела Земля. Необъятные поверхности, которые были до сих пор континентальными, были затоплены морем и покрыты меловыми осадками" (Kayser, 1908, с. 455). Далее тот же автор указывает еще на одну особенность этой трансгрессии, имевшую очень большое значение для возникновения и становления миксоспоридий: „В эпоху сеномана море достигло своего наибольшего распространения, однако глубина его оставалась еще ничтожной. Лишь в последующее туронское время достигла она своего наибольшего значения, в то время как расширения моря уже не происходило" (Там же, с. 456). Именно эти обширнейшие мелководья должны были в сеномане сыграть роль одного из самых благоприятных факторов для существования и распространения только что возникших миксоспоридий, еще несовершенные споры которых не имели приспособлений для парения в толще воды. На обширнейших шельфах развилась и широко распространилась богатая фауна бентосных животных.

К этому времени приурочено появление и расцвет основных потребителей бентоса – окунеобразных. Этот фактор также весьма благоприятствовал прохождению жизненного цикла миксоспоридий, особенно первых примитивных видов, чьи споры еще были слабо приспособлены к парению. Таким образом, анализ геологических и палеонтологических данных с большой долей вероятности не только подтвердил предположение о появлении миксоспоридий на окунеобразных в позднем мелу, но и позволил уточнить время их возникновения: в начале позднего мела–сеномане (Донец, 1979а).

Остается недостаточно ясным вопрос о причинах массового появления окунеобразных в морях позднего мела. Если согласиться с мнением большинства ихтиологов о том, что Perciformes не произошли от Clupeiformes, то более вероятным окажется предположение, что Perciformes возникли не в море, а мигрировали из пресноводных водоемов вследствие трансгрессии, залившей основные равнинные участки рек. Однако для правильного понимания причин возникновения миксоспоридий более актуален не вопрос о происхождении Perciformes, а установленный палеонтологами факт, что окунеобразные в сеномане были приурочены к мелководным участкам моря и брали пищу со дна.

Последующее углубление морских бассейнов в туроне, а также начавшаяся в сезоне и достигшая своего апогея в датском веке крупная регрессия должны были резко изменить условия существования миксоспоридий. Возникла необходимость адаптации к новым экологическим условиям. Для освоения новых экологических ниш (более глубокие места, рыбы, берущие пищу из толщи воды, разные уровни водной толщи и т. п.) первоочередной должна быть адаптация спор к парению. Следовательно, можно предполагать, что почти сразу же за возникновением миксоспоридий имела место их бурная эволюция именно в этих направлениях. Только у Sphaeromyxina, эволюция которых пошла по пути интенсификации пристеночного пищеварения (Шульман, 1966) и связанного с этим резкого увеличения размеров вегетативных форм, адаптация проявилась не в усовершенствовании спор, а в колоссальном увеличении количества последних. По всей вероятности, это обстоятельство и способствовало сохранению форм с более примитивными

спорами до настоящего времени. У всех остальных миксоспоридий сохранение относительной примитивности вегетативных форм компенсировалось существенным усовершенствованием строения спор в направлении приспособления к парению на определенном уровне, что увеличивало возможности попадания их в хозяина (рис. 240).

О том, что широкая радиация миксоспоридий и связанное с ней возникновение многих современных родов, семейств и даже подотрядов приходится именно на это время, свидетельствует, во-первых, широкое распространение почти всех родов по морским акваториям, во-вторых, то, что подавляющее большинство родов возникло в желчном пузыре, т. е. до освоения миксоспоридиями других органов.

Вначале, вероятно, имел место расцвет исходного и самого древнего подотряда Sphaeromyxina, о чем свидетельствует широкое, а иногда и всесветное распространение видов сем. Sphaeromyxidae (*Sphaeromyxa balbiani, Auerbachia anomala*). После усовершенствования спор эстафета перешла к возникшему от *Sphaeromyxa* подотряду Bipolarina. Однако возможности к изменению формы спор, и особенно к их удлинению, у его представителей все же были ограничены. Более перспективным в этом плане оказался произошедший от Bipolarina, по-видимому на ранних этапах эволюции, подотряд Eurysporina, створки спор которого вытянулись в направлении, перпендикулярном плоскости шва, а полярные капсулы расположились в этой же плоскости. В нем также возникло характерное для современной фауны большое число родов со спорами самой разнообразной формы. Результатом этого стало широкое распространение миксоспоридий в морских акваториях, в первую очередь среди Perciformes, приверженность к которым, как мы уже отмечали, сохранилась у этих паразитов до настоящего времени. Это, однако, не исключало перехода (иногда в сравнительно широких масштабах) и на другие отряды костистых рыб и их освоение (в первую очередь тех, кто больше связан с дном, – Pleuronectiformes и Gadiformes).

Прогрессивное развитие Bipolarina и Eurysporina продолжалось, видимо, в течение всего палеогена, ибо в это время, как и в позднем мелу, в фауне рыб господствовали костистые рыбы, и в первую очередь окунеобразные.

Мощная трансгрессия, достигшая апогея в эоцене, и сменившая ее регрессия в олигоцене должны были способствовать дальнейшей выработке у миксоспоридий самых разнообразных адаптаций как к мелководьям, так и (после сокращения площади последних) к глубоким акваториям. Однако в отличие от позднего мела, где, как указывалось выше, имело место образование основных родов Bipolarina и Eurysporina, в эти периоды эволюция миксоспоридий шла по пути освоения возможно большего числа хозяев и акваторий, а также в направлении увеличения числа видов внутри родов.

Возможно, в это же время началось освоение миксоспоридиями новых для них органов – мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев. Этот процесс, как видно из табл. 25–29 (раздел 12.1), протекал у разных родов независимо друг от друга: в разное время и в разных масштабах. Не исключена также возможность возникновения тех немногочисленных морских родов, которые не обнаружены в желчном пузыре (*Ortholinea, Davisia, Noblea, Schulmania*). Однако более точное время возникновения указанных выше таксонов мы назвать пока не можем.

Вместе с тем на границе палеогена и неогена произошли события, определившие, по-видимому, появление и развитие миксоспоридий в пресных водах. Ранний палеоген унаследовал пресноводную фауну позднего мела, которая и образовала ядро верхнетретичной пресноводной ихтиофауны. В пресных водах она состояла из представителей хрящевых ганоидов (Acipenseridae и Polyodontidae), костных ганоидов (Amiidae и Lepidosteidae) и некоторых пресноводных сельдеобразных. Это были частично реофильные речные виды, а в значительной мере – лимнофильные

озерно-болотные рыбы, населяющие стоячие и медленнотекущие водоемы тропических лесов (Яковлев, 1964). Для последних была характерна резкая стратификация, благодаря которой в придонных слоях не только болот, но и озер, создавалась заморная зона. Следствием этого явилось полное отсутствие бентосоядных рыб и исключительное однообразие экологических типов. Преобладали хищники, планктофаги были представлены очень слабо. Подобные условия не способствовали ни появлению, ни развитию миксоспоридий, так как их споры, попав на дно, уже никогда не смогли бы попасть в хозяина. В этом плане становится понятным почти полное отсутствие миксоспоридий на хрящевых (Chondrostei) и костных (Holostei) ганоидах.

Начавшиеся в олигоцене процессы горообразования и связанная с ними регрессия Мирового океана, получившие еще большее развитие в неогене, способствовали появлению многочисленных речных бассейнов. Поскольку в это же время имело место возрастание континентальности климата, вызвавшее значительное ухудшение условий в водоемах в определенные сезоны, создались предпосылки для существенных изменений в составе пресноводной фауны. На смену лимнофильной ихтиофауне начала третичного периода в Евразии, а затем и в Америке приходит новая озерно-речная фауна, которая в неогене становится господствующей. Эта новая фауна слагалась отчасти из морских вселенцев – окунеобразных, частично из карповых и щуковых. Представители последних двух семейств существовали и в древних пресноводных водоемах, однако их удельный вес был крайне мал.

В фауне неогена особого расцвета достигли карповые. Это обстоятельство не могло не оказать существенного влияния на дальнейшую эволюцию миксоспоридий. Вместе с окунеобразными, оказавшимися основными хозяевами морских миксоспоридий, в пресные воды должны были широким фронтом внедриться и эти паразитические организмы. То обстоятельство, что роды *Myxidium, Zschokella, Sphaerospora* и *Chloromyxum* богато представлены в пресных водоемах всего земного шара, подтверждает наше предположение, что эти основные роды подотрядов Bipolarina и Eurysporina сформировались и широко распространились в морских акваториях до вселения окунеобразных в пресные воды в олигоцене.

Защитная функция створок спор и совершенная осморегуляторная система хозяев – рыб (организм последних более или менее обеспечивает постоянное осмотическое давление для паразита) создали предпосылки для сравнительно легкого перехода миксоспоридий в пресные воды. В новой среде они, естественно, столкнулись с новыми для них условиями. Прежде всего в пресной воде увеличилась скорость погружения спор. Однако это обстоятельство не могло сильно затруднить существование миксоспоридий, поскольку глубина пресноводных водоемов почти повсеместно уступает глубинам морских акваторий.

Вторым важным моментом в эволюции пресноводных миксоспоридий могло быть обилие, если не преобладание среди карповых бентофагов. Благодаря этому быстро опускающиеся и в массе скапливающиеся на дне споры получали особо благоприятные возможности для попадания в хозяев, берущих пищу со дна. Соответственно более быстрое опускание спор в большей мере способствовало повышению вероятности заражения бентосоядных рыб. Кроме того, быстрое опускание уменьшает снос спор даже при сильном течении, которое в реках становится важным фактором, влияющим на существование и распространение миксоспоридий. В связи с этим появление в амебоидном зародыше йодофильной вакуоли, которая, как показали эксперименты, утяжеляет спору (Донец, Подлипаев, 1974), оказалось важным шагом в адаптации миксоспоридий к рыбам, берущим пищу со дна водоема, в первую очередь к карповым. Именно поэтому расцвет пресноводных миксоспоридий оказался тесно связанным с последними. Достаточно сказать, что сейчас у карпообразных (в первую очередь у карповых) обнаружено более

360 видов миксоспоридий, хотя их фауна в основных водоемах, где господствуют карповые (Южная Азия, особенно Индия, Африка), изучена еще крайне недостаточно. Вместе с тем фауна миксоспоридий карпообразных по сравнению с таковой окунеобразных отличается сравнительно небольшим разнообразием – всего 14 родов. Из подотрядов Bipolarina и Eurysporina более или менее богато представлены лишь 3 рода: *Sphaerospora* 16, *Myxidium* 25, *Chloromyxum* 40 видов. Основная же масса миксоспоридий, приуроченных к карпообразным, – это представители самого богатого видами подотряда Platysporina. Этот подотряд возник в пресных водах, по-видимому, от Bipolarina через посредство миксоспоридий со спорами типа *Neomyxodolus,* уже имеющими йодофильную вакуоль. При этом из 468 видов Platysporina на долю видов, обладающих йодофильной вакуолью, приходится 385.

В пресноводных рыбах в отличие от морских, имеющих большое количество (свыше 100 тысяч) хорошо развитых мальпигиевых клубочков (диаметр свыше 60 мкм), создались благоприятные условия для перехода миксоспоридий к паразитированию в тканях. Именно поэтому переход Bivalvulida к тканевому паразитизму осуществился в пресной воде. Однако для представителей Bipolarina и Eurysporina этот переход оказался весьма затруднен. В первом подотряде к тканевому паразитизму смогли перейти только представители рода *Myxidium,* во втором – представители родов *Sphaerospora, Chloromyxum, Caudomyxum, Wardia.* Всего же к паразитированию в тканях смогли приспособиться около 20 видов (табл. 25–29). По мнению Шульмана (1966), это связано с тем, что тканевой паразитизм требует особой прочности спор. Большинство Bipolarina и Eurysporina имеют недостаточно устойчивые к раскрыванию споры. Представители упомянутых выше родов имеют только удовлетворительные, с точки зрения прочности, споры.

Иное положение наблюдается в подотряде Platysporina, возникшем из Bipolarina уже в пресных водах (табл. 27, 29). Переход полярных капсул на один полюс споры и расположение их в плоскости шва создали предпосылки для уменьшения толщины спор, что в свою очередь сделало их заметно более устойчивыми к раскрыванию. Усилившаяся в связи с этим прочность споры увеличила возможности освоения тканей. Platysporina широким фронтом перешли к тканевому паразитизму: 11 из 13 родов этого подотряда – исключительно тканевые паразиты. Полостной паразитизм сохранился лишь у представителей одного небольшого рода *Hoferellus* (1 вид в желчном пузыре, 1 в мочевом, 2 в мочевых канальцах) и у 1 вида *Spirosuturia.* Переход к паразитированию в тканях обеспечил резкое увеличение размеров вегетативных форм и соответственно продукции спор, что не могло не способствовать заметному биологическому прогрессу Platysporina – самого молодого подотряда в отряде Bivalvulida. Этот полностью пресноводный подотряд, естественно, отсутствовал у морских костистых рыб позднего мела. Не мог он существовать и на представителях озерно-болотной и речной фауны пресноводных водоемов палеогена. Следовательно, его возникновение примерно может быть приурочено к олигоцену. За сравнительно короткий промежуток времени подотряд Platysporina превратился в самую многочисленную группу миксоспоридий, освоившую все без исключения органы и ткани рыб, включая нервную, хрящевую и костную.

Наибольшего развития, как мы уже отмечали, достигло сем. Myxobolidae, эволюция которого тесно связана с расцветом карповых. Широкая радиация Cyprinidae вызвала соответствующую радиацию Platysporina. Появление планктофагов и хищников, добывающих пищу из толщи воды, привело к необходимости возникновения приспособлений к парению у спор, уже адаптированных к быстрому опусканию. Происходит уменьшение (но не исчезновение) йодофильной вакуоли, появление нитей (*Hoferellus*) и отростков (*Henneguya, Phlogospora, Neohenneguya*) и т. п. По данным Подлипаева (1972), в полости споры *Henneguya* накапливается

относительно большое количество экскреторного жира, что также способствует повышению плавучести спор. Возможно, что отсутствие йодофильной вакуоли в сем. Myxosomatidae (*Myxosoma, Agarella*) связано с исчезновением этого органоида вообще, что в таком случае можно рассматривать как средство к замедлению погружения спор (Донец, 1979а). К тому же у *Agarella* имеет место уменьшение размеров спор и появление у них хвостовых отростков.

Хотя основной путь эволюции Platysporina, и особенно Myxobolidae, связан с карповыми, это не исключает использования в качестве хозяев представителей других отрядов и семейств рыб, чему в значительной мере способствует широкая и, как правило, не строго проявляющаяся специфичность миксоспоридий. В широких масштабах эти миксоспоридии перешли на представителей окунеобразных, щуковых, лососевых, хариусовых, вьюновых, сомовых и других костистых рыб. В заметно меньших масштабах осуществился переход миксоспоридий на другие группы рыб и водных позвоночных.

Слабо инвазированными оказались не только хрящевые, но даже отдельные группы костистых рыб (Holostei и Chondrostei). Подобное явление легко объяснимо историей формирования ихтиофауны. В то время, когда миксоспоридии, используя окунеобразных, вошли в пресные воды и дали небывалую вспышку видов на карповых, окуневых и других Teleostei (олигоцен), хрящевые и особенно костные ганоиды мало-помалу уступали свои позиции и в значительной мере вымерли. Сравнительно узкий круг хозяев при относительно нестрогом проявлении специфичности – несомненно результат молодости всего класса Myxosporea. К настоящему времени мы застаем миксоспоридий лишь на начальных этапах освоения иовых хозяев, находящихся за пределами существования костистых рыб. Образно говоря, они лишь сделали первые шаги в этом направлении.

Проведенный анализ позволяет не только объяснить причинно-следственные связи между морфологическими особенностями спор, условиями существования в определенные исторические эпохи, появлением и развитием тех или иных таксонов миксоспоридий, но и упорядочить и уточнить филогенетическую схему Шульмана (1966), связав происхождение определенных групп с историей морских и пресноводных акваторий и их ихтиофауны (рис. 240). Проведенный анализ не только подтверждает основные положения, высказанные Шульманом, но и дает возможность существенно дополнить и уточнить его филогенетическую схему, увязав ее с геологическими периодами и с определенными важными моментами истории костистых рыб.

С большой долей вероятности можно утверждать, что уже в позднем мелу произошла мощная радиация возникших в сеномане миксоспоридий. Именно в это время сформировался подотряд Sphaeromyxina, затем от него обособился подотряд Bipolarina, от которого ответвился Eurysporina и возникли все основные роды обоих подотрядов (рис. 240). Вместе с тем Platysporina возникли заметно позднее, а не одновременно, как это отмечал Шульман (1966). С другой стороны, представители Eurysporina проникли в пресные воды не позднее других подотрядов, как это было упомянуто у Шульмана (1966), а одновременно с ними – в олигоцене, когда уже существовали и были широко распространены основные роды Bipolarina и Eurysporina. Нет оснований считать, что окунеобразные и другие рыбы, внедряясь в пресные воды, занесли с собой только представителей Bipolarina, оставив в морях Eurysporina. Скорее, можно говорить о том, что вселение Eurysporina в пресные воды проходило в менее широких масштабах вследствие далеко зашедшей специализации некоторых родов к жизни в морях. Часть из них, наиболее адаптированных к морскому образу жизни, так и не смогла приспособиться к обитанию в пресноводных хозяевах. Так, у самого крупного рода *Ceratomyxa,* насчитывающего более 100 видов, только 2 (*C. shasta* и *C. hongzensis*) паразитируют в пресноводных

рыбах. Судя по примитивности вегетативной формы *C. shasta* и большой патогенности, можно предполагать, что переход этого паразита в пресные воды произошел сравнительно недавно. То же, по-видимому, можно сказать и о роде *Leptotheca,* из 40 видов которого только 3 встречаются в пресноводных рыбах. Это относится и к некоторым другим родам. Совсем не встречаются в пресноводных рыбах представители родов *Parvicapsula, Neoparvicapsula, Alataspora, Pseudalataspora, Coccomyxa* и др.

Таким образом, в подотряде Eurysporina внедрение в пресные воды в широких масштабах смогли осуществить представители лишь 2 родов – *Sphaerospora* и *Chloromyxum.* Роды *Myxobilatus, Podospora, Caudomyxum* и *Wardia,* по всей вероятности, возникли уже в пресных водах.

Род *Podospora,* амебоидный зародыш которого приобрел йодофильную вакуоль, произошел непосредственно от *Sphaerospora.* От него уже, по-видимому, произошел *Myxobilatus* путем вытягивания спор и появления на них хвостовых отростков. Оба эти рода относятся к сем. Myxobilatidae, характерной особенностью которого является наличие йодофильной вакуоли. Большинство представителей *Myxobilatus* – паразиты пресноводных или солоноватоводных рыб, и лишь единичные виды (*M. platessae, M. minutus* и *M. convexum*), по всей вероятности, вторично перешли к паразитированию в морских рыбах. Сравнительно большое число видов, паразитирующих на солоноватоводных рыбах (в первую очередь колюшках), позволяет предполагать возможность возникновения этого рода в эстуариях. Род *Wardia* явно происходит от рода *Sphaerospora.* Поскольку он обнаружен не только в Северной Америке, но и в Азии (Бочарова, Донец, 1974), можно предполагать, что он произошел очень давно – в конце олигоцена–миоцене.

Что касается рода *Caudomyxum,* то малое число видов и неширокое распространение заставляют предполагать его недавнее происхождение от *Chloromyxum*: в плиоцене или даже в голоцене.

В отношении подотряда Bipolarina можно сказать, что, вероятно, и здесь часть основных родов, возникших во время радиации в позднем мелу и в палеогене (*Sphaeromyxa, Myxoproteus, Sinuolinea, Ortholinea* и др.), не смогли перейти к жизни в пресных водах. Внедриться в пресные воды в олигоцене смогли представители только 2 родов – *Myxidium* и *Zschokkella.*[6]

Сравнительно бедные по видовому составу роды, встречающиеся только в морях, – *Ortholinea, Davisia, Fabespora, Coccomyxa* – возникли, по всей вероятности, в кайнозое. *Ortholinea* и *Davisia,* паразитирующие только в мочевом пузыре, могли произойти в палеогене, когда, по нашим предположениям, уже осуществилось освоение миксоспоридиями мочевого пузыря и мочеточников. Небогатые видами роды *Coccomyxa* и *Fabespora* возникли, вероятно, еще позднее, однако их слабая изученность лишает нас возможности высказывать более точные предположения.

Значительный интерес представляет близкий к *Zschokkella* род *Neomyxobolus,* отмеченный только для пресных вод и обладающий амебоидным зародышем с йодофильной вакуолью. Как уже отмечалось, этот органоид конвергентно возникает в разных подотрядах только в пресноводных, а возможно, и в солоноватоводных водоемах. Соответственно происхождение *Neomyxobolus* от рода *Zschokkella* уже в пресных водах не вызывает сомнений. До недавнего времени род *Neomyxobolus* был известен лишь для Сино-индийской области, что дало нам повод

[6] Учитывая все вышеизложенное, нельзя согласиться еще с одной деталью в филогенетической схеме С. С. Шульмана. В ней все вселившиеся в пресные воды Bipolarina и Platysporina, с одной стороны, и Eurysporina – с другой происходят от каких-то общих предков, зашедших в пресные воды. Между тем более вероятно, что и Bipolarina, и Eurysporina осваивали пресные воды независимо друг от друга.

предположить его более позднее возникновение – после того как прервалась бассейновая связь Южной Азии с Голарктической областью (Донец, 1979б). Нахождение нового вида этого рода в водоемах Крыма (Мирошниченко, 1981) не противоречит, на наш взгляд, высказанному предположению, а лишь свидетельствует о сложном генезисе гидрофауны крымских водоемов, о чем речь пойдет ниже. Самым важным моментом в процессе внедрения подотряда Bipolarina в пресные воды было, по нашему мнению, происхождение от него нового, чисто пресноводного подотряда Platysporina. Донец (1979а) в отличие от Шульмана (1966) считает, что этот подотряд мог возникнуть лишь в олигоцене, т. е. заметно позже, чем Eurysporina. По-видимому, Platysporina возникли от рода *Neomyxobolus,* уже обладавшего йодофильной вакуолью.

Судя по тому, что основные роды Platysporina (*Myxobolus, Henneguya, Thelohanellus* и *Myxosoma*) распространены по всем пресноводным водоемам земного шара, можно считать, что и в этом подотряде произошла бурная, совершившаяся за относительно короткий срок радиация. Малочисленные роды (*Neohenneguya* и *Phlogospora* из Индии, *Agarella* из Южной Америки), по всей вероятности, возникли в более позднее время, что и определило их ограниченный ареал. Не следует забывать, что *Agarella* – далеко продвинувшаяся в смысле специализации форма миксоспоридий – паразитирует в тканях. Что касается рода *Hoferellus,* то малочисленность этого наиболее примитивного среди Platysporina рода связана скорее с вымиранием большинства его представителей. Интересно еще отметить, что выход представителей пресноводного подотряда Platysporina в море совершился, вероятно, недавно и в очень ограниченных масштабах. Из 350 видов только 8 (5 – *Myxobolus,* 2 – *Myxosoma* и 1 – *Henneguya*) паразитируют в морских рыбах.

Наконец, заслуживает упоминания вывод Донец (1979а) о том, что отсутствие йодофильной вакуоли у представителей сем. Myxosomatidae (*Myxosoma, Agarella*) связано не с тем, что этот органоид амебоидного зародыша еще не появился, как предполагали до сих пор (Шульман, 1966; Донец, Подлипаев, 1974), а с тем, что он исчез в процессе адаптации к рыбам, берущим пищу из толщи воды. Ведь у примитивных *Hoferellus,* сохранивших полостной паразитизм, йодофильная вакуоль имеется. У Myxosomatidae же нет ни одного вида с этим древним типом паразитирования. Естественно, мы приходим к выводу, что отсутствие йодофильной вакуоли у Myxosomatidae – явление вторичное.

Завершая разбор эволюции отряда Bivalvulida, мы остановимся еще на нескольких частных примерах эволюции в пределах этого таксона. Прежде всего внутри самого примитивного подотряда – Sphaeromyxina в небольших масштабах были намечены два пути усовершенствования спор: один – в сторону редукции одной полярной капсулы с увеличением размеров другой (*Auerbachia*); другой – в сторону создания споры, аналогичной споре *Ceratomyxa* (*Meglitschia*) (Ковалева, 1989). Более подробно это будет разобрано ниже.

По-видимому, не исключено, что некоторые представители подотряда Bipolarina перешли в пресные воды раньше, чем произошло массовое освоение пресноводных водоемов миксоспоридиями, т. е. до олигоцена. Нам кажется, что своеобразный ареал паразита угря *Myxidium giardi* обусловлен тем, что становление этого вида произошло уже в эоцене, когда его хозяева явно морского происхождения стали использовать пресные водоемы для нагула. По мере того как угри переходили к питанию преимущественно в пресноводных акваториях, этот вид в результате более глубокой адаптации к хозяину стал пресноводным. В процессе расширения ареала угрей, которое связывают с движением материков, происходило и столь же своеобразное изменение и расширение ареала специфичного паразита – *Myxidium giardi* с той только разницей, что этот ареал в отличие от ареала хозяев охватывает только пресные воды.

Мы уже неоднократно упоминали, что в подотряде Eurysporina от видов со спорами типа *Leptotheca* или *Ceratomyxa* возникло новое направление эволюции, приведшее к образованию отряда многостворчатых (Multivalvulida). Этот отряд заметно беднее всеми таксонами по сравнению с Bivalvulida, что лишь частично можно объяснить слабой изученностью морской фауны миксоспоридий. За период, истекший с 1966 г., число известных видов этого отряда увеличилось с 12 до 53. Число семейств достигло 4, а родов 5. Явно, что мы имеем дело со сравнительно молодым отрядом, в крупных таксонах которого – семействах не возникло большого количества родов. Лишь 1 семейство – Trilosporidae насчитывает 2 рода – *Trilospora* и *Unicapsula.* Остальные семейства (Kudoidae, Pentacapsulidae, Hexacapsulidae) монотипичны.

Монотипичен и род *Hexacapsula.* На сравнительную молодость отряда Multivalvulida указывает и характер распространения многостворчатых миксоспоридий. В Индо-Вестпацифике, несмотря на заметно меньшую степень изученности по сравнению с Атлантическим океаном, обнаружены все без исключения роды и семейства многостворчатых, а число выявленных видов достигает 50. Это заметно превышает число видов в Атлантическом океане, где обнаружено только 16 видов. Только в Тихом океане найдены примитивные виды сем. Trilosporidae, паразитирующие в желчном и мочевом пузырях. В Атлантическом океане отсутствуют представители рода *Hexacapsula,* а остальные роды, кроме *Kudoa,* представлены единичными видами. Наконец, в Тихом и Индийском океанах Multivalvulida встречаются как у рыб шельфовой зоны, так и у древних глубоководных рыб батиали, в то время как в Атлантическом океане они приурочены только к рыбам шельфовой зоны или связанных с ней (дальние мигранты).

Все вышесказанное приводит нас к выводу о том, что многостворчатые миксоспоридии возникли в Индо-Вестпацифике сравнительно недавно, т. е. уже после того, как сформировалась ихтиофауна Атлантического океана. Как уже неоднократно отмечалось, многостворчатые миксоспоридии пошли по пути адаптаций к внутриклеточному паразитизму. Лишь позднее путем гистолиза тканей они перешли к тканевому паразитизму. Этот путь позволил им освоить эту экологическую нишу, не используя слаборазвитую у морских рыб гломерулярную систему. Специфика внутриклеточного паразитирования привела к тому, что споры многостворчатых миксоспоридий почти не имеют выростов или существенных отклонений от шаровидной формы и сравнительно слабо адаптированы к парению. В связи с этим они встречаются преимущественно у придонных рыб, а в хозяев, берущих пищу из толщи воды (хищники и нектофаги), они могут попасть, лишь используя вертикальное поднятие вод. Вследствие этого распространение многостворчатых миксоспоридий носит очаговый характер, что существенно затрудняет их расселение, ибо для этого необходимы, во-первых, протяженные миграции хозяев, во-вторых, наличие в новых местах обитания специфичных условий, обеспечивающих существование паразитов (приуроченность рыбы ко дну или к шельфу, часто в сочетании с вертикальными поднятиями вод и т. п.). Из-за малой способности к миграциям древних глубоководных рыб (и в частности макрурид) в Атлантический океан проник только 1 вид *Trilospora.* Анализ видового состава многостворчатых и их распределения по хозяевам показывает, что заселение Атлантики этими паразитами происходило несколькими путями. Однако наиболее доступным путем проникновения в Атлантику было направление из Индийского океана мимо южной оконечности Африки и далее на север, вдоль ее атлантического побережья. В настоящее время в Юго-Восточной Атлантике существует *Kudoa thyrsitis,* которая встречается и в Индийском и в Тихом океанах. Весьма интересен вопрос, связанный с распространением *K. clupeidae* и *K. funduli.* Эти 2 вида, обитающие в Северо-Западной Атлантике, морфологически очень близки к *K. nova* из

районов Северной Африки и морей Средиземноморского бассейна. Возможно, используя таких активных мигрантов, как тунцы и меч-рыба, *K. nova* перебралась на шельфы Северной Америки. Здесь, по-видимому, произошла дивергенция: освоение новых хозяев привело к возникновению 2 узкоспецифичных видов.

Виды *Kudoa,* встречающиеся в районе Фолклендско-Патагонского шельфа, проникли в Атлантический океан вокруг Южной Америки. Дальнейшему их продвижению на север мешало наличие ряда гидрологических барьеров. Виды *Kudoa,* встреченные в Мексиканском заливе, не обнаружены больше ни в одном из районов Атлантики. Сюда они могли проникнуть непосредственно из Тихого океана еще до соединения Северной и Южной Америки. Наконец, *Trilospora,* обнаруженная в северной части Срединно-Атлантического хребта у *Coryphaenoides rupestris,* попала сюда непосредственно с хозяином. Это единственный из многостворчатых паразитов глубоководных рыб, попавший в Атлантику. Остальные виды приурочены только к шельфам. По-видимому, подавляющее большинство таких Multivalvulida из-за малой подвижности их хозяев не вышли за пределы Тихого и Индийского океанов.

Характерная форма спор многостворчатых, напоминающая купол с нервюрами, их малые размеры и специфика паразитирования резко сокращают морфологическое разнообразие Multivalvulida, что также можно считать одной из причин сравнительной обедненности данного отряда. Таким образом, меньшая численность и разнообразие Multivalvulida обусловлены молодостью этой группы, спецификой ее паразитирования и своеобразием ее морфологии и экологии.

В эволюции миксоспоридий бросается в глаза одна очень интересная деталь. Уже в самом начале становления этой группы сразу же намечаются два направления эволюции: 1) усовершенствование вегетативных форм при сохранении примитивного строения спор, наблюдаемого в подотряде Sphaeromyxina; 2) усовершенствование спор при сохранении более или менее примитивных вегетативных форм (раздел 12.1). Этот путь привел к возникновению всех других таксонов (рис. 270). Здесь имеет место относительная независимость и неравномерная эволюция разных частей и систем организма.

Такое различие в темпах эволюции различных частей организма было подмечено уже давно в разных группах животного и растительного царства. Оно известно под самыми разнообразными терминами, из которых, пожалуй, наиболее точные – термины, предложенные Де Биром и Тахтаджяном. Де Бир (De Beer, 1958) предлагает называть этот процесс мозаичной эволюцией, а результат этого процесса Тахтаджян (1966) предлагает называть эволюционной разноступенчатостью, или гетеробатмией (bathmus – ступень). Интересно отметить, что гетеробатмия в первом и втором направлении эволюции (раздел 12.1) дает различные результаты. Как видно из предложенной нами схемы (рис. 270), первое направление за многие миллионы лет (80–90 млн) дало только 1 подотряд с 2 семействами и 3 родами – *Sphaeromyxa, Auerbachia* и *Meglitschia* (Ковалева, 1988в).

Второе направление за тот же срок дало еще 1 отряд, 3 подотряда, 19 семейств и 40 родов. Налицо несовпадение в темпах эволюции. Следует отметить, что в первом – сферомиксидном направлении эволюции прослеживаются попытки некоторой адаптивной эволюции и со стороны спор. Хорошим примером этому может служить открытый Мегличем (Meglitsch, 1968) род *Auerbachia.* Этот род распространен повсеместно среди живущих на больших глубинах макрурид. Редукция одной из расположенных на разных полюсах капсул при сильном увеличении размеров другой, как уже отмечалось, способствует быстрому опусканию споры, что свидетельствует о конвергенции с миксоспоридиями из других подотрядов: *Coccomyxa* из Eurysporina и *Thelohanellus* из Platysporina. Вторая попытка адаптивных изменений спор в подотряде Sphaeromyxina выражена у рода *Meglitschia* (Ковалева, 1989в).

Его споры отдаленно напоминают споры *Ceratomyxa,* и лишь грубые створки и толстостенные полярные капсулы с толстыми полярными нитями указывают на его принадлежность к этому подотряду. Таким образом, и в подотряде Sphaeromyxina были попытки к эволюционным изменениям спор. Они, однако, оказались сравнительно небольшими и малоперспективными. Оба рода явно не выдержали конкуренции с родами, возникшими в результате направления эволюции другой, более крупной ветви миксоспоридий: один оказался монотипическим (*Meglitschia*), а второй – родом с малым числом видов – 2 (*Auerbachia*). Другая ветвь оказалась значительно более эволюционно перспективной и освоила несравненно большее число экологических ниш. Следует при этом отметить, что у наиболее эволюционно продвинутого подотряда Platysporina, вегетативные формы которого широким фронтом перешли к паразитированию в тканях, в результате чего произошло и прогрессивное усовершенствование вегетативных форм. Совершилось как бы „подтягивание" отставших в развитии органов, что обычно характерно для наиболее высокоорганизованных форм.

В заключение следует отметить, что и миксоспоридии иллюстрируют общую закономерность эволюции живых организмов: при возникновении таксонов крупного порядка, имеющих перед собой большое число свободных экологических ниш, наблюдается широкая радиация, сопровождающаяся почти одновременным появлением таксонов всех рангов – в данном случае родов, семейств, подотрядов. Это имело место как при возникновении самого класса миксоспоридий и его основного отряда Bivalvulida, так и при возникновении всех подотрядов последнего. Что касается отряда Multivalvulida, то вследствие его недавнего происхождения радиация коснулась только его семейств. Почти все семейства, по крайней мере в настоящее время, остались при этом монотипическими.

Итак, миксоспоридии – сравнительно молодой класс, возникший в начале позднего мела и связанный в своем происхождении и становлении с бурно развивающимся в результате мощного биологического прогресса надотрядом Teleostei. За относительно короткое время (поздний мел–кайнозой) миксоспоридии, начав с паразитирования в желчном пузыре, освоили все без исключения ткани и органы хозяев и широко распространились среди костистых рыб, как морских, так и пресноводных. Намечается переход на других рыб и водных позвоночных: хрящевых рыб, двоякодышащих, костных и хрящевых ганоидов, бесчелюстных, амфибий и водных рептилий.

Столь бурное развитие этой группы паразитических простейших связано с большой устойчивостью их организации. Эта устойчивость и обусловленный ею мощный биологический прогресс в первую очередь обеспечиваются двумя основными факторами: наличием очень устойчивых к влиянию внешней среды спор и глубокой адаптацией к своим хозяевам – костистым рыбам (Teleostei), которые с мела по настоящее время находятся в состоянии ярко выраженного биологического прогресса, обеспечивающего широкую радиацию огромного числа видов, которые заняли столь же значительное число экологических ниш как в морских, так и в пресноводных акваториях.

ГЛАВА 13

ЗООГЕОГРАФИЯ МИКСОСПОРИДИЙ

Хотя миксоспоридии известны с середины прошлого века, вопрос о зоогеографии этого крупного таксона является принципиально новым. Мы даже сейчас не можем говорить о зоогеографии мировой фауны миксоспоридий, ибо зоогеографический анализ должен опираться не только на четкие представления о системе группы, но и на достаточную степень завершенности фаунистических исследований.

Крупнейшие акватории большинства континентов Африки, Южной Америки, Австралии, значительной части Азии и Северной Америки еще нуждаются в планомерных и всеобъемлющих исследованиях. О том, что в Индии и Африке еще не открыты сотни видов миксоспоридий, свидетельствуют результаты планомерных исследований на огромной территории бывшего Советского Союза. Если в 1932 г. число известных для этого региона пресноводных видов не превышало 40, то за последующий пятидесятилетний период здесь было выявлено еще более 240 видов этих простейших. Не вызывает сомнения, что в водоемах Индии с их заметно более богатой гидрофауной и огромным количеством экологических ниш в ближайшем будущем можно ожидать открытия богатейшей фауны миксоспоридий, заметно превосходящей по числу и разнообразию таксонов фауну водоемов СНГ и сопредельных стран.

Об этом косвенным образом свидетельствует тот факт, что, несмотря на малое число исследований, в Индии, Китае и Индокитае при меньшем количестве видов обнаружен ряд родов, неизвестных для водоемов Европы, Северной Азии и Америки, – *Phlogospora, Podospora, Neohenneguya, Neomyxobolus,* а также *Thelohanellus* со спорами типа *T. catlae.* Об этом же свидетельствует богатая фауна миксоспоридий в бассейне Амура, несмотря на то что сюда попала лишь малая часть сино-индийской фауны. Характерно, что здесь даже на обычных для наших водоемов рыбах – карасе, сазане, обыкновенном и длинноусом пескарях, озерном гольяне, горчаке, гольце и вьюне обнаружены миксоспоридии, явно не относящиеся к голарктической фауне. Несмотря на сравнительно малое число исследований, уже сейчас обнаружено большое количество видов миксоспоридий в водоемах Японии, р. Ляохе и других водоемах Китая. Найдены очень своеобразные виды в водоемах Вьетнама – *Zschokkella donecae, Myxobolus divergens, M. humulis, M. discapsularis, M. ellipticus, M. uyeni, M. semeniformis, M. lanfyongi, M. asymmetricus, Henneguya schulmani, Thelohanellus acuminatus, T. callisporis* (Ха Ки, 1970).

Данные о миксоспоридиях Северной Америки, которые, несмотря на неоднородность исследований отдельных водоемов и слабую изученность р. Миссисипи, свидетельствуют о том, что для Америки, за исключением Аляски, где видовой состав миксоспоридий сходен с таковым Тихоокеанской провинции и, вероятно, Канады, характерна присущая только ей фауна миксоспоридий.

О своеобразии миксоспоридий Южной Америки свидетельствует наличие там оригинального, пока еще монотипического рода *Agarella,* а также то, что все обнаруженные там виды не встречаются в водоемах других континентов. То же

можно сказать об Африке. Приведенными здесь данными пока исчерпываются все наши возможности оценки распределения пресноводных миксоспоридий в мировом масштабе.

Немногим лучше обстоит дело и с морскими миксоспоридиями. Более или менее полно изучены только Атлантический океан и некоторые прилежащие к нему акватории. Заметно хуже изучены Тихий и особенно Индийский океаны. Мало сведений и о Северном Ледовитом океане.

Все сказанное выше заставляет нас в этой главе ограничиться лишь подробным зоогеографическим анализом пресноводных миксоспоридий СНГ и его южных морей, а также общим кратким анализом миксоспоридий Мирового океана, который пока еще не может претендовать на полноту.

13.1. Анализ пресноводной фауны миксоспоридий СНГ

Ценность паразитологических данных для зоогеографии неоднократно подтверждалась исследованиями паразитологов экологического профиля (Догель, Быховский, 1939; Гвоздев, 1945; Догель, 1945, 1947в; Догель, Гвоздев, 1945; Догель, Ахмеров, 1946; Петрушевский, Бауер, 1948б; Догель и др., 1949; Бауер, 1950; Шульман, 1950, 1954а, 1954б, 1954в; Полянский, 1958; Гвоздев, Агапова, 1960; Османов, 1963б, 1965а, 1965б, 1967, 1971; Алламуратов, 1966а; Джалилов, 1966; Джалилов, Гаврилова, 1967; Гаврилова, 1968, и др.) и в настоящее время не нуждается в доказательствах. Особенно много работ в области изучения паразитов рыб. Однако полезность этих данных в ряде случаев лимитируется слабой изученностью систематики и географического распространения самих паразитов. Поэтому на каждом новом этапе их изучения возникает необходимость в пересмотре старых взглядов и более глубоком зоогеографическом анализе.

Такой анализ ихтиопаразитофауны пресных вод СССР был проведен Шульманом (1958б). Он показал, что зоогеографическое районирование пресных вод СССР по паразитам рыб в основном совпадает с районированием Берга (1949). При этом различия в паразитофауне рыб отдельных районов иногда выражены значительно сильнее, чем различия в их ихтиофауне. Однако, как справедливо отмечает Никольский (1951), а для паразитов рыб Трофименко (1969), более дробное деление зоогеографических регионов, предложенных Л. С. Бергом, нецелесообразно. Поэтому последующие работы по паразитам рыб сводились в основном к уточнению границ регионов и их фаунистических характеристик.

Дальнейшее развитие зоогеографии свободноживущих организмов пошло по пути выявления в фауне однородных фаунистических группировок, возникших на той или иной территории или акватории. Этим группировкам Штегман (1938), первый предложивший такой метод изучения птиц, дал название „типы фаун", а Никольский (1947, 1951, 1953а, 1953б, 1956) для рыб предложил название „фаунистические комплексы". По мнению Никольского, фаунистическим комплексом, который он рассматривает как основную единицу современного зоогеографического анализа, является „группа видов, связанная общностью своего географического происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне (в понимании Берга), к условиям которой виды, слагающие этот комплекс, и приспособлены" (Никольский, 1953а, с. 66).

На наш взгляд, термин Никольского „фаунистический комплекс" более точно отражает содержание этого понятия, чем термин „тип фауны". Рассматривая определенную фаунистическую единицу, хорошо адаптированную к конкретным условиям, мы в большинстве случаев не можем ручаться за то, что сложившаяся здесь фауна не имеет гетерогенного происхождения. Более того, в отношении самых

молодых группировок, например арктической, мы твердо знаем, что она сложилась по крайней мере из двух групп. То же наверняка не исключено для более древних фаунистических единиц, только в этом случае их гетерогенность труднее уловима. Так, входящие в бореальный равнинный комплекс осетровые и карповые рыбы несомненно сформировались в разное время. Следовательно, правильнее рассматривать его как гетерогенную группу, адаптировавшуюся к определенным конкретным условиям. Соответственно эту единицу правильнее обозначить термином „комплекс".

Следует отметить, что сам автор этого термина, Никольский, не обратил должного внимания на гетерогенность фаунистических комплексов, что привело, как мы увидим дальше, к ряду неточностей в вычленении последних. Эти ошибки подверглись критике со стороны палеонтологов (Яковлев, 1961, 1964; Сычевская, 1983, и др.). Они подчеркивали, что определяющим моментом для фаунистического комплекса является не столько общность географического происхождения, сколько общность исторической судьбы, т. е. общность формирования в определенных экологических условиях. При этом происхождение отдельных компонентов в комплексе может быть различно. Вместе с изменениями климата идет постоянное развитие и перестройка комплексов, а также входящих в них групп и видов. Таким образом, фаунистический комплекс представляет собой сумму предшествующих ему элементов.

Неправомочно также представление Г. В. Никольского о том, что метод фаунистических комплексов пришел на смену зоогеографическому районированию. Как показали дальнейшие исследования, без зоогеографического районирования и учета палеонтологических данных этот метод бесперспективен. Следовательно, он пришел не на смену, а в дополнение к тому и другому и служит одним из существенных методов осмысления генезиса фауны.

Применение данного метода в паразитологии задержалось в силу слабой изученности экологии паразитов. В 1955 г. А. В. Гусев применил его при изучении фауны амурских моногеней; в 1963 г. В. А. Ройтман – при анализе гельминтофауны р. Зеи, а в 1964 и 1971 гг. Ю. И. Стрелков и С. С. Шульман – при анализе паразитофауны рыб Амура. В дальнейшем метод фаунистических комплексов очень успешно использовали Трофименко (1969) при исследовании гельминтофауны рыб пресных вод азиатской Субарктики, Екимова (1971) при изучении паразитов рыб р. Печоры, Митенев (1973, 1974, 1979), Митенев и Шульман (1979) – для паразитофауны рыб Кольского полуострова, Ашурова (1973б) для паразитов рыб Нагорно-азиатской подобласти, Караев (1975) для паразитов рыб бассейна р. Кашкадарья, Данияров (1976а, 1976б) при исследовании паразитофауны рыб р. Кафирниган, Ибрагимов (1977), Микаилов и Ибрагимов (1980) – для паразитов рыб Ленкоранской природной области.

Что касается миксоспоридий, то зоогеографическому анализу их долгое время препятствовала слабая изученность всей фауны этих простейших. Именно поэтому зоогеографический анализ отсутствует даже в монографии Шульмана (1966), где подводятся итоги значительного этапа в изучении миксоспоридий. В 1964 и 1967 гг. З. С. Донец предприняла первую попытку изучения фаунистических комплексов миксоспоридий в водоемах Украины – в то время наиболее изученных в отношении этих паразитов. В 1979 г. ею был дан полный зоогеографический анализ миксоспоридий бассейнов южных рек Советского Союза.

К настоящему времени собран значительный материал и по фауне миксоспоридий северных регионов европейской части России, Сибири и Дальнего Востока. Сравнительно слабо изученными остались лишь бассейны трех крупных северных рек: Северной Двины, Енисея, отчасти Лены. Совершенно не изучены реки

Индигирка, Яна, Оленек. Тем не менее уже сейчас появилась возможность широкого зоогеографического анализа всей фауны пресноводных миксоспоридий.

В своих зоогеографических построениях мы сочетаем метод фаунистических комплексов с методом зоогеографического районирования.

13.1.1. Характеристика фаунистических комплексов

Выявление фаунистических комплексов среди паразитов рыб наталкивается на определенные трудности прежде всего из-за того, что мы плохо знакомы с их экологией. Поэтому часто приходится использовать в качестве критерия характер ареала паразитов и степень пригнанности к экологии и морфофизиологическим особенностям хозяина. В отношении миксоспоридий возникают дополнительные трудности, связанные с тем, что эти паразиты чаще всего не обладают узкой и строгой специфичностью. В ряде случаев это лишает нас возможности судить об их принадлежности к тому или иному комплексу хозяев. Большую помощь здесь оказывают данные о характере погружения спор в воде, способе питания основных хозяев – рыб, а также сведения о гидрологическом режиме водоема, к которому они приурочены.

В наших водоемах встречаются представители следующих фаунистических комплексов: бореального равнинного, бореального предгорного, бореального горного, тихоокеанского предгорного, арктического пресноводного, туркестанского, байкальского, переднеазиатского, нагорно-азиатского, китайского равнинного, индийского равнинного. Отдельными группами мы рассматриваем солоноватоводных миксоспоридий колюшек и паразитов угря. Поскольку генезис входящих в них видов нам неизвестен, эти группы, строго говоря, пока нельзя еще рассматривать как комплексы (табл. 30).

1. Бореальный равнинный комплекс сложился в условиях с резкими сезонными изменениями климата и содержит наибольшее число видов, связанных в своем становлении с равнинными участками водоемов. Их ареалы в большинстве случаев занимают огромную территорию. Все равнинные виды Никольский (1947, 1953б) делил на три фаунистических комплекса: а) древний верхнетретичный пресноводный, связанный в своем распространении с зоной широколиственных лесов; б) бореальный равнинный, связанный в основном с зоной тайги; в) понтокаспийский, также приуроченный главным образом к зоне широколиственных лесов, но в отличие от древнего верхнетретичного, имеющего амфибореальное распространение, он сохранился только в бассейнах Черного, Каспийского, Аральского, Балтийского морей и отчасти на севере европейской части России.

С таким разделением не согласился Яковлев (1964). Прежде всего он отметил, что специфика водной фауны связана часто с более общими проявлениями климата, чем те, которые определяют ландшафтно-географические зоны суши, что обусловлено выравнивающим влиянием рек, которые оказывают воздействие даже на прибрежную растительность. Далее Яковлев обратил внимание на то, что формирование лесных зон, с которыми Никольский связывает возникновение комплексов, произошло позднее и поэтому не могло стать определяющим фактором. Наконец, он отмечает, что в любой неогеновой фауне Палеарктики севернее 44° с. ш. встречаются представители всех трех названных комплексов. Отсюда Яковлев делает вывод, что все эти комплексы по существу представляют единый автохтонный комплекс, сложившийся в неогене на территории Евразии к северу от 44° с. ш.[1]

[1] К такому же выводу пришли Стрелков и Шульман (1964, 1971) при анализе паразитофауны рыб Амура.

Этот комплекс, первоначально сложившийся в Азии, распространился затем в Европу, отчасти в Северную Америку, а возможно, и в бассейны китайских рек. Во время четвертичного похолодания произошло обеднение видового состава комплекса в некоторых регионах, особенно в Сибири, вследствие чего некоторые его представители или встречаются только в южной и центральной Европе, или получили амфибореальное распространение. Следовательно, все три „комплекса" Никольского различаются лишь большей или меньшей теплолюбивостью, или эвритермностью. Эти особенности, определившие различие ареалов, явились результатом приспособлений к определенным элементарным ландшафтам одной общей климатической зоны. Мнение Яковлева нам кажется более обоснованным. Донец (1979) рассматривает эти „комплексы" как экологические группы единого бореального равнинного комплекса, при этом она сохранила старые наименования. Ныне мы считаем необходимым во избежание путаницы дать им новые названия: бореальному равнинному „комплексу" – палеарктическая группа, древнему верхнетретичному „комплексу" – амфибореальная группа, понто-каспийскому „комплексу" – группа с тем же наименованием.

Для бореального равнинного комплекса характерно очень большое разнообразие форм, связанное с разнообразием водоемов: различного типа озера, реки и др. Из рыб преобладают карповые (преимущественно представители группы Leuciscina), окуневые, щуковые и ряд других форм. Для них в большей или меньшей степени характерны не только эвритермность, но и эврибионтность вообще. Здесь богато представлены различные группы беспозвоночных, благодаря чему создается обилие разнообразных экологических ниш. Встречается большое количество крупных и мелких бентофагов, берущих пищу с поверхности грунта (питание эпифауной) или приспособившихся к добыванию ее с глубоких слоев грунта (питание инфауной). В несколько меньшем количестве встречаются планктофаги; еще меньше рыб, питающихся растительностью. Встречаются хищники, однако пресс их не так велик, как в некоторых других комплексах, особенно южных.

Большое разнообразие фауны миксоспоридий бореального равнинного комплекса заставляет нас разделить его на группы, оценивавшиеся Никольским (1947, 1953а) как фаунистические комплексы. Мы их рассматриваем как экологические группы. Кроме того, нами выделяются: виды, встреченные только в водоемах Колхидской низменности (рионские); виды, встреченные только в Сибири на хозяевах бореального равнинного комплекса (исходные); виды, которые мы пока условно называем американскими; виды, явно равнинные, которые вследствие плохой изученности не вошли ни в одну группировку, – неясные (табл. 31).

К так называемым исходным мы отнесли 3 вида миксоспоридий: *Wardia schulmani, Myxobolus wasjugani, Thelohanellus carassii.*[2] Среди них наибольший интерес представляет *Wardia schulmani,* обнаруженная в ерше из притока Оби – р. Васюган (Бочарова, Донец, 1974). До последнего времени все 3 представителя этого рода были известны лишь для рек Северной Америки. Если принять, что основное движение бореальных равнинных элементов шло из Сибири в Северную Америку, а переход американских форм в Палеарктику был более ограничен, то находка еще одного вида в Сибири указывает на азиатское происхождение рода *Wardia.* Аналогичная картина наблюдается в распространении щуки. Большинство ихтиологов предполагают палеарктическое происхождение рода *Esox,* несмотря на то что в Америке сейчас живет большее число представителей этого рода. В Палеарктике же сохранился лишь 1 широкораспространенный вид – *E. lucius,* плюс еще 1 вид – *E. reicherti* – в бассейне Амура (Сычевская, 1983, 1986).

[2] *Sphaerospora pectinacea,* относимый ранее (Донец, 1979б) к этой группе, обнаружена в водоемах Карелии (Иешко, 1981) и в оз. Байкал.

Характерно, что все 3 вида рассматриваемой группы обнаружены на банальных видах рыб, хорошо изученных в паразитологическом отношении в Европе. Это делает маловероятным предположение о том, что исследователи случайно пропустили их. Поэтому мы считаем вышеупомянутых миксоспоридий остатком автохтонной бореальной равнинной фауны, сохранившейся лишь в сибирских водоемах.

Кроме того, нам приходится различать еще одну небольшую группу видов – *Myxobolus catastomi, M. exsulatus* – паразитов чукучана. Мы пока еще, до более подробного изучения американской фауны, затрудняемся дать этой группе точную оценку. Поскольку они попали в некоторые сибирские водоемы вместе со своим хозяином из Америки, мы (ориентировочно) рассматриваем этих паразитов как американскую группировку бореального равнинного комплекса. Учитывая, однако, что эти виды – паразиты низкотелых чукучановых, приуроченных преимущественно к быстрым рекам, мы помещаем их в бореальный равнинный комплекс с некоторым сомнением, не исключая возможности их предгорного происхождения.

Богатство фауны и обилие экологических ниш – причина обилия видов миксоспоридий, относящихся к бореальному равнинному комплексу. Этому в значительной мере способствует также обилие озер и сравнительно небольшая скорость течения в руслах рек. Немаловажную роль играет и большое количество рыб – бентофагов. Всего в комплексе насчитывается 99 видов миксоспоридий. Явно преобладают виды с быстро опускающимися спорами – 47 видов, т. е. около половины. Это связано с обилием бентофагов. В достаточном количестве представлены и виды с медленно опускающимися спорами (29) и со спорами, занимающими по данному признаку промежуточное положение (23), что обусловлено наличием значительного числа хищников и планктофагов, берущих пищу из толщи воды. Кроме того, как уже отмечалось выше, даже медленно погружающиеся споры, скапливаясь на дне, имеют большие возможности быть заглоченными бентофагами или растительноядными рыбами.

Среди миксоспоридий бореального равнинного комплекса наибольшее число видов встречается в палеарктической группе (бореальной равнинной в узком понимании по Никольскому) – 44. Затем следует понто-каспийская группа – 22 вида. Далее идет амфибореальная (верхнетретичная, по Никольскому и Донец) группа – 11 видов. Для 16 видов мы не смогли определить принадлежность к какой-либо фаунистической группе (табл. 30).

2. Бореальный предгорный комплекс, возникший в основном из бореального равнинного и, возможно, других горных и предгорных комплексов; сложился в условиях участков рек, связанных с предгорным ландшафтом Сибири и Северной Европы. Виды, слагающие комплекс, приспособлены к жизни в реках с быстрым течением, каменистым дном, прозрачной водой, насыщенной кислородом. Следствием этого является большая оксифильность, реофильность и холодолюбивость его представителей.

Водная растительность почти полностью отсутствует, за исключением слабо развитых обрастаний на камнях. Зоопланктон очень беден и поэтому играет незначительную роль в питании рыб даже в молодом возрасте. Соответственно здесь отсутствуют настоящие планктофаги. Наибольшую роль в питании рыб играет бентос, состоящий главным образом из эпифауны. Полностью отсутствуют роющие бентофаги. Большую роль в питании рыб этого комплекса играет наземная фауна (воздушные насекомые). Плотность хищников невелика, причем все, кроме тайменя, ведут лишь частично хищный образ жизни.

Быстрое течение действует угнетающе на фауну миксоспоридий. Лимитирующую роль играет и отсутствие бентофагов, питающихся инфауной. Вследствие

Распространение пресноводных паразитов

Таблица 30

Голарктической области в пределах СНГ

Виды миксоспоридий	Плавучесть спор	Средиземноморская подобласть														
		Понто-каспийско-аральская провинция														
		Черноморский округ							Каспийский округ							
		I					II	III	IV			V		VI	VII	
		Дунай	Днестр	Днепр	Дон	Кубань	Водоемы Крыма	Рионы	Кура	Аракс	Реки Ленкорани	Волга	Урал	Каспийское море	Аральский участок	
Myxidium lieberkuehni	м	+	+	+	+	+		+				+	+	+	+	
M. macrocapsulare	п	+	+	+	+	+			+		+	+	+	+	+	
M. pfeifferi	м	+	+	+	+				+			+		+	+	
M. rhodei	м	+	+	+	+	+		+	+			+	+	+	+	
Zschokkella nova	м	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	
Sphaerospora minima	м															
S. minuta	м															
S. carassii	б	+		+								+	+	+	+	
S. pectinacea	п															
Chloromyxum cristatum	м	+							+			+	+	+		
Ch. esocinum	м											+	+		+	
Ch. fluviatile	м	+	+	+	+		+		+	+		+	+	+	+	
Myxosoma anurum	п	+	+	+	+			+				+	+			
M. dujardini	п	+	+	+	+				+			+	+			
Hoferellus schulmani	м															
Myxobolus albovae	б	+		+	+	+			+			+			+	
M. alienus	п															
M. bramae	б	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
M. carassii	б	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+		
M. dispar	б	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	
M. donecae	б	+	+	+	+	+						+	+	+		
M. diversicapsularis	б	+		+	+	+		+	+			+	+	+	+	
M.elegans	б	+				+						+	+			
M. ellipscoides	б	+	+	+	+	+			+	+		+	+	+	+	
M. intimus	м	+														
M. muelleri	б	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
M. muelleriformis	б	+	+	+	+							+		+		
M. musculi	п	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
M. obesus	п	+		+	+	+						+	+	+		
M. oviformis	б	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	
M. permagnus	б	+	+	+								+				
M. pseudodispar	п	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	
M. improvisus	б	+										+				
M. nemeczeki	м	+			+							+				
Henneguya creplini	м	+	+	+				+								
H. lobosa	м	+	+	+	+			+				+	+	+		
H. oviperda	м	+	+	+	+							+			+	
H. psorospermica	м	+	+	+	+							+	+	+	+	
H. schizura	м	+	+		+			+				+	+		+	

Бореальный равнинный комплекс

а) палеарктическая группа

	Балтийская провинция										Туркестанская провинция		Балхашская провинция	Циркумполярная подобласть																Байкальская подобласть
	Рейнский округ					Невский округ								Ледовитоморская провинция													Тихоокеанская провинция			
														Европейский округ					Сибирский округ				Западно-Монгольский округ		Охотско-Камчатский округ	Анадырский округ			
	Одер	Эльба	Висла	Преголя	Неман	Зап. Двина	Нева и Невская губа	Ладожское озеро	Онежское озеро	Шуя	Сырдарья	Амударья		Баренцевоморский участок	Беломорский участок	Сев. Карелия	Сев. Двина	Печора	Обь	Енисей	Лена	Колыма			Анадырь	Пенжина	
Myxidium lieberkuehni	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+			+															+
M. macrocapsulare	+			+																										
M. pfeifferi	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+									
M. rhodei	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																		
Zschokkella nova	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																		+
Sphaerospora minima																							+							+
S. minuta							+																			+				
S. carassii																														
S. pectinacea																														
Chloromyxum cristatum					+					+						+			+										
Ch. esocinum					+	+	+			+		+							+										
Ch. fluviatile	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+									
Myxosoma anurum			+	+	+	+	+	+	+	+		+																		+
M. dujardini	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+									+
Hoferellus schulmani																														+
Myxobolus albovae																		+												
M. alienus																					+									
M. bramae			+		+	+	+	+	+	+	+	+	+																	+
M. carassii			+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+									+
M. dispar	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+				+	+	+	+	+	+									+
M. donecae			+	+	+	+		+	+	+		+							+	+	+								+
M. diversicapsularis	+						+			+		+			+	+	+		+	+										
M.elegans																														
M. ellipscoides	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+									+
M. intimus																														
M. muelleri	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+									+
M. muelleriformis				+			+						+		+	+	+									+				+
M. musculi	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+						+		+			+
M. obesus				+	+	+	+																+							
M. oviformis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+											
M. permagnus				+	+	+	+																							
M. pseudodispar	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+									
M. improvisus					+	+	+																							
M. nemeczeki					+																									
Henneguya creplini					+																									
H. lobosa	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+										
H. oviperda					+																									
H. psorospermica	+			+	+																									
H. schizura				+	+																									

Таблица 30 (*продолжение*)

Виды миксоспоридий	Плавучесть спор	Средиземноморская подобласть: Понто-каспийско-аральская провинция: Черноморский округ I: Лунай	Днестр	Днепр	Дон	Кубань	II: Водоемы Крыма	III: Рионо	Каспийский округ IV: Кура	Аракс	Реки Ленкорани	V: Волга	Урал	VI: Каспийское море	VII: Аральский участок
Thelohanellus fuhrmanni	б	+			+							+			
T. oculi-leucisci	б		+									+	+		
T. pyriformis	б	+	+	+	+							+	+	+	
б) понто-каспийская группа															
Chloromyxum legeri	м	+				+			+		+	+	+	+	
Myxosoma ergensi	б	+													
M. lomi	п	+						+							
M. multiplicata	п	+			+							+			+
Hoferellus cyprini	м	+	+	+								+			
Myxobolus alburni	б		+	+						+				+	
M. bliccae	б	+	+	+	+	+					+	+			+
M. chondrostomi	б	+		+	+				+				+	+	
M. cycloides	б	+	+	+		+							+	+	
M. exiguus	п	+	+	+	+	+	+	+	+			+		+	
M. gigas	б	+	+	+	+			+		+					
M. kuleminae	б	+	+	+	+	+						+	+	+	
M. karelicus	б	+	+	+		+		+					+	+	
M. magnus	б	+		+	+							+			
M. minutus	м	+			+	+						+		+	
M. rotundus	п	+	+	+		+	+	+	+			+	+	+	
M. rutili	б	+	+	+		+						+			
M. sandrae	п	+	+	+	+	+			+			+	+	+	
M. schulmani	б	+		+	+	+	+	+	+			+	+	+	+
M. subepithelialis	п	+					+								
Henneguya acerinae	м	+			+										
H. gigantea	м	+		+			+								
в) амфибореальная группа															
Chloromyxum misgurni	п			+											
Myxosoma acuta	п					+									
M. circulus	б	+	+	+	+			+	+	+	+	+			
Myxobolus cyprini	б	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+	
M. cyprinicola	п	+			+				+			+		+	
M. dogieli	б	+	+	+	+	+		+	+			+		+	+
M. kubanicus	б					+						+			
M. macrocapsularis	б	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+
M. pseudorasborae	б														
M. squamae	б	+		+				+	+					+	
Henneguya cutanea	м			+								+	+		
г) исходнобореальная равнинная группа															
Wardia schulmani	п														
Myxobolus wasjugani	б														
Thelohanellus carassii	б														

подобласть	Балтийская провинция: Рейнский округ: Одер	Эльба	Висла	Преголя	Неман	Невский округ: Зап. Двина	Нева и Невская губа	Ладожское озеро	Онежское озеро	Шуя	Туркестанская провинция: Сырдарья	Амударья	Балхашская провинция	Циркумполярная подобласть: Ледовитоморская провинция: Европейский округ: Баренцеморский участок	Беломорский участок	Сев. Карелия	Сев. Двина	Печора	Сибирский округ: Обь	Енисей	Лена	Колыма	Западно-Монгольский округ	Тихоокеанская провинция: Охотско-Камчатский округ	Анадырский округ: Анадырь	Пенжина	Байкальская подобласть
Thelohanellus fuhrmanni	+	+			+	+	+										+		+								+
T. oculi-leucisci				+		+	+			+				+	+	+			+	+							+
T. pyriformis			+	+	+	+	+											+	+	+	+						+
б) понто-каспийская группа																											
Chloromyxum legeri	+	+		+	+											+			+								
Myxosoma ergensi																											
M. lomi																											
M. multiplicata					+							+															
Hoferellus cyprini	+					+					+																
Myxobolus alburni																											
M. bliccae				+	+	+	+																				
M. chondrostomi																											
M. cycloides		+	+	+	+																						
M. exiguus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						+											
M. gigas	+	+		+																							
M. kuleminae									+	+																	
M. karelicus																											
M. magnus					+	+	+	+																			
M. minutus						+				+																	
M. rotundus						+				+		+															
M. rutili						+	+																				
M. sandrae	+	+	+		+	+	+	+	+									+									
M. schulmani				+																							
M. subepithelialis		+		+																							
Henneguya acerinae						+																					
H. gigantea						+																					
в) амфибореальная группа																											
Chloromyxum misgurni											+	+															
Myxosoma acuta																											
M. circulus				+							+	+															
Myxobolus cyprini			+								+	+		+		+						+					
M. cyprinicola											+	+		+		+											
M. dogieli			+								+	+							+								
M. kubanicus													+														
M. macrocapsularis		+	+	+		+		+		+	+	+				+	+	+									
M. pseudorasborae		+	+		+														+								
M. squamae											+	+							+								
Henneguya cutanea		+			+						+						+	+									
г) исходнобореальная равнинная группа																											
Wardia schulmani																			+								
Myxobolus wasjugani																			+								
Thelohanellus carassii																			+								

Таблица 30 (*продолжение*)

| Виды миксоспоридий | Плавучесть спор | Средиземноморская подобласть | | | | | | | | | | | | | | Понто-каспийско-аральская провинция | | | | | | | | | | | | | | Черноморский округ | | | | | | | | | | | | | | Каспийский округ | | | | | | | | | | | | | | I | | | | | II | III | IV | | | | V | | VI | VII | Дунай | Днестр | Днепр | Дон | Кубань | Водоемы Крыма | Рионн | Кура | Аракс | Реки Ленкорани | Волга | Урал | Каспийское море | Аральский участок | Балтийская провинция | | | | | | | | | | | | | | Рейнский округ | | | | | | | | | | | | | | Невский округ | | | | | | | | | | | | | | Туркестанская провинция | | | | | | | | | | | | | | Балтийская провинция | | | | | | | | | | | | | | Одер | Эльба | Висла | Преголя | Неман | Зап. Двина | Нева и Невская губа | Ладожское озеро | Онежское озеро | Шуя | Сырдарья | Амударья | Балтийская провинция | Циркумполярная подобласть | | | | | | | | | | | | | | Ледовитоморская провинция | | | | | | | | | | | | | | Европейский округ | | | | | | | | | | | | | | Сибирский округ | | | | | | | | | | | | | | Западно-Монгольский округ | | | | | | | | | | | | | | Тихоокеанская провинция | | | | | | | | | | | | | | Охотско-Камчатский округ | | | | | | | | | | | | | | Анадырский округ | | | | | | | | | | | | | | Анадырь | | | | | | | | | | | | | | Пенжина | | | | | | | | | | | | | | Баренцевоморский участок | | | | | | | | | | | | | | Беломорский участок | | | | | | | | | | | | | | Сев. Карелия | | | | | | | | | | | | | | Сев. Двина | | | | | | | | | | | | | | Печора | | | | | | | | | | | | | | Обь | | | | | | | | | | | | | | Енисей | | | | | | | | | | | | | | Лена | | | | | | | | | | | | | | Кольма | | | | | | | | | | | | | | Байкальская подобласть |
|---|---|---

| Виды миксоспоридий | Плавучесть спор | Средиземноморская подобласть | | |

Таблица 30 (*продолжение*)

| Виды миксоспоридий | Плавучесть спор | Средиземноморская подобласть | | | | | | | | | | | | | | Циркумполярная подобласть | | | | | | | | | | | | | |

Таблица 30 (*продолжение*)

| Виды миксоспоридий | Плавучесть спор | Средиземноморская подобласть | | | | | | | Понто-каспийско-аральская провинция | | | | | | |

этого в водоемах СНГ отмечено лишь 17 видов миксоспоридий, относящихся к бореальному предгорному комплексу (табл. 31). Среди них только 1 вид с медленно погружающимися спорами, поскольку последние легче подвергаются сносу. 8 видов имеют быстро опускающиеся споры и 8 – споры, занимающие промежуточное положение. Следует, однако, отметить, что дрифтовое питание рыб (воздушными насекомыми) в какой-то мере способствует сохранению миксоспоридий (даже с медленно опускающимися спорами) в условиях быстрого течения.

Характерной особенностью большинства представителей бореального предгорного комплекса является их слабая выносливость к осолонению. Поэтому они полностью отсутствуют в сколько-нибудь осолоненных частях Каспийского моря. Нет их и в осолоненных лиманах и устьях рек, впадающих в Черное море.

3. Бореальный горный комплекс. В обстоятельном зоогеографическом анализе паразитов рыб Крымского полуострова Мирошниченко (1981) обратил внимание на неоднородность состава бореального предгорного комплекса в понимании Никольского и других исследователей.

Ряд видов, как хозяев, так и их паразитов, показывают очень четкую приуроченность не к предгорным, а к типичным горным условиям, к настоящим горным участкам рек. Этот комплекс, по мнению Мирошниченко, формировался в горных ручьях и реках с быстрым течением, высоким содержанием кислорода, низкими температурами, щебнистым и галечниково-валунным грунтом. Соответственно его представители холодолюбивы, оксифильны и реофильны. Фауна этого комплекса, который Мирошниченко назвал бореальным горным, небогата видами. Крайне обеднен видовой состав беспозвоночных. Среди рыб водоемов Крыма к нему относится только 1 вид – ручьевая форель. В этот комплекс следует также включить все подвиды *Salmo trutta,* а также севанских форелей – *S. ischchan.* Из миксоспоридий к этому комплексу были отнесены 2 вида: *Myxidium salmonis* (=*M. oviforme* part.) и *Myxobolus salmonis.* Мы полагаем, что этот список в будущем несколько увеличится, но, по-видимому, никогда не будет большим.

Для нас наибольший интерес представляет *Myxobolus salmonis.* Он был впервые обнаружен в севанских форелях (Донец и др., 1973); позднее его нашли в ручьевой форели из горных участков рек Крыма (Мирошниченко, 1978), в амударьинской форели (*S. trutta oxianus*) из р. Кафирниган (Данияров, 1976б), в эйзенамской форели (*S. trutta ezenami*) из оз. Эйзенам, а также в форели рек Риони и Ингури (устн. сообщ. Н. Сперанти). Во всех случаях находки этого паразита приходятся только на горные участки рек. В этом отношении особенно показательна р. Риони, обладающая сравнительно протяженным равнинным участком, в пределах которого *M. salmonis* ни разу не встретился. По-видимому, он не может существовать в равнинных водоемах.

Заметно шире распространен *Myxidium salmonis.* Он встречается почти повсеместно так же и у проходных лососевых, однако заражение им происходит на нерестилищах.

4. Арктический пресноводный комплекс сравнительно молодой, связан в своем становлении с зоной тундры. Представители его отличаются холодолюбивостью, оксифильностью и эвригалинностью. Последнее свойство, а также меньшая реофильность отличают арктический комплекс от бореального предгорного, также холодолюбивого. Рыбы этого комплекса произошли от холодолюбивого бореального предгорного комплекса и вселенцев из полярных морей. Среди паразитов некоторые виды ведут свое начало и от бореального равнинного комплекса, например цестода *Triaenophorus crassus.* Поскольку миксоспоридии в меньшей степени зависят от температуры, то возможно, что они произошли от эвритермного бореального равнинного комплекса. Одним из примеров этого может служить *Myxobolus lotae,* явно произошедший от *M. muelleri.*

Среди рыб преобладают бентофаги, питающиеся эпифауной, почти полностью отсутствуют виды, питающиеся инфауной. Имеется значительное количество планктофагов и хищников. Соответственно большинство рыб – представителей этого комплекса берут пищу на некотором удалении от дна. В связи с этим из 9 видов миксоспоридий, относящихся к арктическому комплексу, только 3 имеют быстро опускающиеся споры, 1 вид обладает спорами, занимающими промежуточное по скорости опускания положение, а 5 имеют медленно опускающиеся споры (табл. 31). При этом следует учесть, что в условиях пониженных температур, заметно увеличивающих вязкость воды, опускание даже утяжеленных спор будет замедленным. Необходимо также иметь в виду, что рыбы арктического пресноводного комплекса склонны к эврифагии, что обеспечивает возможность заражения их миксоспоридиями разных экологических групп.

5. Туркестанский комплекс. Сюда относятся автохтонные виды различной степени древности из средних и предгорных участков Амударьи и Сырдарьи. Из 8 видов миксоспоридий, отнесенных к этому комплексу, 2 вида имеют быстро опускающиеся споры, 1 – медленно опускающиеся, а 5 видов занимают промежуточное положение по скорости опускания спор. Происхождение этого комплекса пока еще неясно.

6. Байкальский комплекс, развившийся в специфических условиях оз. Байкал, насчитывает всего 6 видов. Все они приурочены к байкальским эндемикам и только *Myxidium omuli* – к байкальскому подвиду омуля. Для представителей этого комплекса характерна приуроченность к определенным горизонтам толщи воды. *Myxobolus talievi* с быстро опускающимися спорами приспособлены к глубинам от профундали и глубже. *Myxobilatus paragasterostei* и *M. baicalensis,* имеющие медленно опускающиеся споры, являются типично пелагическими формами, не опускающимися глубже 100 м. Эврибионтный вид *Myxidium perniciosum* имеет споры, занимающие по скорости опускания промежуточное положение. Другой вид, относящийся к этой же группе, *M. omuli,* встречается только в мелководных заливах. Таким образом, байкальский комплекс отражает специфику гидрологических условий оз. Байкал.

7. Тихоокеанский предгорный комплекс. В процессе анализа пресноводной паразитофауны лососевых выявилось, что для лососевых Тихоокеанской провинции характерна группа видов миксоспоридий, не встречающаяся на всех других лососевых Евразии. Многие из них встречаются и на лососевых бассейнов рек американского побережья Тихого океана. К таким видам относятся *Myxidium gracilis, M. noblei, M. obscurum, M. salvelini, Zschokkella orientalis, Leptotheca krogiusi, Chloromyxum wardi, Ch. tuberculatum, Myxosoma dermatobia, Myxobolus krokhini.* Преобладают виды (5), занимающие по скорости опускания промежуточное положение. У 3 видов – быстро опускающиеся споры.

По-видимому, к этому списку в будущем будут добавлены и другие виды, обнаруженные на тихоокеанских лососевых. Этот пока еще слабо изученный комплекс, по всей вероятности, в своем становлении связан с группой восточных тихоокеанских лососевых и нуждается в дальнейшем в более подробных исследованиях. Наличие его свидетельствует о большой разобщенности тихоокеанских и евроазиатских лососевых. Заметна бо́льшая эвригалинность представителей этого комплекса по сравнению с бореальным предгорным.

8. Индийский равнинный комплекс представлен в наших водоемах сравнительно небольшим числом видов, которые, почти не изменившись, переселились в третичное время в водоемы Китая и бассейн Амура. По мнению Стрелкова и Шульмана (1971), из рыб сюда следует причислить также сомов водоемов Китая, Средней и Передней Азии и Европы. Это самый древний комплекс. Его

представители приспособлены к сильно заросшим водоемам с замедленным течением и периодическим дефицитом кислорода.

Из миксоспоридий наших водоемов к индийскому равнинному комплексу относятся паразиты сомов, касаток и элеотрисовых, а также 1 вид, паразитирующий на амурском сазане, – *Thelohanellus dogieli.* Споры его очень близки к спорам *T. catlae,* обитающего на змееголовых и катле (*Catla catla*). В пределах СНГ обнаружено 14 индийских видов, из которых почти все зарегистрированы только для бассейна Амура. В индийском комплексе еще сильнее, чем в китайском, выражен пресс хищников. Так же, если не в большей степени, чем в китайском равнинном комплексе, здесь наблюдается обилие экологических ниш. Соответственно здесь богато представлены миксоспоридии всех экологических типов.

Имеющиеся в нашем распоряжении скудные данные даже сейчас свидетельствуют о большом разнообразии фауны миксоспоридий индийского равнинного комплекса, где обнаружены уже упоминавшиеся своеобразные роды *Phlogospora, Neohenneguya, Neomyxobolus* и др. родов, а также большое разнообразие форм среди банальных родов. Поэтому мы можем с уверенностью говорить, что видовой состав этого комплекса в водоемах Индостана во много раз богаче.

В водоемах СНГ обнаружено 5 видов с быстро опускающимися спорами, 8 – с медленно опускающимися спорами и 2 вида, занимающие промежуточное положение по скорости опускания спор (см. с. 415, 416, 453–464).

9. Переднеазиатский комплекс ведет свое начало от индийского равнинного и представляет собой фауну водоемов горного питания в области сухих субтропиков (степей и пустынь). Поскольку формирование его шло в неблагоприятных условиях горообразования, аридизации климата, а также влияния факторов плювиальных эпох (Абдурахманов, 1960, 1962; Касымов, 1965, 1972), представители данного комплекса в отличие от бореального предгорного обладают значительной эврибионтностью в отношении температуры и кислородного режима. В этом вопросе мы не можем согласиться с Касымовым (1979), который считает, что представителям переднеазиатского комплекса свойственны стенотермность и оксифильность. В наших водоемах представители этого комплекса встречаются главным образом в реках Закавказья и Средней Азии. Поскольку многие из рыб обитают в условиях быстрых горных потоков, среди миксоспоридий весьма велика плотность видов с быстро опускающимися спорами: 11 из 18. 2 вида имеют медленно опускающиеся споры и 5 – промежуточные (табл. 31).

К переднеазиатским видам, кроме тех, которые встречаются лишь в пределах водоемов Закавказья и Средней Азии, мы относим специфичных паразитов усачей: *Myxosoma branchialis, Myxobolus lobatus, M. cordis,* которые вместе со своими хозяевами проникли во все крупные водоемы Понто-Каспийской провинции и Рейнского округа Балтийской провинции. Сюда же относятся недавно открытые на крымском усаче виды *Myxobolus tauricus* и *M. impressus,* а также *Neomyxobolus olae* (Мирошниченко, 1979, 1980а, 1980б).

10. Нагорно-азиатский комплекс довольно древний, возник, по мнению Яковлева (1961, 1964), из переднеазиатской фауны в результате дальнейшей эволюции, связанной с развитием горообразовательных процессов. Рыбы этого комплекса, относящиеся в основном к подсем. Barbinae, отличаются большой эврибионтностью в отношении температуры и кислородного режима. Они приспособились к очень суровым условиям горных водоемов. Для миксоспоридий этого комплекса характерно проявление узкой специфичности к своим хозяевам. По-видимому, адаптация рыб к своеобразным условиям жизни в горных водоемах, их глубокая специализация в этом направлении вызвала необходимость глубокой специализации и их паразитов. Из 8 нагорно-азиатских видов миксоспоридий, найденных на карповых, 5 имеют быстро опускающиеся споры, 1 – медленно опускающиеся

и 2 – споры, занимающие промежуточное положение (табл. 30). Такое разнообразие связано с тем, что рыбы Нагорно-азиатской подобласти живут не только в реках, но и в горных озерах, а некоторые из них (особенно маринка) имеют широкий спектр питания.

11. К индийскому комплексу мы причислили миксоспоридию *Sphaerospora schulmani,* найденную на туркестанском сомике, *Glyposternum reticulatum,* в верховьях притока Амударьи – р. Кафирниган. Это единственная находка специфичного вида миксоспоридий сомовых Европы, Средней и Передней Азии. Не зная индийской фауны, мы можем только считать, что он относится к какой-то горной или предгорной группе.

12. Китайский равнинный комплекс сформировался в третичное время (миоцен) на территории современного Китая в условиях муссонного климата в водоемах, насыщенных кислородом, с небольшим количеством подводной растительности. По своей оксифильности рыбы этого комплекса близки к рыбам бореального предгорного комплекса. Для китайского равнинного комплекса характерно обилие экологических ниш. Здесь богато представлены планктофаги и бентофаги. Среди последних преобладают мелкие формы, питающиеся мелким бентосом. Имеется ряд видов, питающихся высшей водной растительностью, растительным детритом и фитопланктоном. Наконец, характерной особенностью этого комплекса является большой пресс хищников. Все это определило большое разнообразие миксоспоридий, среди которых богато представлены виды с быстро опускающимися спорами (13), с медленно опускающимися спорами (18), а также виды с промежуточными спорами (6). Более полно это изложено на с. 452–457 и в табл. 41. Подавляющее большинство китайского равнинного комплекса в пределах СНГ встречается только в бассейне Амура и водоемах Приморского края. Лишь 2 вида – *Myxobolus pavlovskii* и *M. amurensis* – проникли в верховья р. Лена, т. е. в пределы Голарктической области (Пронин, 1966).

Ни в один из перечисленных выше комплексов мы не смогли поместить ряд видов миксоспоридий. Среди них выделяются прежде всего две группы.

К первой группе относится лишь 1 вид *Myxidium giardi,* специфичный к угрям. До недавнего времени считалось, что он встречается только в реках, впадающих в европейские моря, которые так или иначе связаны с Атлантикой; поэтому его выделяли в отдельный атлантический комплекс (Донец, 1979б, 1982). В настоящее время он стал известен не только для рек Атлантического побережья Америки и Европы, но и для бассейнов рек Тихого и Индийского океанов (Komourdjian et al., 1977; Hine, 1980). Столь своеобразное распространение *M. giardi* заставляет нас выделить его в отдельную группу, название и статус которой подлежит уточнению в будущем.

Ко второй группе, названной нами солоноватоводной, мы относим паразитов колюшек. Поскольку генезис паразитов этих рыб еще неясен, в некоторых случаях приходится даже сомневаться в пресноводном происхождении отдельных видов. В связи с этим мы пока не причисляем паразитов колюшек ни к одному из комплексов и временно рассматриваем их особняком.

Наконец, 14 видов миксоспоридий не удалось отнести ни к одному из фаунистических комплексов, поскольку ареал их еще не выяснен, а экология не изучена.

13.1.2. Зоогеографическое районирование

Все рассматриваемые нами регионы, по Бергу (1949), находятся в пределах двух зоогеографических областей: Голарктической и Амурской переходной. Однако паразитологические данные (Донец, 1979б; Микаилов, Ибрагимов, 1980; Пугачев, 1981, 1983, 1984) заставляют нас частично принять те поправки, которые

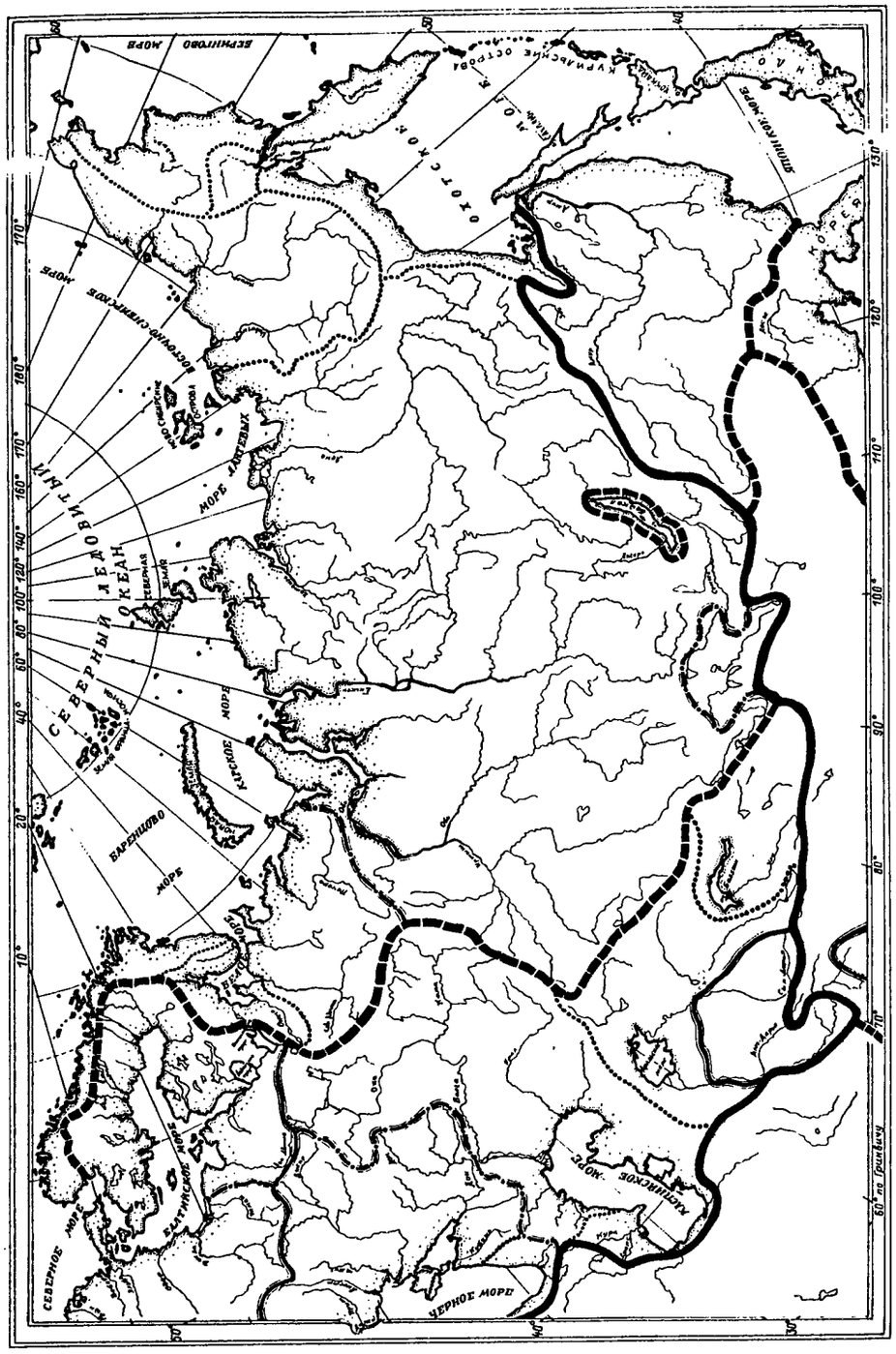


Рис. 249. Зоогеографическое районирование пресноводных водоемов по миксоспоридиям.

внесли в зоогеографию рыб Бэнэреску (Bănărescu, 1970, 1975) и другие ихтиологи и зоогеографы (Абдурахманов, 1960; Турдаков, 1963; Яковлев, 1964; Дарлингтон, 1966; Касымов, 1972; Решетников, 1980, и др.), а также внести некоторые свои коррективы (рис. 249). Характеристики регионов приводятся в соответствии с этими изменениями. Ниже приведена структура современного зоогеографического районирования СНГ и сопредельных стран с учетом некоторых поправок паразитологов.

Голарктическая область
- Средиземноморская подобласть
  - Понто-каспийская провинция
    - Черноморский округ
      - Дунайско-Кубанский участок
      - Колхидско-Анатолийский участок
      - Крымский участок
    - Каспийский округ
      - Волжский участок
      - Курино-персидский участок
      - Аральский участок
      - Балхашский участок
  - Балтийская провинция
    - Рейнский округ
    - Невский округ
  - Туркестанская провинция
- Циркумполярная подобласть
  - Ледовитоморская провинция
    - Европейский округ
      - Кольско-Баренцевоморский участок
      - Кольско-Беломорский участок
      - Северокарельский участок
      - Двинско-Печорский участок
    - Сибирский округ
      - Обско-Ленский участок
      - Северо-восточный участок
      - Анадырский участок
      - Пенжинский участок
      - Охотский участок
  - Западно-монгольская провинция
  - Тихоокеанская провинция
    - Камчатский округ
- Байкальская подобласть

Сино-Индийская область
- Западно-азиатская подобласть
  - Переднеазиатская провинция
- Нагорно-азиатская подобласть
  - Таримская провинция
  - Тибетская провинция
- Китайская подобласть
- Амурская переходная подобласть

13.1.2.1. Голарктическая область

Эта область в пределах Евразии, в нашем понимании, более соответствует представлениям Бэнэреску, который в отличие от Берга перевел Нагорно-азиатскую подобласть и Переднеазиатскую провинцию Средиземноморской подобласти из Голарктической области в Сино-Индийскую. Если принять эту поправку, то

Таблица 31

Фаунистические комплексы подобластей Голарктической области на территории СНГ

Фаунистические комплексы и группы	Подобласть					
	Средиземноморская		Циркумполярная		Байкальская	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
1. Бореальный равнинный	89	57.1	57	51.8	13	50.0
а) палеарктическая	38	24.4	42	37.8	13	50
б) амфибореальная	11	7.1	6	5.6	–	–
в) понто-каспийская	22	14.1	3	2.8	–	–
г) рионская	3	1.9	–	–	–	–
д) исходная	–	–	3	2.8	–	–
е) неясная	15	9.6	3	2.8	–	–
2. Бореальный предгорный	10	6.4	11	10.0	1	3.9
3. Тихоокеанский предгорный	–	–	10	9.1	–	–
4. Бореальный горный	2	1.3	1	0.9	–	–
5. Арктический пресноводный	8	5.1	16	14.5	5	19.2
6. Байкальский	–	–	–	–	5	19.2
7. Американский равнинный	–	–	2	1.8	–	–
8. Западномонгольский предгорный	–	–	2	1.8	–	–
9. Переднеазиатский	18	11.6	–	–	–	–
10. Нагорно-азиатский	8	5.1	–	–	–	–
11. Туркестанский	7	4.5	–	–	–	–
12. Китайский равнинный	–	–	2	1.8	–	–
13. Индийский предгорный	1	0.6	–	–	–	–
Солоноватоводные	3	1.9	7	6.4	–	–
Неопределенные	10	6.4	2	1.8	2	7.7
Всего	156	100.0	110	100.0	26	100.0

Примечание. Здесь и во всех последующих таблицах данные о группах расположены в левой части каждой графы.

в пределах СНГ в Голарктическую область включаются 3 подобласти: Средиземноморская, Циркумполярная, Байкальская (табл. 31). Для этих регионов характерно значительное преобладание бореального равнинного комплекса. Все остальные фаунистические комплексы, даже те, которые характеризуют каждую из подобластей, представлены заметно меньшим числом видов. Заслуживает также упоминания тот факт, что в пока еще плохо изученных североамериканских пресноводных акваториях очень мало видов, общих с видами из северных водоемов Евразии. Исключение составляют лишь те водоемы, которые входят в состав Тихоокеанской провинции Циркумполярной подобласти (Юконский округ). Не исключено, что Сонорскую и Колорадскую подобласти после более глубокого изучения придется выделить в отдельную область – Неоарктическую. В таком случае оставшуюся часть Голарктической области придется переименовать в Палеарктическую область. Однако пока мы воздерживаемся от этого шага.

13.1.2.1.1. Средиземноморская подобласть

Одна из крупнейших подобластей Голарктики. К сожалению, значительная часть водоемов этого региона, находящаяся за пределами СНГ, изучена очень слабо или совсем не изучена. Однако и в этом случае в его пределах она насчитывает 156 видов миксоспоридий, из которых 89 видов (57 %) относятся к бореальному равнинному комплексу. Другие комплексы, представленные заметно меньшим числом видов, или характеризуют входящие в нее провинции, или являются выходцами из пограничных областей (табл. 31). Естественно предположить, что исследования зарубежных водоемов увеличат общее число видов для этой подобласти. Однако, поскольку на территории СНГ расположена значительная часть Понто-Каспийской провинции, самой обширной и богатой видами миксоспоридий, это увеличение не будет значительным. Из табл. 32 видно, что Средиземноморскую подобласть характеризуют не только общее богатство видов и наибольшее число представителей бореального равнинного комплекса, но и большой удельный вес теплолюбивых форм, представленных понто-каспийской, амфибореальной и рионской группами (23 %).

В пределах СНГ в Средиземноморскую подобласть входят 3 провинции: Понто-Каспийская, Балтийская, Туркестанская (рис. 249).

Понто-Каспийская провинция занимает в Средиземноморской подобласти центральное положение и охватывает основные части рек, впадающих в Черное, Каспийское и в меньшей степени Аральское моря (табл. 32). В настоящее время для нее известно наибольшее число видов миксоспоридий (129). Это богатство связано, во-первых, с тем, что большинство рек, входящих в провинцию, имеют равнинный характер, а равнинные условия наиболее благоприятны для существования миксоспоридий, о чем свидетельствует распространение наиболее обширного бореального равнинного комплекса; во-вторых, с большим богатством ихтиофауны и всей гидрофауны в целом; в-третьих, с тем, что в эпоху четвертичных похолоданий здесь сохранилось наибольшее число видов верхнетретичной гидрофауны. Дополнительной причиной видового разнообразия Понто-Каспийской провинции может служить то обстоятельство, что в пограничных участках огромного пространства, занимаемого этим регионом, встречается некоторое количество представителей комплексов, зашедших из соседних регионов: переднеазиатского (13.9 %), арктического пресноводного (3.9 %) и др. Наконец, в Понто-Каспийской провинции в значительной мере представлен и другой, менее богатый миксоспоридиями комплекс – бореальный предгорный (7 %). Встречаются и оба представителя бореального горного комплекса.

Для Понто-Каспийской провинции характерна наибольшая численность теплолюбивых форм понто-каспийской, амфибореальной и рионской групп (27 %).

Чтобы оценить характер фауны миксоспоридий рассматриваемой провинции и ее богатство, проведем сравнение ее фауны с фауной Балтийской и Туркестанской провинций. Балтийская провинция не только по своему географическому положению, но и по числу видов (88), и по составу фауны миксоспоридий занимает промежуточное положение, являясь переходной от Понто-Каспийской к Ледовитоморской провинции. Как видно из табл. 32, в Балтийской провинции заметно меньше теплолюбивых бореальных равнинных видов (понто-каспийских, амфибореальных, рионских): 21 против 35, обнаруженных в Понто-Каспийской провинции.

В Туркестанской провинции при общем меньшем количестве видов наблюдается уменьшение числа бореальных равнинных видов (в первую очередь понто-каспийских и амфибореальных) и обогащение за счет переднеазиатских, нагорно-азиатских и туркестанских видов. Это также связано с пограничным положением данного региона. Таким образом, Понто-Каспийская провинция – несомненно

Таблица 32

Фаунистические комплексы провинций Средиземноморской подобласти

Фаунистические комплексы и группы	Провинции					
	Балтийская		Понто-Каспийская		Туркестанская	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
1. Бореальный равнинный	63	71.6	85	65.8	31	50.8
а) палеарктическая	36	40.9	37	28.7	20	32.8
б) амфибореальная	6	6.8	10	7.7	7	11.5
в) понто-каспийская	15	17.1	22	17.1	3	4.9
г) рионская	–	–	3	2.2	–	–
д) неясная	6	6.8	13	10.1	1	1.6
2. Бореальный предгорный	9	10.2	9	7.1	–	–
3. Бореальный горный	–	–	2	1.6	1	1.6
4. Арктический пресноводный	7	8.0	5	3.9	–	–
5. Переднеазиатский	3	3.4	18	13.9	11	18.0
6. Нагорно-азиатский	–	–	1	0.9	8	13.2
7. Туркестанский	–	–	–	–	7	11.5
8. Индийский предгорный	–	–	–	–	1	1.6
Солоноватоводные	3	3.4	3	2.2	–	–
Неопределенные	3	3.4	6	4.6	2	3.3
Всего	88	100.0	129	100.0	61	100.0

Таблица 33

Фаунистические комплексы округов Понто-Каспийской провинции

Фаунистические комплексы и группы	Округ			
	Черноморский		Каспийский	
	Число видов	%	Число видов	%
1. Бореальный равнинный	79	73.2	68	70.1
а) палеарктическая	36	33.3	35	36.2
б) амфибореальная	10	9.4	8	8.2
в) понто-каспийская	22	20.4	17	17.5
г) рионская	3	2.7	–	–
д) неясная	8	7.4	8	8.2
2. Бореальный предгорный	9	8.3	3	3.1
3. Бореальный горный	2	1.9	1	1.0
4. Арктический пресноводный	2	1.9	4	4.2
5. Переднеазиатский	10	9.3	14	14.4
6. Нагорно-азиатский	–	–	1	1.0
Солоноватоводные	3	2.7	3	3.1
Неопределенные	3	2.7	3	3.1
Всего	108	100.0	97	100.0

самый богатый регион данного уровня в пределах евразийской части Голарктической области. Это связано, как мы увидим ниже, с благоприятными термическим и гидрологическим режимами во время четвертичных похолоданий и потеплений, предпочтением большинством миксоспоридий равнинных водоемов, относительно большой эвритермностью этих паразитов, а также с богатством всей гидрофауны и обилием экологических ниш, обусловливающих большое разнообразие спектров питания хозяев миксоспоридий – рыб.

В пределах СНГ в Понто-Каспийской провинции довольно четко различаются два округа: Черноморский и Каспийский (табл. 33).

Черноморский округ включает бассейны всех рек, впадающих в Черное море с севера и востока. Это самый богатый видами округ, причем фауна миксоспоридий, так же как и вся гидрофауна, неравномерно распределена в разных участках.

За основу возьмем Дунайско-Кубанский участок – наиболее богатый видами и охватывающий все самые крупные водоемы. Как видно из табл. 34, ядро фауны миксоспоридий составляют здесь бореальные равнинные элементы, среди которых преобладают теплолюбивые виды и в несколько меньшей степени бореальные предгорные. Все остальные представлены сравнительно небольшим числом видов. Уже в пределах этого участка намечается постепенное обеднение фауны по направлению на восток от самого богатого видами бассейна реки Дунай. Наиболее обеднен бассейн р. Кубани.[3]

Что же определило проявление столь четко выраженной тенденции к обеднению фауны по направлению к востоку от р. Дунай?

По мнению Линдберга (1955а, 1955б, 1972), гипотеза покровного оледенения не может исчерпывающе объяснить особенности распределения фауны пресноводных водоемов. Так, в частности, она не в состоянии объяснить значительное богатство фауны бассейна Дуная по сравнению с бассейнами Днестра, Днепра, Дона, Волги; сходство ихтиофауны последних с таковой Дуная, где фактически сосредоточилась вся пресноводная фауна понто-каспийского бассейна; постепенное обеднение гидрофауны по направлению к востоку от Дуная и, наконец, верхнетретичный характер гидрофауны этой реки. Все это легко объяснимо, если признать, что в четвертичный период на фауну действовали не только наступления ледников и связанные с этим похолодания, но и геогидрократические колебания уровня океана. На протяжении четвертичного периода имели место по крайней мере две трансгрессии Мирового океана, сопровождавшиеся гибелью фауны равнинных участков рек или уходом ее в предгорные участки с последующей пространственной изоляцией и образованием эндемичных видов и подвидов.

Особенно губительной была предпоследняя трансгрессия, во время которой имело место поднятие уровня Мирового океана до изогипсы 150–180 м. Залитыми оказались равнинные участки почти всех европейских водоемов, в том числе рек Русской равнины. Вследствие наличия горной преграды с юга – отрогов южных Карпат и Восточно-Сербских гор – долина Дуная оказалась единственным исключением и не была охвачена морской трансгрессией. В районе Железных ворот, промытых Дунаем в этой горной преграде, морские воды по мере их подъема создавали подпор дунайских вод, следствием чего было образование на Среднедунайской низменности обширного пресноводного водоема, в котором и сохранилась верхнетретичная равнинная фауна. Во время регрессии происходило

[3] Забегая вперед, отметим, что постепенное обеднение фауны миксоспоридий по направлению к востоку продолжается и в соседнем Каспийском округе. Даже богатый миксоспоридиями бассейн Волги заметно уступает бассейну р. Дунай. В расположенных восточнее Аральском и Балхашском участках и южнее – Куринско-Персидском это обеднение выражено еще сильнее.

Таблица 34

Фаунистические комплексы участков Черноморского округа

Фаунистические комплексы и группы	Участок					
	Дунайско-Кубанский		Колхидско-Анатолийский		Крымский	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
1. Бореальный равнинный	74	76.2	27	84.3	14	51.9
а) палеарктическая	37	38.1	14	43.7	7	25.9
б) амфибореальная	10	10.3	3	9.4	2	7.4
в) понто-каспийская	22	22.6	6	18.7	3	11.9
г) рионская		–	3	9.4	–	–
д) неясная	5	5.2	1	3.1	2	7.4
2. Бореальный подгорный	9	9.3	2	6.3	2	7.4
3. Бореальный горный	1	1.0	1	3.1	2	7.4
4. Арктический пресноводный	2	2.1	–	–	–	–
5. Переднеазиатский	5	5.2	2	6.3	8	29.6
Солоноватоводные	3	3.1	–	–	–	–
Неопределенные	3	3.1	–	–	1	3.7
Всего	97	100.0	32	100.0	27	100.0

восстановление речных систем и частичное расселение как сохранившейся, так и вновь образовавшейся в верховьях фауны. Последняя трансгрессия была менее сильной и совершенно не затронула бассейн Дуная, однако в результате подпора рек произошло не только частичное разобщение бассейнов, но и соединение в верховьях некоторых речных систем, что способствовало расселению дунайской фауны. Последняя регрессия, соединившая речные системы, еще больше способствовала расселению этой фауны.

Таким образом, фауна всех рек от Днестра до Волги сравнительно молодая и состоит в основном из дунайских форм с небольшой примесью образовавшихся эндемичных видов и подвидов. Становится понятным постепенное обеднение гидрофауны по направлению к востоку. Донец (1963, 1967, 1979б) проследила это явление в отношении миксоспоридий. Так, на Дунае отмечено 83 вида миксоспоридий, на Днепре 58, на Дону 46, на Кубани 41, на Волге 63. При этом следует учесть, что фауна миксоспоридий Дуная изучена далеко не полно.

Значительный интерес представляет и Колхидско-Анатолийский участок. Здесь мы располагаем достаточно полными сведениями лишь по водоемам Колхидской низменности – бассейну р. Риони (Чернова, 1973). Сборы по бореальному предгорному и переднеазиатскому комплексам еще нельзя считать полными. Бросается в глаза явное преобладание бореальных равнинных видов, а среди них – наиболее эвритермных и эврибионтных бореальных равнинных в узком понимании (табл. 34). Обеднение фауны в этом участке вследствие его южного положения нельзя связать с четвертичным похолоданием. Поэтому возникает вопрос о других факторах, способствующих обеднению равнинной фауны.

Если все реки, впадающие в Черное и Каспийское моря с севера и северо-востока, могли получить верхнетретичную фауну, сохранившуюся в Дунае, то крутой

восточный склон черноморского побережья исключает возможность соединения бассейна р. Риони с этими водоемами. Между тем в данном бассейне сохранилось 177 видов равнинных паразитов, в том числе 29 видов миксоспоридий (Чернова, 1973). Некоторые виды, например *Myxosoma anurum, M. branchialis, M. circulus, Myxobolus gigas, Henneguya lobosa, H. schizura,* хотя и широко распространены в Черноморском округе, отсутствуют уже в бассейне р. Кубань, куда из-за его удаленности попало меньшее число дунайских форм. Кроме того, 3 вида (*Chloromyxum colchicus, Myxobolus baueri, M. crassus*), встреченные на банальных равнинных видах рыб, отмечены только для бассейна Риони. На основании сказанного Чернова (1973) делает предположение, что в бассейне Риони существовал второй очаг, в котором во время трансгрессии Мирового океана могла сохраниться верхнетретичная равнинная фауна. Так как Колхидская низменность возникла сравнительно недавно, то убежищем для равнинных форм могли служить лишь террасы в бассейне Риони, на которых по аналогии с бассейном Дуная в результате подпора вод мог возникнуть пресноводный водоем. Поскольку он был менее обширен и имел меньшее количество экологических ниш, верхнетретичная фауна оказалась здесь более обедненной. Однако в этом бассейне все же могли сохраниться некоторые виды, исчезнувшие в Дунае. По-видимому, ими и являются 3 вида миксоспоридий, встреченных только в бассейне Риони. Таким образом, выделение Колхидско-Анатолийского участка в самостоятельный участок Черноморского округа вполне оправдано.

Не менее своеобразен и Крымский участок. В водоемах Крыма фауна миксоспоридий резко обеднена – всего 31 вид. Из них 4 вида – *Hoferellus conifer, Myxobolus rotundus, M. carassii* и *M. dispar* – вселенцы, не имеющие отношения к автохтонной фауне крымских водоемов. Среди 27 аборигенов заметно преобладают бореальные равнинные формы, а среди них – представители эвритермной палеарктической группы (в узком понимании этого термина). Обращает на себя внимание небольшой процент представителей более теплолюбивых групп – понто-каспийской и амфибореальной, хотя Крым расположен южнее Дунайско-Кубанского участка. Мирошниченко (1981б, 1982) связывает это с тем, что проникновение видов бореального равнинного комплекса в Крым происходило в плейстоцене во время похолоданий, когда благодаря уменьшению стоков в море происходили регрессии и связанные с этим объединения речных систем.

Хотя число бореальных предгорных видов по сравнению с Дунайско-Кубанским участком уменьшено, они вместе с переднеазиатскими, также приуроченными к горным участкам рек, составляют более 30 % общей фауны. Весьма характерно для миксоспоридий Крыма наличие на эндемичном усаче *Barbus tauricus* видов *Myxobolus tauricus* и *M. impressus* (Мирошниченко, 1979, 1980а, 1980б), известных пока только для крымских рек. Эти виды, вероятно, следует причислить к Переднеазиатскому комплексу. К этому же комплексу, по-видимому, относится и обнаруженный на гольяне *Neomyxobolus olae* (Мирошниченко, 1981) – второй представитель редкого, до сих пор не отмечавшегося для Голарктической области рода. Большой интерес представляет находка в мышцах форели (*Salmo trutta morfa fario*) *Myxobolus salmonis.*

Таким образом, фауна миксоспоридий Крыма, несмотря на обеднение, имеет столь своеобразный характер, что есть все основания для выделения водоемов этого региона в отдельный самостоятельный участок Черноморского округа. Этот вывод был сделан Донец (1979б) на основании первых сведений о фауне миксоспоридий Крыма. Однако Мирошниченко (1981б, 1982) показал, что вопрос о зоогеографии гидрофауны Крыма намного сложнее.

Прежде всего все водоемы Крыма неоднородны по составу своей фауны (рис. 250). В равнинном Крыму, расположенном севернее внешнего межгорного

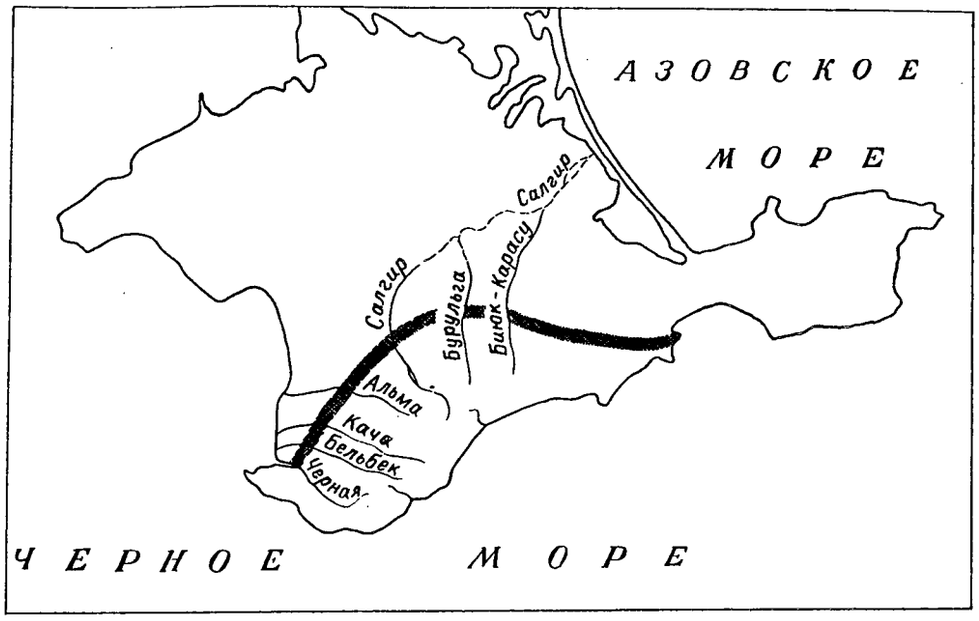


Рис. 250. Карта-схема Крыма и Крымского участка (отделен заштрихованной линией от основной части Крыма).

понижения, преобладают виды бореального равнинного, отчасти (восточнее) бореального предгорного комплексов. Благодаря этому здесь сосредоточена обедненная фауна Дунайско-Кубанского участка. Южнее, в горной части Крыма, в основном сосредоточены представители переднеазиатского и бореального горного комплексов. Именно они составляют основное ядро автохтонной крымской фауны, на основании которой этот район выделяется в самостоятельную единицу – участок. По мнению Мирошниченко, которое мы полностью разделяем, такой состав ихтиопаразитофауны, равно как и ихтиофауны, свидетельствует в пользу предположения Малаховского (1967) о том, что на месте черноморской впадины находилась территория, ограниченная с северо-востока отрогами Большого Кавказа, с юго-востока – Малым Кавказом и частью Малой Азии, с юго-запада и запада – горной страной, простирающейся от Крыма к Анатолийскому побережью. Эта связь с Малой Азией существовала в киммерийском веке. В предшествующих ему понтическом и куяльницком веках эта сухопутная связь отсутствовала и общий сток вод происходил в южном направлении в район Керченского бассейна. Наиболее древние элементы современной ихтиопаразитофауны – виды переднеазиатского и бореального горного комплексов, – очевидно, существовали на территории Крыма уже в киммерийском веке. В те времена эта плиоценовая фауна была заметно богаче. Однако в результате значительных изменений территории, климата и гидрологических условий как в самом плиоцене, так и в четвертичное время она должна была в значительной степени подвергнуться обеднению. Как известно, в плиоцене имели место поднятия в области главной гряды Крымских гор, глубокое врезание речных долин и колебания уровня моря, а в четвертичное время – новые поднятия, похолодание, а также существенные колебания уровня моря и засухи. Все это не могло не сказаться на гидрофауне крымских водоемов, основное ядро которой, однако, сохранило высокую степень своеобразия. Таковы среди

рыб крымский усач (*Barbus tauricus*), а среди паразитов рыб – переднеазиатские виды, среди которых 3 вида – *Myxobolus impressus, M. tauricus* и *Neomyxobolus olae*[4] пока еще в других водоемах не встречались. Скорее всего, они будут в дальнейшем найдены в водоемах Турции, Передней Азии и других южных водоемах, хотя и не исключено, что какой-нибудь из этих паразитов окажется эндемиком. Следует отметить, что ареал представителей значительно обедненной крымской фауны все же в некоторых случаях расширялся. Так, во время регрессии крымский усач проник из Крыма в бассейн Кубани, где обособился в качестве подвида *Barbus tauricus kubanicus.* При этом у его специфичных моногеней (*Dactylogyrus petenyi* и *D. goktschaicus*) произошли небольшие изменения хитиноидных частей: уменьшение размеров прикрепительных крючков и увеличение размеров копулятивного аппарата. В плейстоцене и голоцене во время регрессий произошло проникновение из водоемов Дунайско-Кубанского участка представителей бореального равнинного и бореального предгорного комплексов.

На основании глубокого анализа всей паразитофауны крымских рыб Мирошниченко убедительно показал, что Крымский участок в свою очередь делится на хорошо различимые подрайоны. Однако на фауне миксоспоридий ввиду сравнительно небольшого числа их видов это подразделение с достоверностью проследить не удается.

Каспийский округ, включающий в себя частично или полностью бассейны рек, впадающих в Каспийское и Аральское моря, а возможно, и оз. Балхаш, в той или иной степени по сравнению с Черноморским округом обеднен. Это обеднение в определенной степени коснулось даже обширных и богатых видами бассейнов Волги и Урала, образующих Волжский участок. Оно проявляется в несколько меньшем числе представителей бореального равнинного (особенно из теплолюбивых понто-каспийских, амфибореальных и рионских групп) и бореального предгорного комплексов (табл. 35). Однако в процентном отношении ко всей фауне миксоспоридий бореальный равнинный комплекс Каспийского округа лишь незначительно уступает таковому Черноморского. Связано это с тем, что в Черноморском округе благодаря наличию горных участков в бассейнах рек Дунай, Днестр и других более значительна доля видов бореального предгорного комплекса. В почти полностью равнинном Волжском участке Каспийского округа бореальный предгорный комплекс представлен всего 1 видом.

Несколько сложнее обстоит дело с Куринско-Персидским участком Каспийского округа. Казалось бы, наличие горных водоемов в этом участке должно было привести к увеличению числа представителей бореального предгорного комплекса, но в Куре, Араксе, реках Ленкорани этот комплекс вытесняется представителями переднеазиатского комплекса – пришельцев из соседней провинции. Сравнительно большая плотность последних – дополнительное отличие как Куринского участка, так и всего Каспийского округа от Черноморского. Если обратиться к табл. 35, то бросаются в глаза 3 особенности этого региона.

1. Сильное обеднение фауны, что, по-видимому, связано, во-первых, с тем, что виды миксоспоридий бореального равнинного комплекса так же, как и их хозяева, находятся на самом краю ареала или вблизи него; во-вторых, с лимитирующим влиянием быстрого течения и мутности воды (Кандилов, 1964а, 1964б).

2. Резкое увеличение численности видов, которых можно считать переднеазиатскими (29 %).

[4] В отличие от Мирошниченко (1981) мы причисляем *N. olae* не к бореальному предгорному комплексу, а к переднеазиатскому. По-видимому, после вымирания своих пока еще неизвестных хозяев этот паразит в реках Крыма перешел на гольяна. Во всех других водоемах, где производились исследования, гольян не был заражен этим паразитом.

Таблица 35

Фаунистические комплексы участков Каспийского округа

Фаунистические комплексы и группы	Участок					
	Волжский		Аральский		Куринско-Персидский	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
1. Бореальный равнинный	65	83.4	24	80.0	31	64.6
а) палеарктическая	35	44.9	20	66.6	17	35.4
б) амфибореальная	7	9.0	2	6.7	5	10.4
в) понто-каспийская	15	19.2	2	6.7	9	18.8
г) неясная	8	10.3	–	–	–	–
2. Бореальный предгорный	3	3.7	–	–	1	2.1
3. Бореальный горный				–	1	2.1
4. Арктический пресноводный	4	5.1	–	–	–	–
5. Переднеазиатский	2	2.6	5	16.7	13	27.0
6. Нагорно-азиатский	–	–	1	3.3	–	–
Солоноватоводные	2	2.6	–	–	–	–
Неопределенные	2	2.6	–	–	2	4.2
Всего	78	100.0	30	100.0	48	100.0

3. Наличие горного вида *Myxobolus salmonis* на форели оз. Севан.

Этих 3 особенностей достаточно, чтобы при формальном подходе поднять ранг рассматриваемого участка до округа или даже до провинции. Однако ситуация здесь более сложная.

Если взять нижнее течение р. Кура от устья до Мингечаурского водохранилища, то плотность переднеазиатских форм составит только 8.3 %, что вполне естественно для акватории, находящейся у границы крупного зоогеографического региона – провинции. Если же включить сюда и Мингечаурское водохранилище, то эта цифра удвоится (16.6 %). В фауне миксоспоридий р. Кура выше водохранилища, а также оз. Севан, р. Аракса и других рек бассейна общее число переднеазиатских элементов достигает 21.1 %, что дает право говорить о различиях, соответствующих уровню провинции. Весьма заманчиво отнести эту часть бассейна к Иранской провинции, показав таким образом, что и здесь, как в Средней Азии, границы провинций идут не по водоразделам рек, а по границам ландшафтных зон. Однако анализ фауны миксоспоридий среднего участка[5] бассейна р. Кура показывает, что доля бореальных равнинных элементов здесь лишь немногим меньше, чем в нижнем участке (71.1 против 87.5 %), а по количеству видов даже превосходит его. С другой стороны, и переднеазиатские виды не составляют большинства в Мингечаурском водохранилище (табл. 35). Все это заставляет нас воздержаться от включения средней части бассейна р. Кура в Иранскую провинцию и оставить ее в пределах Куринско-Персидского участка Каспийского округа

[5] В отличие от Гогебашвили (1970) мы склонны считать участок р. Кура от Ахалдабы до Боржоми не верхним, а средним, полагая, что к верхнему относятся истоки р. Кура, находящиеся за пределами СНГ.

Понто-Каспийской провинции. В притоке Куры – Араксе резкое возрастание числа видов переднеазиатского комплекса наблюдается уже в районе Нахичевани: они составляют 41.1 % от общего числа видов, причем в притоках Аракса Гиленчай и Алинджачай, а возможно, и Нахичеванчай, по мере удаления от Аракса число бореальных равнинных видов уменьшается. В оз. Севан к переднеазиатским видам добавляется и бореальный горный вид *Myxobolus salmonis*. На основании этого Агаева (1982) и Григорян (1980) считают, что граница между Понто-Каспийской и Иранской провинциями проходит в районе Нахичевани и Армении. Соответственно среднее и верхнее течение Аракса, по их предположению, уже будет относиться к Иранской провинции. По-видимому, к этой же провинции относятся и верховья рек, впадающих в Аракс.

По данным Ибрагимова (1977) и Микаилова и Ибрагимова (1980), в нижнем равнинном участке рек этого региона число бореальных равнинных видов (*Myxidium macrocapsulare, Zschokkella nova, Chloromyxum legeri, Myxosoma circulus, Myxobolus muelleri, M. bramae, M. bliccae, M. musculi, Thelohanellus misgurni*) заметно преобладает над переднеазиатскими (*Chloromyxum varicorhini, Myxobilatus varicorhini, Myxosoma branchialis, Myxobolus musajevi, M. rachmani, M. pfeifferi*). В среднем участке соотношение этих элементов заметно меняется: 4 вида бореальных равнинных (*Myxosoma circulus, Myxobolus muelleri, M. bramae, M. musculi*) и столько же переднеазиатских (*Myxosoma branchialis, Myxobolus pfeifferi, M. musajevi, M. rachmani*). В верхнем горном участке наряду с общим обеднением фауны миксоспоридий имеет место преобладание переднеазиатских форм: *Myxobolus pfeifferi, M. musajevi, M. rachmani, M. azerbaidzanicus,* из которых последний не встречается в среднем и нижнем участках. Из бореальных равнинных элементов сохранились только 3 самых эврибионтных вида: *Myxobolus muelleri, M. bramae, M. musculi.* На этом основании авторы относят нижние участки ленкоранских рек к Куринскому участку Понто-Каспийской провинции, а верхние и средние – к пограничной Иранской провинции.

Наметившееся в Волжском участке обеднение бореальной равнинной и бореальной предгорной фауны в еще большей степени проявляется в водоемах Аральского участка, который рассматривался как самостоятельный округ (Берг, 1949). Однако фауна этих водоемов неоригинальна: он представляет собой сильно обедненную фауну Волжского участка, где при полном отсутствии бореального предгорного комплекса примешивается лишь 1 нагорно-азиатский вид, пришедший из соседней Туркестанской провинции, – *Myxobolus cristatus.* Поэтому мы присоединяемся к мнению Турдакова (1963), рассматривающего Аральский округ лишь как участок Каспийского округа.

Заслуживает упоминания и регион, которому Джалилов и Пугачев (1985) присвоили название Балхашский участок. Этот регион Берг (1949) включал в Нагорно-азиатскую подобласть в качестве провинции. Догель и Гвоздев (1945) указывали на отсутствие оригинальности у паразитофауны рыб данного региона. На этом основании они предложили упразднить всю Нагорно-азиатскую подобласть, включив ее в Аральский округ (в понимании Берга) Понто-Каспийско-Аральской провинции. С этим не согласились другие паразитологи (Шульман, 1958б; Османов, 1963, 1965; Джалилов, 1966; Ашурова, 1973б, 1973в, 1978; Донец, 1979б, и др.), показавшие, что для других провинций Нагорно-азиатской подобласти, а именно Тибетской и Таримской, характерно большое своеобразие паразитов. Однако Джалилов и Пугачев (1985), проводя анализ паразитофауны рыб Нагорно-азиатской подобласти, показали, что только Таримскую и Тибетскую провинции можно выделить в отдельную Нагорно-азиатскую подобласть. Паразитофауна же Балхашской провинции действительно мало оригинальна и сильно обеднена. Поэтому она должна быть включена в Понто-Каспийскую провинцию Средиземноморской подобласти в качестве

участка, фауна которого носит переходный характер от Нагорно-азиатской подобласти, с одной стороны, к Циркумполярной – с другой. Что касается миксоспоридий, то их фауна здесь крайне обеднена, что, по-видимому, обусловлено осолонением большинства входящих в данный регион озер. Обнаружено всего 5 видов миксоспоридий, 4 из которых – представители бореального равнинного комплекса. Из них 3 (*Myxobolus bramae, M. dispar* и *M. muelleri*) входят в палеарктическую группу, 1 вид (*Myxobolus kubanicus*) – в амфибореальную группу, а 1 – *Thelohanellus nemachili* – неопределенный. Такой состав фауны заставляет нас считать рассматриваемый регион лишь участком Понто-Каспийской провинции, что нуждается в дополнительной проверке.

Туркестанская провинция включает в себя водоемы бассейнов средней части Амударьи и Сырдарьи и р. Талас, которые Турдаков (1946), а вслед за ним Берг (1949) на основании наличия ряда автохтонных элементов различной степени древности выделили в отдельную провинцию Средиземноморской подобласти.

Как видно из табл. 32, фауна миксоспоридий Туркестанской провинции заметно обеднена, и хотя здесь имеет место преобладание бореальных равнинных элементов, среди которых ведущее место принадлежит их наиболее эвритермной палеарктической группе (бореальные равнинные в понимании Никольского), в значительном количестве примешиваются автохтонные и переднеазиатские, а также нагорно-азиатские виды. Наличие последних обусловлено в значительной степени заходом в воды Туркестанской провинции маринки, которая благодаря своей эврибионтности, позволяющей ей существовать в водоемах различного типа, и широкому спектру питания, дающему возможность брать пищу и со дна, и из толщи воды, имеет большое количество специфичных миксоспоридий (5 видов). Бореальные равнинные элементы несомненно зашли из Аральского участка Понто-Каспийской провинции, что легко осуществимо, так как границы между ними проходят не по водоразделам, а по границам ландшафтных зон. Что касается переднеазиатских видов, то они могли сюда проникнуть как из иранских рек, так и через Узбой. Представляет интерес *Sphaerospora schulmani,* рассматриваемая Стрелковым и Шульманом (1971) как индийская горная или предгорная форма, о чем более подробно будет сказано ниже. Бросается в глаза полное отсутствие в Туркестанской провинции представителей бореального предгорного комплекса. Очевидно, их экологическая ниша прочно занята переднеазиатскими и особенно нагорно-азиатскими видами, лучше приспособленными к горным потокам среднеазиатских рек.

На основании паразитологических данных Османов (1963б, 1965а, 1965б) и Гаврилова (1968, 1969) вслед за Турдаковым (1952, 1963) вполне обоснованно разделяют провинцию на два округа: Сырдарьинский и Амударьинский. Однако в фауне миксоспоридий различия не столь велики. В Сырдарье богаче представлены бореальные равнинные элементы, в Амударье – нагорно-азиатские, что в отношении миксоспоридий нуждается в дополнительной проверке. В общем фауна миксоспоридий Туркестанской провинции носит явно переходный характер: от Понто-Каспийской провинции к соседним Нагорно-азиатской подобласти и Иранской провинции. Этот переходный характер особенно заметен, если рассматривать отдельные участки рек, которые Ф. А. Турдаков и Л. С. Берг целиком относят к Туркестанской провинции. Между тем Караев (1975) отмечал, что в р. Кашкадарья выше города Китаб из миксоспоридий обнаружены только представители нагорно-азиатского комплекса – *Myxidium rostowstschikowi, Chloromyxum rostowstschikowi, Myxobolus suturalis, M. disparoides, M. obpyriformis.* Такое же преобладание нагорно-азиатских представителей имело место и в других группах паразитов, что дало основание отнести верховья Кашкадарьи к Нагорно-азиатской подобласти.

На основании паразитологических данных Данияров (1976б) отнес к Нагорно-

Таблица 36

Фаунистические комплексы округов Балтийской провинции

Фаунистические комплексы и группы	Округ			
	Рейиский		Невский	
	Число видов	%	Число видов	%
1. Бореальный равнинный	58	76.3	50	78.2
а) палеарктическая	36	47.4	33	51.6
б) амфибореальная	6	7.8	3	4.7
в) понто-каспийская	11	14.5	11	17.2
г) неясная	5	6.6	3	4.7
2. Бореальный предгорный	6	7.7	5	7.8
3. Арктический пресноводный	5	6.9	6	9.4
4. Переднеазиатский	3	3.9	–	–
Солоноватоводные	2	2.6	3	4.7
Неопределенные	2	2.6		
Всего	76	100.0	64	100.0

азиатской подобласти верховья р. Кафирниган (реки Сарбо и Сардам-Миена на южных склонах Гиссарского хребта). Алламуратов (1974) на том же основании включил в Нагорно-азиатскую подобласть верховья Сурхандарьи, расположенные в пределах Гиссарского хребта. В последних двух случаях миксоспоридии, однако, не дают столь четкой картины, как вся паразитофауна рыб в целом. Здесь представителей бореального равнинного комплекса примерно столько же, сколько представителей нагорно-азиатского, переднеазиатского и туркестанского комплексов, вместе взятых. Однако сильное обеднение бореального равнинного комплекса по сравнению с нижним и средним участками этих рек ярко подчеркивает переходный характер Туркестанской провинции, проявляющийся даже в пределах бассейна одной сравнительно небольшой реки.

Балтийская провинция. По числу видов (88) и по составу фауны миксоспоридий эта провинция занимает промежуточное положение, являясь переходной от Средиземноморской к Циркумполярной подобласти (табл. 32, 36). В ее фауне заметно преобладает бореальный равнинный комплекс, составляющий 71.6 %, где сравнительно высока плотность представителей теплолюбивых понто-каспийской и амфибореальной групп (24 % от общего числа видов). Вместе с тем здесь по сравнению с Понто-Каспийской провинцией чаще встречаются представители холодолюбивых комплексов – бореального предгорного и арктического пресноводного. Как показал Шульман (1949, 1958б), число теплолюбивых паразитов уменьшается по направлению с запада на восток. Соответственно на востоке увеличивается число арктических видов и их численность. Балтийская провинция делится на 2 округа: Рейнский, начинающийся от Немана и захватывающий бассейны всех водоемов, расположенных западнее его, и Невский, охватывающий бассейны всех рек, впадающих в Балтийское море к востоку от Немана, до бассейна Онежского озера включительно. По ихтиофауне эти округа отличаются лишь наличием усача в Рейнском округе и большей плотностью лососевых в Невском.

Долгое время сравнительно слабо были изучены миксоспоридии Рейнского

округа. К сожалению, и в настоящее время водоемы, расположенные к западу от р. Преголи, в отношении миксоспоридий еще недостаточно хорошо изучены.

По фауне миксоспоридий Рейнский округ отличается от Невского, во-первых, наличием 3 представителей переднеазиатского комплекса, паразитирующих на усачах; во-вторых, несколько бóльшим количеством видов, относящихся к теплолюбивым группам бореального равнинного комплекса; в-третьих, несколько меньшим удельным весом представителей холодолюбивого арктического пресноводного комплекса. Последнее отличие проявлялось бы, по-видимому, еще сильнее, если бы не одно обстоятельство: типично арктический вид *Henneguya zschokkei,* обычно отсутствующий или редко встречающийся в равнинных водоемах Рейнского округа, обнаружен в альпийских озерах: Женевское, Тунер, Цюрихское, Невшательское, Фирвальдштадское, Большое Пленерское. Очевидно, этот холодолюбивый паразит попал сюда во время ледникового похолодания и сохранился в Альпах до нашего времени.

По направлению на восток, особенно в Невском округе, заметно увеличивается зараженность паразитами лососевых и налима. Характерно, что в Ладожском озере численность *Henneguya zschokkei* настолько увеличилась, что этот холодолюбивый паразит перешел на несвойственных ему карповых рыб и даже на сома. Такой переходный характер паразитофауны рыб по направлению с запада на восток обусловлен не только климатическими факторами, но и сложной историей территории, на которой расположены водоемы, входящие в состав Балтийской провинции.

В четвертичный период территория Балтийской провинции подвергалась неоднократному оледенению. В связи с этим вся ранее существовавшая здесь паразитофауна была полностью уничтожена. Лишь после отступления Валдайского ледяного покрова и связанного с этим освобождения территории от ледника началось заселение появившихся здесь водоемов. Вдоль кромки тающего ледника возникли крупные приледниковые водоемы, соединенные друг с другом реками и образующие водные системы (Берг, 1949; Вайтенкунас, 1967; Квасов, Краснов, 1967; Квасов, 1970). Воды приледниковых озер стекали в южном и западном направлении, что создавало предпосылки для заселения водоемов с юга и отчасти с запада. Таким образом, вся современная ихтиофауна бассейнов Балтийского и, как мы потом увидим, Баренцева и Белого морей проникала из бассейнов рек Черного и Каспийского морей (Берг, 1949).

По мнению Петрова (1947), заселение Невского округа Балтийской провинции происходило через реки Неман, Западная Двина, Великая, которые были притоками Праднепра. Вначале, по-видимому, в заселении большинства рек Рейнского округа, расположенного западнее Немана, значительную роль играл Дунай, а Волга большой роли, по всей вероятности, не играла. Во-первых, потому, что верховьем ее была Кама; во-вторых, потому что изменение орографии шло в сторону присоединения к бассейну Волги водоемов, бывших ранее в системе Балтийского моря, а не наоборот (Мирчинк, 1935). Это хорошо подтверждается паразитологическими данными Шульман (1950, 1954а, 1958б), показавшей, что в пределах Балтийской провинции от р. Неман до Онежского озера наблюдается постепенное обеднение фауны теплолюбивыми видами паразитов по направлению с запада на восток. В пользу того, что именно реки Черноморского округа послужили основным источником заселения водоемов Балтийской провинции, свидетельствует наличие в бассейнах рек Неман, Западная Двина, Великая паразитов рыб, встречающихся только в Черноморском округе и отсутствующих в Каспийском округе: трематоды *Paleorchis unicus, P. incognitus, Nicolia skrjabini, Apophalus muhlingi,* нематода *Schulmanella petruschewskii.* Число этих видов также уменьшается по направлению с запада на восток: в Немане 5 видов, в Западной Двине 4, в Великой 1 вид.

Среди миксоспоридий видов, характерных только для Черноморского округа, пока не найдено. Однако о более южном характере фауны Рейнского округа могут свидетельствовать не только большее число представителей амфибореальной и понто-каспийской групп, но и наличие переднеазиатских элементов – паразитов усача *Myxobolus cordis, M. pfeifferi* и *Chloromyxum barbi.* Паразиты усача попали во все водоемы Рейнского округа вместе со своим хозяином. Однако тот факт, что в этих водоемах, в том числе и в бассейне Немана, обитает типичная форма усача *Barbus barbus,* а не его днепровский подвид *B. barbus borystenicus,* свидетельствует о том, что эти виды паразитов пришли из Дуная.

С появлением Балтийского Ледового озера и образованием самостоятельного стока рек Балтийской провинции большую роль в заселении Балтийской провинции стал играть Дунай. Однако связь его с такими реками, как Висла и Неман, не говоря уже о Западной Двине и Великой, была, по-видимому, не прямой, а осуществлялась по широтным протокам Германской низменности через системы ледниковых озер. Следует при этом помнить, что, по мнению Линдберга (1972), фауна Днестра, Днепра и других рек Понто-Каспийской провинции имеет также дунайское происхождение.

13.1.2.1.2. Циркумполярная подобласть

Эта подобласть – самая обширная в пределах Голарктической области. Она включает в себя бассейны рек, впадающих в Северный Ледовитый океан, а также в северную часть Тихого океана.

Так же, как и в Средиземноморской подобласти, в ней превалирует бореальный равнинный комплекс. Однако в отличие от Средиземноморской подобласти число представителей теплолюбивых групп (понто-каспийской и амфибореальной) в ней ничтожно мало – всего 9.3 %, да и то все находки этих видов приходятся на пограничные со Средиземноморской подобластью водоемы: бассейн Оби и реки Европейского округа (табл. 37).

Заметно более высок процент числа видов холодолюбивых комплексов (бореального предгорного и арктического пресноводного). Вместе с бореальным горным эти холодолюбивые комплексы составляют 29 % от всей фауны. Всего в Циркумполярной подобласти обнаружено 97 видов миксоспоридий. Эту цифру следует считать несколько заниженной, поскольку некоторые крупные водоемы, как например Енисей и частично Лена, изучены недостаточно полно, а Яна, Индигирка и др. совсем не изучены. Учитывая сравнительно высокую холодоустойчивость миксоспоридий, можно предполагать, что при исследовании этих рек будет обнаружено некоторое количество видов, встречающихся в Европе, в связи с чем их придется перевести из понто-каспийской группы в бореальную равнинную. Тем не менее для миксоспоридий Циркумполярной подобласти, так же как и для всей ее фауны, характерно обеднение за счет теплолюбивых стенотермных видов. Это обеднение связано с четвертичными похолоданиями, изменениями горного рельефа, а также с геогидрократическими колебаниями уровня океана. В пределах Циркумполярной подобласти, фауна которой в общем отличается малым разнообразием, Л. С. Берг различал только две провинции: Ледовитоморскую и Тихоокеанскую, причем в первую включались бассейны всех рек Европы, Азии и Америки, впадающие в Северный Ледовитый океан, а во вторую – бассейны рек Азии и Америки, впадающие в северную часть Тихого океана.

Если сравнить обобщенные списки миксоспоридий указанных выше бассейнов, то может создаться впечатление об их четких и вполне определенных различиях. Однако это впечатление рассеивается, если рассматривать фауну миксоспоридий

Таблица 37

Фаунистические комплексы провинций Циркумполярной подобласти

Фаунистические комплексы и группы	Провинция					
	Ледовитоморская		Тихоокеанская		Западно-монгольская горная	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	Доля от общего числа видов
1. Бореальный равнинный	54	62.8	–	–	3	1/3
а) палеарктическая	37	43.0	–	–	2	2/9
б) амфибореальная	6	7.0	–	–	1	1/9
в) понто-каспийская	3	3.5	–	–	–	–
г) исходная	3	3.5	–	–	–	–
д) неясная	5	5.8	–	–	–	–
2. Бореальный предгорный	8	9.3	5	21.7	–	–
3. Тихоокеанский предгорный	1	1.2	10	43.5	1	1/9
4. Бореальный горный	1	1.2	–	–	–	–
5. Арктический пресноводный	8	9.3	3	13.1	1	1/9
6. Американский равнинный	2	2.3	–	–	–	–
7. Западно-монгольский предгорный	2	2.3	–	–	3	1/3
8. Китайский равнинный	2	2.3	–	–	–	–
Солоноватоводный	6	7.0	5	21.7	–	–
Неопределенные	2	2.3	–	–	1	1/9
Всего	86	100.0	23	100.0	9	

Примечание. Поскольку число видов миксоспоридий, обнаруженных в Западно-монгольской провинции, не достигает 10, мы не сочли возможным вычислять проценты.

каждой крупной реки, входящей в Тихоокеанскую провинцию, в отдельности. Соответственно некоторые ихтиологи (Кириллов, 1972; Решетников, 1980) и паразитологи (Пугачев, 1981) несколько видоизменяют как границы между Ледовитоморской и Тихоокеанской провинциями, так и зоогеографическое районирование всей северо-восточной части Азии. Этот вопрос мы более подробно разберем ниже.

Фауна миксоспоридий Ледовитоморской провинции в общих чертах более или менее совпадает с таковой всей Циркумполярной подобласти (табл. 38), так как является ее самой обширной, наиболее богатой видами частью. По характеру своей фауны эта провинция довольно четко распадается на два округа: Европейский и Сибирский.

Характеристика Европейского округа несколько затруднена из-за слабой изученности Северной Двины. Однако накопленный по всему Европейскому округу материал позволяет убедиться, что для него характерны большее по сравнению с Сибирским округом число представителей теплолюбивых группировок бореального равнинного комплекса (общий процент 13.2) и меньший удельный вес арктического пресноводного комплекса – всего 7 видов, что составляет 3 % от всей фауны. Хотя на севере Европы имело место сплошное оледенение, сопровождающееся полным вымиранием гидрофауны, заселение ее после отступления и полного исчезновения ледника происходило отчасти за счет вселения сохранившейся в бассейне Дуная верхнетретичной фауны, о чем уже сообщалось выше, отчасти за счет вселения холодолюбивой фауны Сибири.

Таблица 38

Фаунистические комплексы округов Ледовитоморской провинции

Фаунистические комплексы и группы	Округ					
	Европейский		Сибирский		Северо-восточный	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
1. Бореальный равнинный	38	69.1	53	72.6	8	36.4
а) палеарктическая	31	56.4	43	58.8	6	27.3
б) амфибореальная	4	7.3	3	4.1	–	–
в) понто-каспийская	3	5.4	1	1.5	–	–
г) исходная	–	–	3	4.1	–	–
д) неясная	–	–	3	4.1	2	9.1
2. Бореальный предгорный	5	9.1	5	6.8	4	18.2
3. Тихоокеанский предгорный					1	4.5
4. Бореальный горный	1	1.8			1	4.5
5. Арктический пресноводный	7	12.7	8	11.0	6	27.3
6. Американский равнинный	–	–	2	2.7	–	–
7. Западно-монгольский предгорный	–	–	2	2.7	–	–
8. Китайский равнинный	–	–	2	2.7	–	–
Солоноватоводные	4	7.3	1	1.5	2	9.1
Неопределенные						
Всего	55	100.0	73	100.0	22	100.0

Бореальная равнинная фауна (не только эвритермные, но и теплолюбивые элементы), а также холодолюбивые представители бореального предгорного и горного комплексов, проникнув в приледниковые озера Балтийской провинции по краю ледника, расселялись в восточном и северо-восточном, а по мере отступления ледника и в северном направлениях, вплоть до Кольского полуострова. Естественно, что это перемещение в первую очередь осуществлялось холодолюбивыми и эвритермными видами, однако некоторое количество теплолюбивых видов (*Myxobolus cyprini, M. cyprinicola, M. obesus*) достигло даже Кольского полуострова.

Из табл. 39 видно, что Европейский округ распадается на ряд участков, заметно отличающихся друг от друга по богатству и составу фауны миксоспоридий. В Баренцевоморском участке Кольского полуострова, несмотря на его хорошую изученность (Митенев, 1982а, 1982б, 1984; Б. С. Шульман, 1983), обнаружено всего 18 видов миксоспоридий. Среди них сравнительно высок процент (44.4 %) эвритермных бореальных равнинных, т. е. палеарктических (при полном отсутствии представителей теплолюбивых групп), а также холодолюбивых арктических пресноводных (27.8) и бореальных предгорных (22.2) элементов. К холодолюбивым следует отнести также и единственного представителя бореального горного

Таблица 39

Фаунистические комплексы участков Европейского округа

Фаунистические комплексы и группы	Участок			
	Кольско-Баренцевоморский		Кольско-Беломорский	
	Число видов	%	Число видов	%
1. Бореальный равнинный	8	44.5	19	61.3
а) палеарктическая	8	44.5	17	54.8
б) амфибореальные	–	–	2	6.5
в) понто-каспийские	–	–	–	–
2. Бореальный предгорный	4	22.2	1	3.2
3. Бореальный горный	1	5.5	1	3.2
4. Арктический пресноводный	5	27.8	6	19.4
Солоноватоводные	–	–	4	12.9
Всего	18	100.0	31	100.0

Таблица 39 (*продолжение*)

Фаунистические комплексы и группы	Участок			
	Северокарельский		Двинско-Печорский	
	Число видов	%	Число видов	%
1. Бореальный равнинный	25	77.8	31	83.8
а) палеарктическая	22	68.7	26	73.3
б) амфибореальные	1	3.0	4	10.8
в) понто-каспийские	2	6.1	1	2.7
2. Бореальный предгорный	–	–	1	2.7
3. Бореальный горный	1	3.0	–	–
4. Арктический пресноводный	6	16.2	5	13.5
Солоноватоводные	1	3.0	–	–
Всего	33	100.0	37	100.0

комплекса – *Myxidium salmonis,* составляющего 5.5 % всей фауны миксоспоридий Кольско-Баренцевоморского участка. Учитывая значительную холодоустойчивость миксоспоридий, мы не должны связывать обеднение фауны миксоспоридий этого участка Кольского полуострова только с суровым температурным режимом. Здесь, по мнению Митенева (1984), большую роль играет также резкое обеднение всей гидрофауны вообще и ихтиофауны в частности. Например, из карповых здесь сохранился только один вид гольяна, из окуневых – только один вид – окунь. Именно это обеднение в сочетании с уменьшением трофических звеньев (зоопланктон и бентос) оказало лимитирующее воздействие на фауну миксоспоридий. Кроме того, сказывается и то обстоятельство, что большинство хозяев находятся здесь на краю ареала, что также способствует обеднению их паразитофауны.

Хотя удельный вес арктического пресноводного комплекса в данном участке

достаточно велик, его видовой состав даже по сравнению с расположенным южнее Кольско-Беломорским участком, не говоря уже о Сибирском округе, несколько уменьшен – всего 5 видов. Качественная обедненность пресноводного арктического комплекса на Кольском полуострове и в Карелии связана, по-видимому, с тем, что внедрение его представителей с востока ограничивалось Белым морем. В связи с этим сюда с востока могли проникнуть только эвригалинные формы.

По направлению на юг заметно увеличивается как общее число видов миксоспоридий, так и удельный вес представителей теплолюбивых групп (амфибореальных и понто-каспийских) бореального равнинного комплекса. Так, на Беломорском участке Кольского полуострова обнаружен 31 вид, из которых 2 (*Myxobolus cyprini* и *M. cyprinicola*) относятся к амфибореальной группе, а в Северокарельском участке из 33 обнаруженных видов 2 (*Chloromyxum legeri* и *Myxobolus exiguus*) относятся к понто-каспийской группе, а 1 (*Myxobolus macrocapsularis*) к амфибореальной.

Двинско-Печорский участок изучен слабее, хотя в последнее время список обнаруженных здесь видов миксоспоридий заметно пополнился в первую очередь благодаря исследованиям Доровских (1986, 1987а, 1987б, 1988а, 1988б), Доровских, Ошибова (1984), Доровских, Митрохина (1987) – здесь обнаружено 37 видов миксоспоридий. Однако даже и при такой степени изученности бросается в глаза заметно больший удельный вес теплолюбивых амфибореальных и понто-каспийских групп, составляющих вместе 13.5 % всей фауны (в Беломорском участке Кольского полуострова теплолюбивые формы составляли 6.5, в Северо-Карельском участке 9.1 %). Относительно высокий процент теплолюбивых форм в этом участке Европейского округа связан не только с его самым южным положением, но и с тем, что заселение входящих в него водоемов происходило не только с юго-запада, но и непосредственно с юга, через соединение верховьев Северной Двины и Печоры с верховьями притоков Волги. Характерно, что в Печору и особенно в Северную Двину проник ряд теплолюбивых видов рыб: в Печору пескарь и лещ, а в Северную Двину голавль, пескарь, уклейка, лещ и густера. Поэтому мы вправе ожидать, что при более глубоком исследовании Северной Двины не только увеличится число характерных для нее видов миксоспоридий, но и возрастет список представителей теплолюбивых бореальных равнинных групп. Наше представление о фауне миксоспоридий Европейского округа, естественно, уточнится, однако общие закономерности в первом приближении, по-видимому, уже выявлены.

Сибирский округ наиболее богат видами в пределах Циркумполярной подобласти – 67 видов (табл. 38; рис. 249). Это связано с тем, что здесь в значительной мере представлен холодолюбивый арктический пресноводный комплекс – 8 видов, что составляет 11.8 %. Кроме того, именно в водоемах Сибирского округа возник бореальный равнинный комплекс. Поэтому здесь, несмотря на произошедшее в четвертичное время вымирание всех стенотермных теплолюбивых видов, полностью сохранились все эвритермные и эврибионтные широко распространенные виды, образующие палеарктическую группу. К ним добавляются 3 вида, встреченные только в Сибири (район р. Васюган), – *Wardia schulmani, Myxobolus wasjugani, Thelohanellus carassii,* которые мы условно объединили в группировку под названием „исходные бореальные равнинные", а также бореальные равнинные виды неясного положения – *Zschokkella costata, Myxobilatus legeri, Myxosoma splendida.* Немногие представители теплолюбивых групп – понто-каспийской (*Chloromyxum legeri*) и амфибореальной (*Myxobolus cyprinicola, M. squamae, M. pseudorasbori*) – практически отсутствуют на всей громадной территории Сибирского округа и обнаружены лишь в бассейне Оби на границе Средиземноморской подобласти.

Бореальный предгорный комплекс представлен тем же количеством видов (5), что и в Европейском округе. Кроме того, в бассейне р. Лена обнаружено

2 представителя китайского равнинного комплекса – *Myxobolus amurensis* и *M. pavlovskii*, попавших сюда через соединение верховьев притоков Лены и Амура.

Хотя сплошного оледенения на территории Сибири не было, однако четвертичное похолодание оказало на фауну ее водоемов свое лимитирующее влияние, что привело к вымиранию всех представителей стенотермных теплолюбивых понто-каспийской и амфибореальной групп. Ввиду отдаленности водоемов, где сохранилась вся верхнетретичная гидрофауна, нового заселения практически не произошло. Определенное влияние, как мы уже отмечали, оказывали трансгрессии и регрессии морских вод, а также горообразовательные процессы. Имевшие место во время регрессий соединения рек обеспечили исключительное постоянство состава фауны сибирских водоемов.

Если граница Сибирского округа на западе и на юге точно определена и очерчена, то в отношении северо-восточной границы и в настоящее время нет единого мнения. Берг (1949) относил все водоемы, впадающие в Берингово и северную часть Охотского морей к Тихоокеанской провинции, считая водораздел между этими реками и реками, впадающими в Северный Ледовитый океан, границей между Тихоокеанской провинцией и Сибирским округом Ледовитоморской провинции. Решетников (1980) выделил районы Чукотки (р. Амгуема и водоемы Чукотского полуострова), водоемы Аляски и бассейны рек Маккензи и Андерсонбак в особый Берингийский округ, который он включал в Ледовитоморскую провинцию. К Тихоокеанской провинции он относит лишь бывший Охото-Камчатский округ (включая р. Пенжина) и округ Британской Колумбии. Еще дальше пошел Пугачев (1981). Он включил Охотский участок в Сибирский округ, Чукотский и Анадырский участки объединил в Берингийский округ, который, по его мнению, также относится к Ледовитоморской провинции. Таким образом, в составе Тихоокеанской провинции на территории Азии остаются лишь водоемы Камчатки.

Столь большие различия в зоогеографической оценке северо-востока Азии связаны отчасти с плохой изученностью находящихся здесь водоемов, отчасти же с тем, что именно на их фауне особенно сильно сказалось лимитирующее воздействие разнообразных, указанных выше факторов.

Попытаемся оценить эти водоемы, исходя из фауны миксоспоридий. Наиболее полно в Сибирском округе изучена фауна миксоспоридий Оби. На втором месте по изученности среди самых крупных рек находится Лена, где обнаружено 33 вида миксоспоридий. Для Енисея известно только 23 вида, но у нас есть все основания предполагать, что дальнейшие исследования увеличат эту цифру по крайней мере до уровня Лены. Фауна этих трех самых крупных рек в общих чертах сходная, и мы не думаем, что миксоспоридии будут исключением из этого правила.

Сравним фауну миксоспоридий всех изученных рек к востоку от Лены. Прежде всего по направлению к востоку фауна миксоспоридий заметно беднеет. В Колыме обнаружено 16 видов миксоспоридий, в Пенжине 16, в Охоте 9, в Анадыре 6. Такое обеднение не случайно, ибо, как мы уже отмечали, на востоке особенно сильно проявлялось действие разнообразных лимитирующих факторов. При этом, как считает Пугачев, на Охотском побережье особенно сильно проявлялось влияние трансгрессий. Именно поэтому в реках восточной части Азии заметно уменьшилось число представителей бореального равнинного комплекса, который обычно в большинстве рек Голарктической области заметно превалирует над всеми другими комплексами.

В Колыме бореальный равнинный комплекс представлен только 5 видами, что составляет 31.2 % от всей фауны миксоспоридий; такое же количество и арктических пресноводных видов. Таким образом, равнинных видов насчитывается 62.4 %. Хотя бореальных предгорных видов обнаружено всего 4, однако ввиду сравнительно небольшого общего числа видов миксоспоридий они составляют

25 % от всего видового состава, что свидетельствует о том, что обеднение фауны миксоспоридий в Колыме коснулось в основном равнинных видов. Для Колымы характерно также наличие 2 американских видов (*Myxobolus catastomi* и *M. exsulatus*), проникших в ее бассейн вместе с чукучаном (*Catastomus catastomus rostratus*). В связи с этим мы разделяем мнение Пугачева (1981) о необходимости выделения Колымы, а возможно и сходной с ней по фауне Индигирки, в отдельный Колымский участок Сибирского округа.

Перейдем к рекам, впадающим в бассейн Тихого океана. Сильного обеднения достигла фауна миксоспоридий р. Охота – всего 9 видов. Из бореальных равнинных сохранилось только 2 вида; из также равнинного, арктического пресноводного комплекса – только 1 вид, что свидетельствует о почти полном исчезновении равнинной фауны в р. Охота, что нельзя не связать с лимитирующим влиянием трансгрессий Мирового океана. Наибольшее число видов – 4 сохранилось в бореальном предгорном комплексе, ибо на нем в меньшей степени сказались колебания уровня Мирового океана. Столь сильное обеднение дает основание для выделения р. Охота в самостоятельный Охотский участок, границы которого мы пока точно установить не можем. Таким образом, и анализ фауны миксоспоридий р. Охота подтверждает взгляды Пугачева.

Весьма своеобразна фауна миксоспоридий в реках Пенжина и Анадырь. Хотя трансгрессии моря уничтожили в их бассейнах всю или почти всю бореальную равнинную фауну рыб, однако судьба их паразитов оказалась разной.

В Анадыре сохранился лишь один бореальный равнинный вид – *Myxobolus muelleriformis*. Обеднение испытали и арктический пресноводный, и бореальный предгорный комплексы, насчитывающие по 2 вида каждый. Таким образом, вместе с солоноватоводным видом *Myxidium arcticum* здесь обнаружено всего 6 видов миксоспоридий, что указывает на крайнюю степень обеднения. Это связано с тем, что здесь имело место комбинированное воздействие, с одной стороны, трансгрессий, вызвавших обеднение равнинных бореального равнинного и арктического пресноводного комплексов, а с другой – мощных горообразовательных процессов, сильно сокративших численность бореального предгорного комплекса.

Иная судьба была у паразитов рыб р. Пенжина, где на единственной уцелевшей здесь равнинной рыбе – взрослой щуке сохранились ее специфичные паразиты (*Myxidium lieberkuehni* и *Myxosoma anurum*), а на ее молоди – паразиты вымерших карповых рыб: *Zschokkella nova, Sphaerospora minuta, Myxidium macrocapsulare, Myxobolus alienus, M. muelleriformis, M. muelleri* (Коновалов, 1971). Благодаря этому число видов фауны бореальных равнинных видов достигает в р. Пенжина 50 %. Несколько богаче представлены здесь бореальные предгорные и арктические пресноводные виды – по 4 вида, т. е. по 25 %. Таким образом, и р. Пенжина, и р. Анадырь заслуживают того, чтобы каждую из них выделить в самостоятельный участок, соответственно Пенжинский и Анадырский участки. Однако фауна миксоспоридий этих двух рек лишена своеобразия. В связи с этим мы не можем выделить ее в самостоятельный Берингийский округ, как это сделал Пугачев (1981). Здесь мы сталкиваемся с тем сравнительно редким случаем, когда данные по отдельным систематическим группам паразитов менее показательны для районирования, чем данные по ихтиологии. Однако и паразитологические данные свидетельствуют о необходимости включения всех этих рек в Ледовитоморскую провинцию. При этом Охотский, Анадырский и Пенжинский участки следует объединить и выделить в самостоятельный Северо-восточный округ, отличающийся от Сибирского резким обеднением фауны миксоспоридий за счет разницы элементов – в первую очередь за счет наиболее богатого видами бореального равнинного комплекса.

Тихоокеанская провинция. Для всех выше рассмотренных рек характерна одна общая черта: за исключением 2 американских видов в реке Колыме,

все остальные обнаруженные здесь виды миксоспоридий встречаются повсеместно или в Сибирском округе, или в Ледовитоморской провинции (табл. 37, 38). В этом отношении они все резко отличаются от водоемов Камчатки, где полностью отсутствуют бореальные равнинные виды. Слабо представлен и арктический пресноводный комплекс – всего 3 вида, т. е. 15 %. В несколько большем количестве встречаются бореальные предгорные и солоноватоводные виды. Наконец, наибольшим числом – 7 видов (35 %) представлен комплекс, которому мы присвоили название тихоокеанского предгорного. Из них *Chloromyxum wardi* кроме водоемов Камчатки обнаружен еще и в реках Аляски, *Myxosoma dermatobia* – в Японии, *Chloromyxum tuberculatum* – в водоемах Западно-монгольской провинции. Остальные виды (*Myxidium gracili, M. noblei, M. obscurum, M. salvelini, Zschokkella orientalis, Leptotheca krogiusi* и *Myxobolus krochini*) за пределами Камчатки пока еще не встречались. Следовательно, можно полностью согласиться с Пугачевым (1981), который считает, что в пределах бывшего Советского Союза только водоемы Камчатки заслуживают выделения их в Тихоокеанскую провинцию. Пока что мы можем с уверенностью включать в эту провинцию только Камчатский округ. Возможно, туда войдут и реки Британской Колумбии. Однако пока мы не располагаем достаточно полными данными по миксоспоридиям этого региона.

Сильное обеднение равнинной фауны Камчатки связано с тем, что она, возникнув как остров, лишь сравнительно недавно присоединилась к материку. Соответственно в ее водоемах почти полностью отсутствует равнинная фауна. Сумевшие проникнуть сюда лососевые из рода *Salvelinus* занесли лишь 3 вида арктического пресноводного комплекса. С другой стороны, богато представленные виды рода *Oncorhynchus* занесли 7 видов Тихоокеанского комплекса, составляющих основное ядро местной фауны миксоспоридий. Колюшки обеспечивают наличие 5 эвригалинных солоноватоводных видов. Наконец, 5 бореальных предгорных видов – единственные пресноводные миксоспоридии, которые смогли существовать в водоемах Камчатки, когда она еще была островом.

Западно-монгольская провинция. Этот регион, расположенный в котловине Больших озер и ее юго-восточном продолжении – Долине озер, включался Бергом в качестве провинции в Нагорно-азиатскую подобласть Голарктической области. Для его водоемов характерно, во-первых, сильное обеднение видового состава гидрофауны, во-вторых, хорошо выраженное своеобразие последней (табл. 37).

Из 9 обнаруженных здесь видов миксоспоридий 3 характерны для Голарктической области в нашем, более узком понимании (без Нагорно-азиатской подобласти и Переднеазиатской провинции). Из этих 3 видов 2 (*Zschokkella nova* и *Myxobolus musculi*) относятся к палеарктической группе бореального равнинного комплекса, а 1 (*Myxosoma circulus*) – к его амфибореальной группе. Сравнительно велико число местных специфичных видов: *Myxobolus oreoleucisci, M. beatus* и, возможно, *Henneguya cerebalis*. Из них в настоящее время формируется местный комплекс. 1 вид – *H. zschokkei* – представитель арктического пресноводного комплекса, 1 вид – *Chloromyxum tuberculatum* относится к тихоокеанскому предгорному комплексу. Принадлежность *Ch. carassii* к какому-либо фаунистическому комплексу пока еще не определена. Характерно, что в западно-монгольских водоемах пока еще не найдены виды, общие с другими регионами Нагорно-азиатской подобласти. Соответственно сходство с ними ограничивается лишь сильной обедненностью как фауны миксоспоридий, так и всей гидрофауны в целом, что, естественно, не может свидетельствовать о родстве этих регионов. В связи с этим мы присоединяемся к выводам ихтиологов Бэнэреску (Bănărescu, 1970) и Сычевской (Сычевская, Лебедев, 1972; Сычевская, 1983) и паразитологов Джалилова и Пугачева (1985) о необходимости изъятия Западно-монгольской провинции из Нагорно-азиатской

подобласти и включения ее в состав Циркумполярной подобласти Голарктической области в качестве самостоятельной провинции.[6]

Палеонтологические данные свидетельствуют о евро-сибирском (ледовитоморском) происхождении неогеновой ихтиофауны с небольшой примесью соседней китайской фауны. В конце плиоцена в связи с похолоданием начался процесс вымирания китайских и наиболее теплолюбивых бореальных равнинных элементов. На рубеже плиоцена и плейстоцена в ходе орогенеза и изоляции Западной Монголии это вымирание еще более усилилось. Позднее плиоценовое похолодание и протекающие на юге Сибири в начале плейстоцена горнообразовательные процессы вызвали резкое сокращение числа евро-сибирских элементов. Из-за раннего разобщения Западно-монгольского и Нагорно-азиатского комплексов в Западную Монголию не проникли (или во всяком случае почти не проникли) нагорно-азиатские элементы. С другой стороны, здесь на базе голарктических элементов произошла своеобразная реликтовая фауна, характерная только для данного региона или пограничных с ним водоемов. Освободившиеся в результате вымирания многих видов экологические ниши были освоены, вернее, осваиваются представителями сравнительно более молодого Западно-монгольского эврибионтного комплекса, состоящего из 3 упомянутых выше видов, для которых характерна высокая пластичность, позволившая им адаптироваться к самым разнообразным условиям. Соответственно у них наблюдается и широкая морфологическая изменчивость. Согласно сообщению Пугачева, широко проявляющаяся изменчивость наблюдается как у рыб, так и у паразитов рыб, особенно у миксоспоридий.

13.1.2.1.3. Байкальская подобласть

Эта подобласть сравнительно бедна видами. Преобладание бореальных равнинных видов (50 %) свидетельствует о принадлежности ее к Голарктической области (табл. 39). Из-за сурового температурного режима в ней отсутствуют теплолюбивые понто-каспийская и амфибореальная группы и сравнительно богато представлен арктический пресноводный комплекс (19.2 %). Благодаря озерным условиям очень слабо представлен бореальный предгорный комплекс – всего 1 вид. Наконец, наличие 5 видов байкальского комплекса (*Myxidium perniciosum, M. omuli, Myxobilatus baicalensis, M. paragasterostei* и *Myxobolus talievi*), которые составляют 19.2 % от всей фауны, подтверждают правомочность выделения Байкала в самостоятельную подобласть. Экология этих 5 видов отражает специфику Байкала: они приурочены к разным уровням водной толщи этого уникального глубоководного водоема, что более подробно обсуждается в гл. 5 (раздел 5.9).

13.1.2.2. Сино-Индийская область

По мнению Берга (1949), ни один из водоемов Советского Союза не входит в состав Сино-Индийской области. Однако, как мы уже упоминали, ряд отечественных ихтиологов (Абдурахманов, 1960; Турдаков, 1963; Яковлев, 1964; Касымов, 1972, и др.) вполне обоснованно считают, что переднеазиатский и нагорно-азиатский комплексы возникли из индийских равнинных комплексов независимо от бореального равнинного комплекса. Если это так, то следует согласиться с мнением Бэнэреску (Bănărescu, 1970, 1975), который включает Нагорно-азиатскую подобласть и Переднеазиатскую провинцию в состав Сино-Индийской области.

[6] В отличие от Бэнэреску, рассматривающего данный регион как подобласть, мы считаем его провинцией.

Наш материал по миксоспоридиям хорошо подтверждает эту мысль. Действительно, как мы увидим дальше, в указанных выше регионах наблюдается хорошо выраженное преобладание соответствующих (нагорно-азиатского и переднеазиатского) комплексов над комплексами, возникшими в пределах Голарктической области. Далее Бэнэреску включает Амурскую переходную область, где все же преобладают сино-индийские элементы (китайский равнинный и индийский равнинный комплексы), в Сино-Индийскую область, объединяя при этом ее вместе с Китайской провинцией в единую подобласть, которой он дает название Восточно-азиатской. Примерно к аналогичному выводу пришел Гусев (1973, 1978). Правда, он, объединив Амурскую переходную область с Китайской провинцией, выделил их в самостоятельный крупный регион – Китайско-Амурскую область.

Представление Бэнэреску кажется нам более правильным, поскольку китайский равнинный комплекс, развившийся независимо от бореального равнинного комплекса, нельзя рассматривать как переходный к фауне Голарктической области. Переходный же характер Амурской области связан именно со смешением голарктической и сино-индийской фаун, о чем более подробно будет сообщено ниже. Мы в настоящее время считаем возможным вслед за Бэнэреску перевести Нагорно-азиатскую подобласть и водоемы Малой Азии и Ближнего Востока в Сино-Индийскую область. Поскольку Центральная Анатолийская провинция совершенно не изучена в отношении миксоспоридий, мы не можем судить об отличиях ее фауны от таковой Иранской провинции. Поэтому мы все эти водоемы рассматриваем вместе, как это делал Берг до 1949 г., даем всему региону старое название – Переднеазиатская провинция и в соответствии с Бэнэреску включаем в Западно-азиатскую подобласть.

Что же касается Амурской переходной области, то мы хотя в принципе и признаем правоту Бэнэреску в отношении необходимости объединения бывшей Амурской области с Китайской подобластью, однако вследствие еще слабой изученности очень богатой фауны миксоспоридий в китайских водоемах пока воздерживаемся от этого шага и временно сохраняем за ней статус переходной подобласти. Итак, Сино-Индийская область, судя по пока еще немногочисленным данным, должна иметь фауну миксоспоридий, заметно превосходящую по численности и разнообразию фауну Голарктической области. Работы китайских протозоологов, хотя они еще далеки от завершения, подтверждают это предположение. В пределах СНГ находятся лишь регионы, заметно обедненные по сравнению с основной Индо-Малайской подобластью (по Бэнэреску).

13.1.2.2.1. Западно-азиатская подобласть

Из района этой подобласти мы пока располагаем лишь неполными данными по Переднеазиатской провинции. Рассматривая Понто-Каспийскую провинцию, и особенно Куринско-Персидский участок Каспийского округа (с. 436), мы отмечали, что число представителей переднеазиатского комплекса заметно увеличивается в горных участках Куры, ее притока Аракса и в реках, впадающих в Аракс. В паразитофауне рыб оз. Севан и притоков Аракса Гиленчай и Алинджачай число переднеазиатских элементов уже превалирует, что свидетельствует о принадлежности этих горных водоемов к Переднеазиатской провинции. Однако фауна миксоспоридий в этом отношении отстает от других групп паразитов. Сказывается лимитирующее влияние быстрого течения, которое способствует обеднению всех комплексов, связанных с горным ландшафтом. Не подлежит сомнению, что в более высокогорных участках этих рек число даже самых эврибионтных бореальных равнинных видов уменьшится, в результате чего переднеазиатские станут

преобладать. Действительно, в среднем и верхнем участках р. Ленкоранчай уже отмечается преобладание переднеазиатских форм. Это позволило Ибрагимову (1977) и Микаилову и Ибрагимову (1980) прийти к выводу, что в горах Кавказа, подобно горам Средней Азии, границы регионов могут проходить не по водоразделам рек, а совпадать с границами ландшафтных зон. Следовательно, можно считать, что в Закавказье верховья рек входят в состав Переднеазиатской провинции. Соответственно граница между Переднеазиатской и Понто-Каспийской провинциями должна быть несколько изменена, что является задачей будущих исследователей.

К сожалению, остался неизученным в паразитологическом отношении Туркменский округ, который Берг относил к Иранской провинции. К настоящему времени вся местная гидрофауна погибла из-за постройки Каракумского канала.

13.1.2.2.2. Нагорно-азиатская подобласть

Фауна миксоспоридий этого региона обладает двумя особенностями: а) резким обеднением (всего 10 видов), б) исключительным своеобразием. Достаточно сказать, что на 7 видов нагорно-азиатских миксоспоридий (70 %) приходятся только 1 туркестанский (*Myxobolus cristatus*) и 2 бореальных равнинных вида (*M. musculi, M. muelleri*) (табл. 40). Для всех видов характерна большая эврибионтность, обеспечивающая возможность существования в суровых условиях горных водоемов.

Ранее уже отмечалась узкая специфичность представителей нагорно-азиатского комплекса, свидетельствующая об их глубокой специализации по отношению к местным рыбам. Что касается представителей других комплексов, то их эврибионтность проявляется, наоборот, в широкой специфичности, обеспечивающей существование даже в столь специализированных рыбах, как маринка, лжеосман, тибетский голец. Таким образом, самобытность фауны этого региона, позволяющая поднять его до ранга подобласти, не вызывает сомнения, что свидетельствует в пользу взглядов Берга (1934, 1949) и Шульмана (1958б), а не Догеля и Гвоздева (1945). Что касается разделения Нагорно-азиатской подобласти на провинции – Таримскую и Тибетскую, то по миксоспоридиям различие между ними не столь разительно, как по другим паразитам: Тибетская отличается от Таримской лишь наличием *Myxobolus schizopygopsis*.

Таблица 40

Фаунистические комплексы Нагорно-азиатской подобласти

Фаунистические комплексы	Количество видов	%
1. Бореальный равнинный	2	20
2. Нагорно-азиатский	7	70
3. Туркестанский	1	10
Всего	10	100

Таблица 41

Фаунистические комплексы Амурской переходной подобласти

Фаунистические комплексы и группы	Число видов			%		
1. Китайский равнинный		37			44.5	
2. Индийский равнинный		13	51		15.7	61.4
3. Амурский		1			1.2	
4. Бореальный равнинный		25			30.2	
а) палеарктическая	14			16.9		
б) амфибореальная	11			13.3		
5. Вореальный предгорный		2	31		2.4	37.4
6. Тихоокеанский предгорный		2			2.4	
7. Арктический пресноводный		2			2.4	
Неопределенные			1			1.2
Всего		83			100.0	

Примечание. Цифры, указывающие общее число видов Голарктической и Сино-Индийской областей, расположены справа.

13.1.2.2.3. Амурская переходная подобласть

Мы уже отмечали, что Амурская переходная подобласть должна быть включена в Сино-Индийскую область, поскольку сино-индийские элементы заметно преобладают как в фауне рыб, так и в фауне паразитов, в частности миксоспоридий (см.: Стрелков, Шульман, 1971). Среди миксоспоридий на долю сино-индийских комплексов приходится по меньшей мере 61.4, на долю голарктических комплексов 37.4 % (табл. 41). В исследованном С. С. Шульманом бассейне р. Ляохе число голарктических видов уже заметно уменьшается: исчезают все холодолюбивые комплексы, из бореального равнинного остается только небольшое число его представителей, а именно 6 видов из стенотермной теплолюбивой верхнетретичной группы (*Myxosoma acuta, Myxobolus cyprini, M. kubanicus, M. dogieli, M. pseudorasborae, M. rotundus*) и 3 вида эвритермной бореальной равнинной группы (*Myxobolus musculi, M. dispar, M. oviformis*). Заметно увеличивается число индийских и особенно китайских видов. Так, по сравнению с Амуром в р. Ляо-хе добавились *Myxidium cuneiforme,* встреченный еще и в водоемах Японии, *M. triangulum, M. monstruosum, Neomyxobolus ophiocephali, Zschokkella striata, Sphaerospora dogieli, S. petrushewskii, S. dubinini, Chloromyxum bychowskii, Myxobolus poljanskii, M. orientalis, M. grandiintercapsularis, M. cheisini, M. niei, M. sphaerocapsularis, M. multiformis, M. proplematicus, M. cheni, M. yini, Thelohanellus misgurni.*

Еще большее число сино-индийских видов обнаружено Чен-Чи-лю и Се Синь-Жень (Chen Chin-leu, Hsien Shing-ren, 1960, 1984) и другими исследователями в более южных водоемах Китая и Ха Ки (1971) в водоемах Вьетнама. По направлению к югу и особенно к юго-западу, возрастает число не только китайских, но и индийских видов. Однако их зачастую трудно отделить друг от друга из-за еще слабой изученности индийской фауны миксоспоридий.

Таким образом, север Восточно-азиатской подобласти (по: Bănărescu, 1970, 1975), или Китайско-Амурской области (по Гусеву, 1973, 1978), является

переходным от Голарктической к Сино-Индийской области, в то время как юг является переходным от Восточно-азиатской подобласти к Индо-Малайской. Следовательно, Восточно-азиатскую подобласть нельзя считать переходной. Переходными являются лишь ее районы, находящиеся на границе с другими регионами. Это заставляет нас не согласиться с Гусевым и принять точку зрения Бэнэреску.

Вместе с тем до тех пор, пока не изучены с достаточной степенью полноты миксоспоридии Индо-Малайской подобласти и не выделены все фаунистические комплексы,[7] проводить зоогеографическое районирование миксоспоридий в водоемах, расположенных южнее Амура, еще рано. Лишь поэтому мы условно сохраняем старое название – Амурская переходная подобласть. Чтобы подчеркнуть переходный характер фауны Амурской подобласти, проанализируем состав фаунистических комплексов, встречающихся в этой акватории.

СПИСОК МИКСОСПОРИДИЙ АМУРСКОЙ ПЕРЕХОДНОЙ ПОДОБЛАСТИ

1. Бореальный равнинный комплекс

А. Палеарктическая группа

1. *Myxidium rhodei* М
2. *M. lieberkuehni* М
3. *Zschokkella nova* М
4. *Myxosoma anurum* М
5. *Myxobolus dispar* Б
6. *M. musculi* П
7. *M. carassii* Б
8. *M. ellipsoides* Б
9. *M. muelleri* Б
10. *M. bramae* Б
11. *M. oviformis* Б
12. *H. lobosa* М
13. *Thelohanellus fuhrmanni* Б
14. *T. oculileucisci* Б

Б. Амфибореальная группа

1. *Myxidium macrocapsulare* П
2. *Myxosoma acuta* М
3. *M. circulus* М
4. *Myxobolus dogieeli* Б
5. *M. kubanicus* Б
6. *M. macrocapsularis* П
7. *M. cyprini* Б
8. *M. cyprinicola* П
9. *M. squamae* Б
10. *M. rotundus* П
11. *M. pseudorasborae* Б

2. Бореальный предгорный комплекс

1. *Myxidium truttae* П
2. *M. ventricosum* Б

3. Тихоокеанский предгорный комплекс

1. *Chloromyxum orientalis* Б
2. *Myxosoma dermatobia* П

4. Арктический пресноводный комплекс

1. *Chloromyxum coregoni* М
2. *Ch. mucronatum* М

5. Китайский равнинный комплекс

1. *Myxidium ctenopharryngodonis* М
2. *M. kagayamai* М
3. *M. orientalis* П
4. *Sphaerospora cyprini* П
5. *S. angulata* П
6. *S. amurensis* П
7. *Chloromyxum montschadskii* М
8. *Ch. leiosporum* М
9. *Ch. koi* Б
10. *Ch. spanovskajae* Б
11. *Ch. cyprini* Б
12. *Ch. carassi* П
13. *Ch. erythroculteri* Б
14. *Ch. nanum* М
15. *Myxobilatus sinipercae* М
16. *M. pseudorasborae* М
17. *Myxosoma acuta* М
18. *M. sachalinensis* М
19. *M. sphaerica* М
20. *M. chua-tsi* М
21. *M. circulus* М
22. *Hoferellus carassii* П
23. *Myxobolus toyamai* Б
24. *M. koi* Б

[7] Пока достоверно выделены лишь Китайский и Индийский равнинные комплексы. Возможно, что и их несколько. Слабо различаются еще горные, предгорные и иные комплексы. По-видимому, паразита туркестанского сомика *Sphaerospora schulmani* следует отнести к Индийскому предгорному или горному комплексам (Никольский, 1980).

25. *M. pavlovskii* М
26. *M. anisocapsularis* Б
27. *M. drjagini* Б
28. *M. lussi* Б
29. *M. philloides* М
30. *M. hemibarbi* Б
31. *M. folius* М
32. *M. solidus* Б
33. *M. artus* П
34. *M. latus* М
35. *M. achmerovi* Б
36. *M. amurensis* Б
37. *Henneguya donecae* М
38. *H. dogieli* М
39. *H. zikaweiensis* М

6. Индийский равнинный комплекс

1. *M. ophiocephali* М
2. *M. rimsky-korsakowi* Б
3. *Zschokkella ophiocephali* М
4. *Z. parasiluri* М
5. *Chloromyxum parasiluri* Б
6. *Myxobolus miyarii* М
7. *M. kavabatae* Б
8. *M. uniporus* М
9. *M. gigi* П
10. *M. sprostoni* П
11. *Henneguya alexeevi* М
12. *H. ophiocephali* М
13. *Thelohanellus catlae* Б
14. *T. dogieli* Б
15. *Myxosoma percotti* М

Примечание: *Б* – виды с быстро опускающимися спорами, *М* – виды с медленно опускающимися спорами, *П* – виды, споры которых по скорости опускания занимают промежуточное положение.

Как видно из представленного списка и табл. 41, наибольшее число видов (44.5 %) включает в себя Китайский равнинный комплекс. Сравнительно высок удельный вес Индийского равнинного комплекса, достигающий почти 17 %. Значительна примесь голарктических видов – 37.4 %; среди них заметно преобладают представители бореального равнинного комплекса, куда входит эвритермная бореальная равнинная группа, сохранившая сплошной ареал, и теплолюбивая стенотермная верхнетретичная амфибореальная группа, вымершая в Сибири, но сохранившаяся в Европе и в бассейне Амура, а также в водоемах Китая.

Сравнительно невелика примесь холодолюбивых комплексов – всего по 2 вида бореальных предгорных, тихоокеанских предгорных и арктических пресноводных. Не удалось установить принадлежность к определенному комплексу только 1 вида – *Henneguya vovki*, паразитирующего на змееголове (*Ophiocephalus argus*). Если в будущем удастся подтвердить валидность этого вида, описанного Ахмеровым (1960) по небольшому числу спор (которые, возможно, были атипичными), то в этом случае его надо будет причислить к Индийскому равнинному комплексу.

В фауне миксоспоридий бассейна Амура богато представлены виды со всеми типами спор, что отражает большое разнообразие в скорости их опускания на дно. Это является следствием обилия экологических ниш. Интересно отметить, что среди голарктических видов, особенно среди представителей бореального равнинного комплекса, преобладают виды с быстро опускающимися спорами – 13 видов, в то время как видов с медленно опускающимися спорами 7, а со спорами, занимающими промежуточное положение по скорости опускания, 5. Это связано с преобладанием среди бореальных равнинных рыб Амура бентофагов.

Иная картина наблюдается у представителей Индийского и Китайского равнинных комплексов. Здесь заметно преобладают виды с медленно опускающимися спорами – 26; с быстро опускающимися спорами насчитывается 18, с промежуточными – 8 видов. Такое положение определяется сравнительно большим процентом хищников среди представителей равнинных сино-индийских рыб, наличием планктофагов и фитопланктофагов, а также меньшим числом бентофагов, среди которых мало рыб, питающихся крупным бентосом.

Таким образом, в бассейне Амура широким фронтом столкнулись представители комплексов, относящихся к разным зоогеографическим областям. Это привело к усилению конкуренции среди свободноживущих хозяев и паразитов, в том числе и среди рыб. Как показал Никольский (1951, 1953а, 1953б, 1956), между

представителями одного комплекса конкурентные отношения более сглажены, ибо каждый из них занимает свою экологическую нишу. В то же время между представителями разных комплексов, занимающих сходные экологические ниши (хищники, планктофаги, бентофаги и др.), особенно если эти комплексы относятся к разным географическим областям, возникают наиболее острые конкурентные взаимоотношения. При этом обычно берут верх представители более низких широт. Такая конкуренция приводит к изменению экологии рыб, сдвигу или полному изменению спектра их питания, что не может не отразиться на их паразитах. Прежде всего какая-то часть паразитов, наиболее адаптированная к своим хозяевам, сохраняется и в новых для нее условиях. В этом случае наблюдается приверженность паразитов к хозяевам того же комплекса. Действительно, на рыбах бореального равнинного, бореального предгорного, Тихоокеанского предгорного, арктического пресноводного, Китайского и Индийского равнинных комплексов в первую очередь встречаются соответствующие этим комплексам паразиты. Существенные изменения климата, гидрологических и других абиотических факторов, фауны и биологии хозяев, связанные со сложной историей бассейна, привели к тому, что все указанные выше комплексы паразитов рыб, и в частности миксоспоридий в Амуре, в той или иной степени обеднены.

Длительное сосуществование представителей различных комплексов создает возможность для обмена паразитами, чему способствуют определенные изменения их экологии и поведения, в особенности изменения спектра питания. В ряде случаев паразиты вынуждены переходить на других хозяев, относящихся иногда и к другому фаунистическому комплексу. Возникает новая система паразит–хозяин, которая в процессе длительной взаимной адаптации может привести к возникновению нового близкородственного вида паразита.

Так, цестода *Triaenophorus nodulosus,* плероцеркоиды которой обычно паразитируют на рыбах, имеющих желудок, после перехода на карповых, лишенных желудка, образовали близкородственный самостоятельный вид *T. amurensis,* а *T. crassus,* круг вторых промежуточных хозяев которого строго ограничен лососевыми, при переходе на ротана-головешку (сем. элеотрисовых) дал начало *T. orientalis* (Куперман, 1973).

Трематода *Bucephalus skrjabini* – явный паразит голарктического происхождения, возник в результате перехода со щуки на хищников Китайского равнинного комплекса, в первую очередь ауху (*Siniperca chuatsi*). Среди миксоспоридий вид *Thelohanellus dogieli* возник в результате перехода паразита индийских рыб *T. catlae* на карася и сазана.

Таким образом, в паразитофауне рыб бассейна Амура создается очень пестрая картина (Стрелков, Шульман, 1971). У осетровых, лососевых, хариусов, колюшковых, щуковых, подкаменщиковых, корюшковых, тресковых встречаются преимущественно голарктические виды паразитов, относящихся обычно к тем же комплексам, что и их хозяева. У представителей сомовых, касатковых, элеотрисовых, змееголовых обнаружены паразиты, относящиеся преимущественно к Индийскому равнинному комплексу. Наконец, у вида из сем. морских окуней (*Siniperca chuatsi*) встречаются в основном виды паразитов Китайского равнинного комплекса. Очень сложно распределяются паразиты среди вьюновых и наиболее богатых видами карповых, составляющих основное ядро ихтиофауны бассейна Амура. Среди последних наиболее богатые видами: подсемейства Cultrinae, Hypophthalmichthyinae, Barbinae заражаются преимущественно паразитами сино-индийского комплекса. То же можно сказать и о 3 видах рыб подсем. Leuciscinae – черном и белом амуре и амурском плоскоголовом жерехе. Другие виды этого подсемейства, относящиеся к родам *Leuciscus* и *Phoxinus,* имеют преимущественно голарктическую паразитофауну с небольшой примесью сино-индийских элементов. Что касается

представителей подсемейств Cyprininae и Gobioninae, то здесь в большей или меньшей степени имеет место смешение голарктических и сино-индийских элементов. При этом как среди тех, так и среди других встречаются характерные и даже специфические паразиты.

В качестве примера приведем только миксоспоридий серебряного карася и амурского сазана. У первого наряду с типичными голарктическими паразитами карповых (*Myxidium rhodei, Myxobolus dispar, M. musculi, M. oviformis, M. kubanicus, M. carassii, M. bramae*) встречаются китайские равнинные виды – *Sphaerospora cyprini, S. angulata, Thelohanellus dogieli, Myxosoma acuta, M. sachalinensis, Myxobolus solidus, Henneguya donecae.* Первые 3 вида, из которых *T. dogieli* имеет индийское происхождение, специфичны для карася и сазана. Остальные специфичны только для карася. У амурского сазана при наличии голарктических *Myxidium rhodei, Myxobolus bramae, M. squamae, M. dogieli, M. dispar, M. oviformis, M. ellipsoides, M. cyprini, Thelohanellus fuhrmani* обнаружены сино-индийские *Myxobolus koi, Sphaerospora cyprini, S. angulata, Chloromyxum koi, Myxobolus artus, M. tojamai, Thelohanellus dogieli.* Из них *M. koi* встречается на разных карповых рыбах, *S. cyprini, S. angulata* и *T. dogieli* специфичны для карася и сазана, остальные виды специфичны только для сазана. Такая же картина наблюдается у длинноусого амурского пескаря, гольянов, обыкновенного амурского горчака, амурского чебака и амурского вьюна, явно относящихся к бореальному равнинному комплексу.

Таким образом, у многих типичных представителей бореального равнинного комплекса в пределах бассейна Амура и водоемов Китая наряду со специфичными видами, относящимися к бореальному равнинному комплексу, паразитируют специфичные виды, имеющие китайское или даже индийское происхождение. При этом первые, т. е. бореальные равнинные виды, имеют очень обширный ареал (сплошной или разорванный), вторые, т. е. китайские и индийские виды, ограничены в своем распространении лишь бассейнами Амура и других китайских рек. Явно, что первые возникли в процессе становления бореального равнинного комплекса и распространились вместе с хозяевами, для которых они специфичны, на Дальний Восток и в пределы Восточно-азиатской подобласти, в понимании Бэнэреску (Bănărescu, 1970). Именно здесь на них перешли сино-индийские паразиты. Тот факт, что они на новых хозяевах образовали новые специфичные виды, свидетельствует о древности этого перехода, хотя он и совершился позднее того времени, когда бореальная равнинная фауна, вернее ее определенная часть, достигла бассейнов китайских рек.

Это обстоятельство может пролить свет на генезис ихтиофауны не только бассейна Амура, но и всей Восточно-азиатской подобласти. По мнению Стрелкова и Шульмана (1971), первоначально ядро фауны Амура, а возможно и большинства водоемов Китая, составили виды возникшего в конце олигоцена бореального равнинного комплекса, которые пришли на смену озерно-болотной фауне. Они не только широко расселились по водоемам Сибири и Европы и частично проникли в Америку, но, по-видимому, в значительной мере освоили водоемы Китая и связанного с ними Амура. Именно остатками этой фауны, по всей вероятности, являются, судя по их ареалам и паразитам, сазан, карась, обыкновенный горчак, амурский чебак, пескари из рода *Gobio,* возможно, некоторые гольяны и вьюн. Не проникли в подавляющее число водоемов, имеющих связь с Тихим океаном, лишь осетровые бореального равнинного комплекса, вероятно, потому, что их экологические ниши были уже прочно заняты осетровыми тихоокеанской группы, освоившими бассейн Тихого океана, возможно, еще в позднем мелу (Шульман, 1954б; Стрелков, Шульман, 1971).

По-видимому, в миоцене (Никольский, 1956) в водоемы Китая и связанный с ними бассейн Амура проникла индийская фауна. Некоторая часть ее сумела

адаптироваться к местным условиям и проникнуть до бассейна Амура включительно (Индийский равнинный комплекс). Другая часть, приспособившись к условиям муссонного климата и соответствующим образом видоизменившись, дала начало богатейшей китайской равнинной фауне, ставшей основным ядром ихтиофауны водоемов Китая и Амура. Во время длительного сосуществования китайских и индийских рыб вместе с остатками видов бореального равнинного комплекса и возникла столь пестрая картина разнообразия паразитических форм. Мы уже убедились, что для миксоспоридий бассейна Амура, как и для всей его гидрофауны в целом, характерна исключительная гетерогенность, что связано со сложной историей этого водоема.

Она в первую очередь обусловлена многократно повторяющимися от плиоцена и до настоящего времени фазами регрессии и трансгрессии Тихого океана (Таранец, 1936; Линдберг, 1946, 1947а, 1947б, 1950, 1955а, 1955б). По мнению указанных выше авторов, они чередовались по крайней мере три раза. Во время регрессий, связанных с понижением уровня океана, происходило сильное удлинение равнинных участков рек и соединение их в единые бассейны. Так, во время предпоследней регрессии Палеоамур соединялся с реками Палеосуйфун и Палеохуанхе, а во время последней регрессии – с реками Восточного Сахалина (а возможно, и Японии). Соответственно во время предпоследней регрессии в Амур вселились представители сино-индийской фауны, а во время последней – лососевые из рода *Onchorhynchus.*

При трансгрессиях океана происходило затопление равнинных участков рек и распадение их систем на отдельные бассейны. Вследствие подпора вод происходил сдвиг верховьев рек в более высокие горные участки, в результате чего устанавливались связи Амура с верховьями некоторых сибирских рек. Благодаря этому в бассейн Амура проникли представители бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов, а также пресноводные (а не проходные) осетровые западной группы – *Huso dauricus* и *Acipenser baeri shrenki.* Амур – единственная из тихоокеанских рек, где экологические ниши осетровых оказались занятыми представителями западной, а не тихоокеанской группы (Шульман, 1954б, Стрелков, Шульман, 1971). Одновременно в сибирские водоемы проникали представители китайской фауны: скребень *Paracanthocephalus tenuirostris* и миксоспоридии *Myxobolus pavlovskii* и *M. amurensis.*

Догель и Ахмеров (1946), обращая внимание на значительное количество новых видов, указывали на большой эндемизм фауны паразитов рыб Амура. Однако дальнейшие исследования показали, что этот эндемизм кажущийся, обусловленный тем, что паразитологические исследования водоемов Китая задержались. С каждым годом все большее число так называемых амурских паразитов рыб обнаруживается в водоемах Китая. С другой стороны, на рыбах Амура все чаще и чаще встречаются паразиты, найденные ранее в Китае, Японии или Индии. Большинство видов паразитов, пока еще встреченных только в рыбах Амура, по-видимому, паразитирует также на китайских рыбах, и поэтому в ближайшем будущем можно ожидать их обнаружения в водоемах Китая. Число такого рода „эндемиков" неуклонно сокращается.

По мнению Стрелкова и Шульмана (1971), число эндемиков в бассейне Амура невелико. Ими могут оказаться 7 видов паразитов, встреченных в представителе эндемичного рода – амурском плоскоголовом жерехе (*Pseudaspius leptocephalus*). Среди этих паразитов только 1 миксоспоридия – *Myxobolus folius.* Таким образом, для миксоспоридий Амура, равно как и для всей фауны паразитов, населяющих его рыб, характерен не эндемизм, а ее исключительно гетерогенный состав.

13.2. Анализ фауны миксоспоридий южных морей СНГ

Характерная особенность всех южных морей нашей страны – сильное обеднение фауны миксоспоридий по сравнению с Мировым океаном и большинством неопресненных морей. Если же говорить только о морских видах, то наблюдается крайняя их бедность. Причина этому – сложное геологическое прошлое южных морей, которое, как мы увидим ниже, особенно губительно сказалось на морских миксоспоридиях.

Черное море. Уже Догель (1932а, 1932в, 1947г) отмечал слабое заражение черноморских рыб миксоспоридиями. Более поздние исследования (Османов, 1940; Решетникова, 1954; Погорельцева, 1959, 1964; Заика, 1966; Найденова, 1970, 1974; Юрахно, 1988а, 1988б; Ковалева и др., 1989) выявили в общей сложности 42 вида миксоспоридий морских или морского происхождения. Их можно разделить на несколько групп (табл. 42).

Первая группа – древнеморская, включающая виды морского происхождения. В Черном море к ней относится единственный вид – паразит проходных осетровых *Zschokkella sturionis.* Это древний вид, общий с Атлантикой, который, паразитируя на своих эврибионтных хозяевах, по-видимому, пережил все сложные изменения климата, солености и других гидрологических факторов, столь характерных для истории наших южных морей.

Ко второй группе – понто-каспийских эндемиков морского происхождения – относится 6 видов. *Sphaerospora caspialosae* встречается лишь у сельдевых Черного, Азовского и Каспийского морей, причем в Черном и Азовском морях только в опресненных участках. Этот паразит, близкий к *S. caudata* из сельдевых, обитающих в открытых морях, по-видимому, возник в Понтическом бассейне. Пока трудно судить, на каком из этапов его истории это произошло. То же можно сказать и о 3 видах миксоспоридий из бычков, обнаруженных в Черном и Азовском морях: *Sphaeromyxa sevastopoli, Myxidium benthophili, M. melanostomi.* Вероятно, к ним можно будет причислить и *Fabespora nana,* если этот вид не будет обнаружен в Средиземном море. Ранее был отмечен у бычков в Черном и Азовском морях, наличие его у ряда других донных рыб заставляет предполагать возможность его обнаружения и в Средиземном море.

Понто-каспийским эндемиком можно считать и *Sinuolinea iskovi,* отмеченную в Черном и Каспийском морях.

Таблица 42

Состав фауны миксоспоридий Черного и Каспийского морей

Номер	Группа видов	Черное море	Каспийское море
1	Древние океанические	1	1
2	Понтические	6	4
3	Средиземноморские вселенцы	32	–
4	Паразиты колюшек	1 (?)	3
5	Пресноводные	4	79
6.	Вторично морские	1	3
	Всего	45 (41)*	90 (11)*

* В скобках указано число видов морского происхождения.

Третья группа – средиземноморские вселенцы – насчитывает 32 вида: *Sphaeromyxa incurvata, S. balbianii, S. sabrazesi, Myxidium sphaericum, M. incurvatum, M. gadi, M. cohleatum, M. parvum, M. pulchrum, Zschokkella iskovi, Ortholinea divergens, O. gobiusi, Leptotheca agilis, L. informis, L. hepseti, Ceratomyxa arcuata, C. inaequalis, C. globulifera, C. reticularis, C. parva, C. merlangi, C. pecularis, Chloromyxum leydigi, C. ovatum, C. partistriatus, C. psetti, Alataspora solomoni, Pseudalataspora pontica, Myxobilatus platesse, Myxosoma asymmetrica, Kudoa stellula, K. nova.*

В Средиземном море из них найдено 14 видов: *Sphaeromyxa incurvata, S. balbianii, S. sabrazesi, Myxidium sphaericum, M. incurvatum, Leptotheca agilis, L. hepseti, Ceratomyxa parva, C. reticularis, C. inaequalis, C. globulifera, C. arcuata, Chloromyxum leydigi, Myxosoma asymmetrica. Ceratomyxa informis* найдена в Атлантике у мерланга, а в Средиземном море пока не встречена лишь из-за малочисленности и связанной с этим слабой изученностью мерланга. То же можно сказать и о *C. merlangi,* пока известной лишь для черноморского мерланга. Наконец, 3 вида: *Davisia ophidioni* из ошибня, *Sphaerospora caudata* из сельдевых, *Myxobilatus platessae* из камбалы (пока этот вид найден лишь в камбалах Балтийского, Белого и Баренцева морей) с большой долей вероятности могут быть в дальнейшем обнаружены в Средиземном море, поскольку их хозяева богато представлены в данной акватории.

Четвертая группа – виды неясного происхождения, но определенно связанные с колюшками, которую мы так и обозначаем – паразиты колюшек; из нее в Черном море обнаружен пока лишь 1 вид *Myxobilatus medius.*

Пятая группа – пресноводных – включает 4 вида, перешедших на наиболее эвригалинных рыб Черного моря – лобана и сингиля: *Zschokkella nova, Myxosoma branchialis, Myxobolus parvus, M. exiguus.*

К шестой группе – понто-каспийских эндемиков пресноводного происхождения – отнесен 1 вид типично пресноводного рода *Myxobolus – M. najdenowae,* адаптировавшийся к паразитированию на бычке-травянике.

В общем фауна морских миксоспоридий Черного моря обеднена по сравнению с другими морями, имеющими связь с океанами. В настоящее время в ней насчитывается несколько бóльшее число видов миксоспоридий, чем в Средиземном море, откуда она пришла. Эти различия скорее всего связаны с очень слабой изученностью Средиземного моря, которое уже длительное время в этом плане не исследуется.

Каспийское море. Фауна морских миксоспоридий в Каспийском море еще более обеднена (табл. 42, 43). К ней следует отнести прежде всего *Zschokkella sturionis* – единственный атлантический вид, сохранившийся в Черном, Азовском и Каспийском морях. Из второй группы – понтических эндемиков морского происхождения – *Sphaerospora caspialosae,* как уже отмечалось, известна лишь для Черного, Азовского и Каспийского морей, *Sinolineai iskovi* известна только для Каспийского и Черного морей, а *Ceratomyxa caspia* из каспийских бычков и *Sphaerospora donecae* из каспийских килек известны только для Каспия. Все 4 вида данной группы, на наш взгляд, правильнее считать солоноватоводными паразитами морского происхождения. Представители третьей группы – средиземноморские вселенцы – в Каспийском море отсутствуют, а из представителей четвертой группы – паразитов колюшек – здесь отмечены *Sphaerospora elegans, Myxobilatus medius, M. gasterostei.* На пресноводных рыбах Каспийского моря обнаружены миксоспоридии, неизвестные для этих же рыб в пресноводных водоемах: *Myxobolus saidovi* на уклее, *M. alijevi* и *Henneguya chaibulajevi* на вобле. Возможно, что это – виды пресноводного происхождения, приспособившиеся к существованию в солоноватых водах. Мы отнесли их к шестой группе – понто-каспийских эндемиков пресноводного происхождения. Таким образом, число видов, которых можно назвать морскими, солоноватоводными морского происхождения, в Каспийском море очень невелико – всего 10.

Таблица 43

Состав фауны миксоспоридий Каспийского моря (Каспийского участка)

Номер		Фаунистические комплексы и группы	Количество видов	%
I	1	Древние океанические	1	1.1
	2	Понтические	3	3.4
	3.	Солоноватоводные	3	3.4
	4.	Вторично морские	3	3.4
II	5.	Бореальный равнинный	37	41.6
		а) понто-каспийские	11	12.3
		б) амфибореальные	6	6.7
		в) палеарктические	20	22.5
	6.	Бореальный предгорный	3	3.4
	7.	Переднеазиатский	2	2.2
		Всего	89	100

Примечание. *I* — морские или солоноватоводные — 10 видов, *II* — пресноводные — 79 видов.

Вместе с тем в Каспийское море в значительном количестве (42 вида) проникли пресноводные миксоспоридии, в основном наиболее эврибионтные бореальные равнинные виды (37) с небольшой примесью бореальных предгорных (3 вида) и переднеазиатских (2 вида) фаунистических комплексов.

Обилие пресноводных видов рыб в фауне Каспия побудило Берга (1949) рассматривать Каспийское море как особую подобласть пресноводной Голарктической области. Самобытность этого региона зиждется на большой примеси морских элементов, переживших все своеобразие смены различных условий в сложной истории южных морей. В результате здесь возникло большое количество сильно изменившихся морских форм, адаптировавшихся к солоноватым водам: сельдевые, лососевые, бычковые и другие. Именно сочетание этих рыб с пресноводными, заселившими Каспий, составляет своеобразие данной акватории, позволяющее ихтиологам рассматривать Каспий как регион высокого ранга — подобласть.

Иную картину мы наблюдаем в фауне миксоспоридий (табл. 43). Здесь в основном представлен пресноводный бореальный равнинный комплекс, благодаря чему он вскоре может рассматриваться как обедненная фауна Каспийского округа Понто-Каспийской провинции. Примесь морских паразитов ничтожна. Такое различие в составе ихтиофауны и фауны миксоспоридий не случайно. Ведь и в Черном море мы сталкиваемся с обеднением морской фауны миксоспоридий. При этом основную массу составляют пришельцы из Средиземного моря, проникновение которых произошло сравнительно недавно.

Аральское море. В фауне Арала нет ни одного морского вида миксоспоридий, нет и видов морского происхождения. Все 24 вида этой акватории — пресноводные и встречаются только в опресненных участках. В осолоненных районах миксоспоридий вообще нет, чему, по-видимому, способствует своеобразный состав солей Аральского моря.

Возможно, условия существования, создававшиеся и многократно менявшиеся в южных морских акваториях, особенно губительно сказались на миксоспоридиях. Что же так действовало на них?

Экологический анализ пресноводной фауны миксоспоридий (Донец, 1979б) показал, что температурный фактор, вероятно, не столь лимитирует распространение миксоспоридий, как их хозяев. По данным Ковалевой с соавт. (1979), многие миксоспоридии способны переносить даже глубокое и длительное замораживание. Сравнительно легко миксоспоридии выносят и изменение солевого режима. Этому способствуют, с одной стороны, хорошая защищенность амебоидного зародыша створками споры, с другой — наличие эвригалинных хозяев, системная осморегуляция которых создает для паразита более или менее постоянную среду обитания. Лишь в Арале необычный состав солей создал непреодолимую преграду для миксоспоридий.

Изучение истории миксоспоридий показывает, что в их возникновении, формировании и существовании большую роль играет дно водоема. По мнению Донец (1979а), именно мелководья сеноманского века в верхнем мелу способствовали возникновению самих миксоспоридий. Относительная близость дна в пресных водоемах сыграла решающую роль в пышном расцвете Platysporina. И в настоящее время в морях на шельфах мы наблюдаем наибольшее разнообразие миксоспоридий (Ковалева, Шульман, 1978). Очевидно, близость дна и наличие на нем бентофагов или рыб, берущих любую пищу с грунта, играли решающую роль в эволюции и распространении миксоспоридий, особенно на первых этапах, когда их споры еще слабо были приспособлены к парению в толще воды.

Какие же условия имелись в наших южных морях в течение длительного периода их формирования? Уже в среднее миоценовое время, когда огромное море, простиравшееся вдоль всего юга европейской части России, стало обособляться от океана, в отдельных его частях, особенно на востоке, благодаря притоку массы речной воды имело место опреснение, сопровождавшееся резкой стратификацией. Большая разница в солености верхнего и глубинного слоев моря способствовала развитию сероводородной зоны, что в свою очередь привело к исчезновению фауны и флоры в зараженных слоях. Этот процесс опреснения и заражения глубин сероводородом усилился в Сарматском бассейне, сформировавшемся в верхнем миоцене. В сменившем его Меотическом бассейне в восточной части также существовали зараженные сероводородом глубины (Андрусов, 1918; Архангельский, Страхов, 1938; Страхов, 1938, 1948; Зенкевич, 1947; Расс, 1951, и др.). Гидрологические условия этой акватории, по мнению Архангельского и Страхова (1938), были очень сходны с таковыми современного Черного моря: именно на примере Черного моря мы можем видеть, как лимитирует развитие миксоспоридий заражение сероводородом глубинных слоев акваторий. Даже приход средиземноморских вселенцев — рыб с миксоспоридиями, споры которых хорошо приспособлены к парению, не сильно меняют положение: Черное море остается водоемом с обедненной фауной миксоспоридий (42 вида). Характерно, что все находки миксоспоридий приходятся на северный участок этой акватории, т. е. на мелководные районы, где сохранился зоо- и фитобентос.

Таким образом, фауне миксоспоридий с самых первых этапов формирования южных морей был нанесен непоправимый ущерб, приведший почти к полному вымиранию большинства видов. Приток новых морских вселенцев в Меотическое море, Акчагыльский бассейн (плиоцен), Карангатское море (четвертичный период) и другие, как мы видим на примере того же Черного моря, не мог привести к новому обогащению и восстановлению фауны миксоспоридий, тем более что каждое новое опреснение бассейнов приводило и к возобновлению заражения сероводородом. Следовательно, к мощным факторам изменения среды, действие которых испытывала вся фауна этих акваторий (изменение солености, состава солей, глубин, состава ихтиофауны и др.), у миксоспоридий добавляется еще один, самый губительный для них фактор — сероводородное заражение глубин. Не случайно

все сохранившиеся в Черном и Каспийском морях морские миксоспоридии являются паразитами, приуроченными к рыбам, берущим пищу либо из верхних слоев воды (*Sphaerospora caspialosae* на сельдевых, *S. donecae* на каспийских кильках), либо живущих в прибрежных зонах, не подверженных влиянию сероводорода (паразиты бычков и осетровых).

В Каспийском море в настоящее время стратификация наблюдается в двух сравнительно небольших глубоководных участках – в среднем и южном Каспии. Образование сероводорода здесь не получило большого развития. Бóльшая часть дна преимущественно мелководного Каспийского моря свободна от сероводорода. Все это наряду с опреснением способствовало массовому вселению пресноводных миксоспоридий (42 вида) и даже образованию из них вторичноморских солоноватоводных видов. Вселение же морских миксоспоридий в настоящее время невозможно не только и не столько из-за опреснения, сколько из-за отсутствия связи с настоящими морскими водоемами.

Разные пути формирования Черного и Каспийского морей после их обособления в плиоцене привели к тому, что в них сохранились разные виды миксоспоридий. Так, в Черном море отсутствуют морские виды *Ceratomyxa caspia* и *Sphaerospora donecae*, а в Каспийском – *Sphaeromyxa sevastopoli, Myxidium benthophili, M. melanostomi, Ortholinea gobiusi, Fabespora nana.*

С другой стороны, осолонение препятствует широкому проникновению в Черное море пресноводной фауны миксоспоридий, как это наблюдается в Каспийском. Вследствие этого черноморскую фауну следует рассматривать как обедненную морскую с очень незначительной примесью пресноводных элементов, а каспийскую – как преимущественно пресноводную с небольшим добавлением видов морского происхождения. По-видимому, факторы, способствующие обеднению фауны миксоспоридий в южных морских водоемах, в Аральском море действовали особенно сильно, что привело к полному исчезновению морских миксоспоридий. Особенно губительной должна была быть частая смена опреснения и осолонения, приведшая к исчезновению морских рыб. Существенную роль играет и своеобразный состав солей этой акватории.

13.3. Общий зоогеографический анализ водоемов России и сопредельных стран

Зоогеографический анализ фауны миксоспоридий показал, что даже на такой сравнительно немногочисленной и аберрантной группе паразитов рыб, как миксоспоридии, можно проследить общие закономерности формирования гидрофауны в целом.

Мы видим, что миксоспоридии, эволюция которых тесно связана вначале, в морях и океанах, с окунеобразными, а затем, в пресных водах, с карповыми рыбами, в общих чертах развивались вместе со всей гидрофауной, и в первую очередь со своими хозяевами – рыбами. Развитие новой озерно-речной ихтиофауны, в которой преобладали карповые, привело к развитию соответствующей фауны миксоспоридий. Мы не располагаем в настоящее время данными о миксоспоридиях Африки (кроме отдельных разрозненных сообщений) или достаточно полными сведениями о представителях Индийского равнинного комплекса, сложившегося в олигоцене и давшего начало всем другим комплексам, населяющим наши водоемы. Однако тот факт, что, несмотря на малое число исследований и небольшое количество обнаруженных видов, среди миксоспоридий Индии наблюдается наибольшее многообразие форм (найдены не встречающиеся в Европе, Северной Азии и Америке роды *Phlogospora, Neohenneguya, Thelohanellus* с крупными

спорами типа *T. catlae*), – свидетельство большого богатства и большой древности видов.

В конце олигоцена–начале миоцена, т. е. на стыке палеогена и неогена, подсем. Leuciscinae и одновременно с ним представители группы Barbina из подсемейств Cyprininae, Rhodeinae и Gobiinae дали начало крупнейшему бореальному равнинному комплексу, возникшему в условиях умеренного климата с хорошо выраженной сменой сезонов в районе Сибири севернее 44° с. ш. (Яковлев, 1961, 1964).

Появившаяся автохтонная фауна широко расселилась по всему массиву Азии к северу от Гималаев, а затем в Европу. Обилие видов самой разнообразной экологии, приуроченность к равнинным участкам рек со сравнительно спокойным течением и озерным водоемам способствовало тому, что в комплексе оказались богато представлены миксоспоридии, общее число видов которых приближается к 100. Вместе со своими хозяевами они широко расселились по водоемам Северной Азии и Европы, занимая почти повсюду наибольшее количество экологических ниш. Через Берингию они частично проникли в Северную Америку.

Широкое распространение и обилие экологических ниш способствовали разделению этого большого комплекса на отдельные экологические группы, отличающиеся друг от друга в первую очередь степенью теплолюбивости и эвритермности, а также приуроченностью к более или менее эврионсибионтным хозяевам. Эти особенности оказались решающими во время четвертичного похолодания, что в свою очередь отразилось на ареалах. Так возникли группировки, которые Никольский (1947, 1953а, 1953б) рассматривал как верхнетретичный, бореальный равнинный и понто-каспийский комплексы.

Необходимость адаптации к верхним участкам рек, представлявшим собой предгорные или горные водоемы, привела к образованию в конце миоцена–начале плиоцена нового, более холодолюбивого, реофильного и оксифильного бореального предгорного комплекса. Поскольку миксоспоридии хуже адаптированы к водоемам с быстрым течением, их фауна в пределах данного комплекса оказалась заметно обедненной, насчитывающей почти в 5 раз меньше видов. С другой стороны, разобщенность горных участков водоемов способствовала некоторой разобщенности и даже дивергенции паразитов этого комплекса. Так, например, в желчном пузыре хариуса с Камчатки *Thymallus arcticus grubei* n. *mertensi* паразитирует *Myxidium gracilis,* а в желчном пузыре хариуса из Амура *Thymallus arcticus grubei* – *Myxidium ventricosum.* Характерно, что в Тихоокеанской провинции возникла своя предгорная фауна миксоспоридий, связанная с центром формирования тихоокеанских лососевых.

Четвертичные оледенения и похолодания привели к частичному отмиранию видов на севере Европы и особенно в Сибири. Однако этот процесс у миксоспоридий по сравнению со свободноживущей фауной был не столь значительным. Более губительно действовали трансгрессии Мирового океана, приводившие к исчезновению или сокращению равнинных участков рек и, что особенно важно для миксоспоридий, гибели рыб-хозяев, к которым они были адаптированы. В связи с этим более теплолюбивые и стенотермные виды миксоспоридий не сохранились в водоемах Сибири. В некоторых случаях равнинные элементы смогли сохраниться, благодаря переходу на неспецифичных хозяев. Таким путем, по-видимому, в реке Пенжине на молоди щуки сохранились *Myxobolus alienus* и *M. musculi* (Коновалов, 1971).

Наряду с гибелью теплолюбивых равнинных видов в плейстоцене возник холодолюбивый арктический комплекс, приуроченный к равнинным водоемам. В отличие от своих хозяев – рыб, среди которых арктический комплекс формировался из холодолюбивого бореального предгорного комплекса и морских

вселенцев, арктические миксоспоридии могли возникнуть и от эвритермных бореальных равнинных форм, например *Myxobolus lotae* от *M. muelleri.*

Арктический пресноводный комплекс миксоспоридий небогат видами, чему способствуют: а) небольшое число хозяев – рыб, относящихся к данному комплексу (14 видов), б) сравнительная молодость комплекса, в) слабая еще изученность водоемов Сибири. Возможно, к этому комплексу следует причислить некоторых из солоноватоводных паразитов колюшек: *Myxidium gasterostei, Myxobilatus gasterostei, M. medius, M. schulmani, Sphaerospora elegans* и *Henneguya pungitii,* что, однако, нуждается в серьезной проверке.

После того как прервалась связь Южной Азии с Голарктической областью, равнинная фауна и происшедшие от нее комплексы оказались изолированными от исходной индийской. Вместе с тем в процессе медленного поднятия Центральной и Средней Азии происходило обособление переднеазиатской фауны, формировавшейся в условиях бессточных водоемов горного питания области сухих субтропиков (Турдаков, 1963; Яковлев, 1964) и подвергавшейся влиянию факторов плювиальных эпох (Касымов, 1972). Формирование этого комплекса началось в нижнем плиоцене, но окончательно он сформировался в плейстоцене (Абдурахманов, 1960; Касымов, 1972). Общее обеднение комплекса отразилось и на миксоспоридиях, чему в значительной мере способствовало влияние быстрого течения водоемов горного питания.

Относительно высокий удельный вес переднеазиатского комплекса в фауне миксоспоридий водоемов горного Крыма, а главное, находка среди них 2 новых видов, а также представителя, характерного только для Сино-Индийской области, из рода *Neomyxobolus,* – одно из свидетельств в пользу больших былых связей крымской горной фауны с переднеазиатской фауной, осуществляемых через Понтиду (Мирошниченко, 1981).

В процессе дальнейшей адаптации к продолжающемуся поднятию гор в конце миоцена–начале плиоцена из формирующейся переднеазиатской фауны возникает небольшой, но весьма своеобразный нагорно-азиатский комплекс (Турдаков, 1946; Никольский, 1947, 1953а; Яковлев, 1961, 1964). Миксоспоридии данного комплекса отличаются глубокой специализацией и узкой адаптированностью к своим хозяевам, что четко выделяет эту сравнительно небольшую по числу видов группу.

Более широкое проникновение сино-индийских элементов в пресноводные акватории СНГ осуществлялось на Дальнем Востоке. В равнинные водоемы Китая, куда, по-видимому, вначале проник бореальный равнинный комплекс, внедрились представители Индийского равнинного комплекса, которые в условиях появившегося муссонного климата дали начало чрезвычайно разнообразному и богатому видами китайскому равнинному комплексу, составившему основное ядро Восточно-азиатской подобласти. Трансгрессии и регрессии Мирового океана в четвертичном периоде обусловили широкое проникновение представителей китайского и индийского равнинных комплексов в бассейн Амура, а отдельных элементов китайского равнинного комплекса даже в бассейны некоторых сибирских рек.

На примере зоогеографического анализа миксоспоридий мы убеждаемся, что паразитологические данные очень хорошо иллюстрируют, подчеркивают и дополняют сведения по истории фауны, полученные в результате ихтиологических, гидробиологических, палеонтологических и геологических исследований. Это и не удивительно, так как паразиты, в том числе и миксоспоридии, тесно связаны в своем существовании со свободноживущими хозяевами, с их экологией, взаимными пищевыми и иными связями, равно как и с их историей. При этом каждая группа паразитов в большей степени реагирует на одни факторы и в меньшей степени – на другие. Так, выяснилось, что трансгрессии, сопровождавшиеся

залитием равнинных участков рек, – более существенный фактор для миксоспоридий, чем температура. На примере сопоставления бореального равнинного и бореального предгорного комплексов видно, какую важную роль в распространении этих паразитов играет течение водоемов. Наконец, изучение фауны миксоспоридий морских водоемов показало решающее значение для них таких явлений, как солевая стратификация, приводящая к насыщению морских глубин сероводородом (Донец, 1976).

Из-за большого лимитирующего влияния сильного течения миксоспоридии менее показательны, чем другие группы паразитов, при оценке границ Переднеазиатской провинции и Нагорно-азиатской подобласти. В очень редких случаях, например при оценке Берингийского округа, не только миксоспоридии, но и другие группы паразитов оказались менее иллюстративными, чем их хозяева – рыбы. Это связано с отсутствием специфичных паразитов у самой характерной для данного региона рыбы – далии.

Вместе с тем зоогеографический анализ миксоспоридий весьма полезен для зоогеографической науки в целом, равно как и для изучения генезиса всей фауны водоемов. В тех случаях, когда данные по миксоспоридиям совпадают с данными ихтиологов, их концепции находят дополнительные, иногда очень существенные подтверждения. Если же такого совпадения нет, паразитологические данные приобретают особую ценность, поскольку подчеркивают те детали генезиса водоемов и их фауны, которые не так четко проступают при исследовании рыб или других компонентов гидрофауны.

Способность миксоспоридий в разной степени реагировать на различные экологические факторы с лихвой компенсируется использованием возможно большего числа групп паразитов. Моногенеи, например, в большей степени будут зависеть от эволюции и экологии их хозяев – рыб и от температурного фактора, а трематоды, цестоды и скребни – от состава всей гидрофауны, от пищевых и иных связей внутри нее. Использование всех групп паразитов значительно увеличит ценность привлечения паразитологических данных для зоогеографии. Эти данные большей частью четко иллюстрируют выводы ихтиологов и зоогеографов, в некоторых же случаях вступают как будто в определенные противоречия с ними. Однако более углубленное исследование свободноживущей фауны (в том числе и рыб) в дальнейшем часто подтверждает выводы паразитологов. Так, паразитологические данные (Догель, Ахмеров, 1946) не подтвердили выводы Берга (1909, 1949) о связях между некоторыми бореальнымн равнинными и китайскими карповыми. Эта точка зрения была в дальнейшем поддержана Никольским (1955, 1956), показавшим, что китайские карповые относятся к другому подсемейству – Cultrinae, которое в свою очередь входит не в группу Leuciscina, а в группу Barbina. Более углубленные паразитологические исследования (Гусев, 1955; Ройтман, 1963а, 1963б; Стрелков, Шульман, 1964, 1971) в общих чертах подтвердили правильность взглядов Никольского на происхождение ихтиофауны Амура и в общем совпали с его представлениями о фаунистических комплексах. В то же время паразитологические данные в некоторых деталях (трактовка верхнетретичного и понто-каспийского комплексов) не совпадают со взглядами Никольского (1947, 1953а), но зато в большей степени соответствуют представлениям Яковлева (1964), Сычевской (1983) и др.

На основании собственного анализа миксоспоридий нам кажется, что усачей нельзя включать в понто-каспийский комплекс даже в том случае, когда они живут в Понто-Каспийской и Балтийской провинциях. В пользу такого вывода свидетельствует наличие на всех усачах Передней Азии, Средней Азии, бассейнов Черного, Каспийского и Аральского морей общих, характерных только для них паразитов, в частности миксоспоридий *Chloromyxum barbi, Myxosoma branchialis,*

Myxobolus lobatus, M. cordis, к которым на Кавказе и в Средней Азии присоединяются другие виды – *Myxobolus rachmani, M. musajevi, Chloromyxum donecae,* паразитирующие как на усачах, так и на близкой к ним храмуле. Ярким доказательством переднеазиатского происхождения усача может служить цестода *Batybothrium rectangulum,* которая, с одной стороны, широко распространена у усачей и храмули Кавказа, Закавказья и Средней Азии, а с другой – встречается в горной части Дуная – в Карпатах. Все это свидетельствует скорее в пользу предположения, что широко распространенные в Передней и Средней Азии усачи, которых следует причислять к переднеазиатскому комплексу, сумели внедриться в равнинные водоемы бассейнов Черного, Каспийского и Аральского морей. Мы как бы застаем усачей в момент их адаптации, притирания к новому образу жизни в равнинных водоемах, в момент вхождения в новый для них комплекс.

Говоря о переднеазиатском и нагорно-азиатском комплексах, следует обратить внимание на то, что их генезис в общем свидетельствует о независимом от бореального равнинного комплекса происхождении непосредственно от индийской фауны. Поэтому не лишены основания взгляды Бэнэреску (Bănărescu, 1970, 1975), включающего Западно-азиатскую (Анатолийская и Иранская провинции) и Нагорно-азиатскую (без Западно-монгольской провинции) подобласти не в Голарктическую область, а в Сино-Индийскую. На достоверность этих предположений указывает ничтожное число бореальных равнинных и отсутствие бореальных предгорных видов среди миксоспоридий Нагорно-азиатской подобласти, а также резкое сокращение их числа в верхних участках Куры, Аракса, Ленкорани и других рек на границе с Иранской провинцией. Паразитологические данные подтверждают точку зрения Бэнэреску, а также и Гусева (1973, 1978) о необходимости объединения бассейна Амура и китайских рек в единый крупный регион.

Мы уже упоминали о находках *Myxobolus salmonis* у форели из горных водоемов Крыма, озер Севан и Эйзенам, р. Ингури и, возможно, из водоемов Памира. Это – несомненное свидетельство былых связей лососей из указанных пунктов и горного происхождения представителей рода *Salmo,* что хорошо согласуется со взглядами Яковлева (1955), опирающегося на палеонтологические находки.

Наконец, интересны данные о паразитофауне сомов. Берг (1949), а вслед за ним и другие ихтиологи, в том числе Никольский (1956), считают сомов из Амура и Китая, Европы и Средней Азии типичными представителями верхнетретичного комплекса с ареалом, разорванным во время четвертичного похолодания. В этом случае мы вправе были бы ожидать полного или почти полного совпадения паразитофауны сомов, как это имеет место, например, у представителей рода *Huso.* Между тем сомовые Амура и Китая, с одной стороны, Европы и Средней Азии – с другой, не имеют ни одного общего паразита. Некоторые виды, например *Orientocreadium siluri* у среднеазиатско-европейских сомов и *O. pseudobagri* у китайско-амурских сомов, хотя и не совпадают, но относятся к одному роду, характерному для водоемов Индии. То же можно сказать о моногенеях рода *Ancylodiscoides* (Гусев, Стрелков, 1960). Сомы Китая и Амура имеют заметно более богатую паразитофауну. Такие различия не могли возникнуть за сравнительно короткий промежуток времени. Это дало основание Догелю и Ахмерову (1946), а затем Стрелкову и Шульману (1964, 1971) предположить, что сомовые Китая, Дальнего Востока и Европы, Передней и Средней Азии являются группами, самостоятельно двигавшимися из общего центра – Индии – на северо-восток и северо-запад. Путь через водоемы Китая и Амур был сравнительно легким, что в большей степени обеспечило сохранение исходной паразитофауны. Путь на северо-запад был сильно затруднен. Поднятие гор в Передней и Средней Азии, аридизация климата, более частые и резкие смены условий существования привели к потере большинства паразитов индийского происхождения. Так, на амурских и китайских сомах

встречается более 20 видов *Ancylodiscoides,* в то время как у европейских и среднеазиатских сомов их только 3. Лишены они и широко распространенной в Индии, Китае и Амуре трематоды *Isoparorchis pseudobagri.* По направлению к предгорьям Памира резко увеличивается зараженность трематодой *Orientocreadium pseudobagri,* появляются нематоды из индийского рода *Procamallanus.* Наконец, южнее р. Кура встречаются виды недавно открытого рода *Bychovskycreadium,* не обнаруженные в Европе (Микаилов, 1975).

Хорошим примером такого несовпадения являются и миксоспоридии. На сомовых из водоемов Китая паразитируют 5 специфичных видов; европейские и кавказские сомы не имеют ни одного специфичного вида миксоспоридий. Единственный специфичный вид – *Sphaerospora schulmani* появляется лишь в предгорьях Памира (р. Сурхандарья). Все это заставляет нас присоединиться к мнению Стрелкова и Шульмана (1964, 1971) и считать сомов и их специфичных паразитов, в том числе *S. schulmani,* представителями индийской фауны.[8]

Ископаемые остатки рода *Silurus* найдены в нижнем миоцене Приаралья; в Европе они, а также представители рода *Parasilurus* появляются позднее – в плиоцене. Ископаемые остатки сомов были найдены и в Сибири. Пока трудно решить, к какой группе сомов – европейско-среднеазиатской или китайско-амурской они относятся. Более вероятна их связь с первыми. Если предположить, что проникновение сомов в реки Китая и в Амур, как уже упоминалось выше, произошло другим путем, станет понятным полное несовпадение паразитофауны сомов Европы, Кавказа и Средней Азии, с одной стороны, и китайских водоемов вместе с Амуром – с другой. По всей вероятности, сомы и после переселения из Индии в другие зоогеографические регионы сохранили свою приверженность к исходному комплексу. Аналогичное явление можно наблюдать в Амуре и Китайских водоемах, где без всяких изменений сохранились другие представители индийского равнинного комплекса: змееголов, косатки и др. В своей посмертно опубликованной книге Никольский (1983), по-видимому, на основании ихтиологических данных отнес сомов к индийскому равнинному комплексу.

Конечно, паразитологические данные – не всегда истина в последней инстанции. Очень возможно, что при сопоставлении с другими данными им можно будет дать другое толкование. Однако даже и в этих случаях важен сам факт, что несовпадение выводов паразитологов и ихтиологов будит мысль и заставляет искать новые доказательства, что в свою очередь способствует углублению наших представлений о генезисе гидрофауны. Поэтому зоогеографический анализ паразитов рыб, в том числе и миксоспоридий, может принести значительную пользу при изучении истории водоемов и их гидрофауны.

[8] Интересно отметить, что и среди самих сомовых здесь появляется представитель индийской горной фауны *Glyptosternum reticulatum* – туркестанский сомик.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Класс Myxosporea входит в состав типа Cnidospora (=Myxozoa), единственного крупного таксона в подцарстве Protozoa, полностью перешедшего в многоклеточное состояние. Однако достижения науки последних десятилетий сильно изменили наши представления об этом подцарстве. Многие ученые подвергают сомнению всю структуру Protozoa вообще, а также его ранг и объем (см.: Кусакин, Дроздов, 1994). Мы целиком присоединяемся к мнению этих авторов и считаем, что к настоящему времени идея о необходимости полной перестройки всей системы живых существ стала весьма актуальной. Мы согласны и с тем, что они поместили тип Cnidospora (=Myxozoa) в группу incertae sedis. Единственно в чем мы пока можем быть уверены, так это в том, что каждый таксон высокого ранга, будь то царство, или доминьон, или даже империя, на начальных своих этапах находились в одноклеточном состоянии. Что касается книдоспоридий, то к какому бы крупному таксону их не отнесли, они внутри него, несмотря на свою многоклеточность, будут тяготеть к одноклеточной группе.

Специфика одноклеточных, где ведущую роль играет полимеризация органелл и других частей клетки-организма, – это эволюция на клеточном уровне. На примере инфузорий, акантарий, радиолярий и других групп животных и растений доказано, что ароморфоз возможен и в рамках одноклеточности, причем инфузории по уровню своей организации могут даже заметно превосходить некоторых многоклеточных животных. Однако у одноклеточных – это не единственный путь к ароморфозу. В ряде случаев может происходить и полимеризация на уровне целой клетки, что приводит к многоклеточности. Таким путем от различных групп одноклеточных организмов, находящихся на том или ином уровне организации, могут отходить новые побеги, знаменующие собой определенные направления эволюции в сторону многоклеточности. Несмотря на большую древность одноклеточных, эти направления, приводящие к возникновению определенных таксономических групп, могут быть сравнительно молодыми. Одной из таких относительно молодых ветвей, берущих начало от амебообразных животных, которые стоят на самой низшей ступени клеточной организации, является Cnidospora. По-видимому, утрата жгутиков и сопутствующих им органелл произошла в результате их длительного внутриклеточного паразитирования. Их выход из клетки снял запрет на увеличение размеров. Характерная особенность, присущая простейшим, – возможность морфофункциональной прогрессивной эволюции при паразитическом образе жизни, – привела их к ароморфозу – самостоятельному возникновению многоклеточности. Поскольку паразитический образ жизни исключает у многоклеточных возможность прогрессивной эволюции, книдоспоридии, достигнув этого уровня, так и остались на грани между одноклеточным и многоклеточным состояниями, эволюционируя только по пути идиоадаптации, что не исключает биологического прогресса.

Таким образом, миксоспоридий следует рассматривать как многоклеточных животных, далеко не использовавших всех возможностей, которые может дать многоклеточное состояние.

Морфофункциональный и экологический анализ спор и вегетативных стадий, изучение распределения их по хозяевам, а также геологической истории последних позволили установить, что миксоспоридии – сравнительно молодая группа, возникшая в начале позднего мела (в сеномане) и связанная в своем становлении с костистыми рыбами группы Teleostei. За относительно короткое время (поздний мел–кайнозой) они, начав с паразитирования в желчном пузыре, освоили все без исключения ткани и органы хозяев и широко распространились среди костистых рыб, как морских, так и пресноводных. Число известных видов уже превысило 1100, и с каждым годом оно увеличивается. Намечается переход на других водных позвоночных: хрящевых рыб, двоякодышащих, Holostei и Chondrostei, амфибий и водных рептилий.

Столь бурное развитие этой группы паразитических животных связано с большой устойчивостью их организации. Это прежде всего обусловлено тем, что многоклеточное строение спор позволило двум или нескольким клеткам споры превратиться в сильно специализированные створки, обеспечивающие находящемуся в споре зародышу полноценную защиту от механических повреждений и от воздействия различных химических реагентов.

Изменение формы и размеров споры и составляющих ее клеток способствует парению или, наоборот, быстрому опусканию спор, что наряду с огромным числом продуцируемых спор обеспечивает последним возможность попадания в соответствующего хозяина.

С другой стороны, глубокая адаптация к паразитированию обеспечивает вегетативным стадиям миксоспоридий надежную защиту от влияния различных факторов внешней среды. Так, например, хорошо отработанная системная осмотическая регуляция эвригалинных рыб позволяет пресноводным миксоспоридиям находиться в самых осолоненных участках морей и, наоборот, морским миксоспоридиям осваивать пресноводные водоемы. Именно два этих основных фактора – наличие устойчивых к влиянию внешней среды спор и глубокой адаптации к своим хозяевам обеспечивает биологический прогресс миксоспоридий.

Так как книдоспоридии возникли в результате длительного эволюционного процесса, у них наблюдается хорошо выраженный онтогенез, служащий яркой иллюстрацией к биогенетическому закону. Как и у многоклеточных животных, здесь находят подтверждение мысли Северцова и Шмальгаузена о том, что эволюционируют все стадии онтогенеза, в зависимости от чего в большей или меньшей степени проявляется рекапитуляция предковых признаков. У книдоспоридий (особенно у миксоспоридий) наблюдается не только филогенетическое развитие путем надставок на конечных стадиях онтогенеза – анаболия, но и изменения на его более ранних стадиях – девиация и даже архаллаксис. Архаллаксис у миксоспоридий приходится на тот период онтогенеза (вегетативные формы), когда интеграция организма очень слабо выражена и коррелятивные связи между клетками и органеллами соответственно невелики. В связи с этим возникает парадоксальная картина: изменение на самых ранних стадиях развития почти не отражаются на последних стадиях онтогенеза – формировании спор. Это стало характерной особенностью организма, стоящего на грани одноклеточности и многоклеточности. В эволюции книдоспоридий можно отметить следующие типы филогенетических изменений: интенсификация функций, расширение функций, уменьшение числа функций, смена функций, разделение органов и функций, фиксация фаз – т. е. шесть основных типов из тринадцати, указанных Северцовым для многоклеточных животных (в основном позвоночных).

Книдоспоридии возникли в море и очень рано разделились на две самостоятельные ветви. Одна из них – класс Actinomyxea стала развиваться по пути приспособления к бентосным червям, другая – Myxosporea – к костистым рыбам.

Эта более многочисленная группа широко распространилась среди костистых рыб, проникла вместе с ними в пресные воды и освоила все без исключения органы и ткани хозяина.

Наметился переход миксоспоридий (правда, еще в ограниченных масштабах) на другие группы водных или связанных с водой хордовых – бесчелюстных, элазмобранхий, двоякодышащих, амфибий и водных рептилий. Все это заставляет считать миксоспоридий биологически прогрессивной группой паразитов. На различных примерах выявляется очень тонкая связь морфологии их жизненного цикла и физиологии с морфологией, физиологией и биологией хозяина.

Прослежена зависимость зараженности рыб миксоспоридиями от сезонных колебаний климата, температуры, течения, глубины, гидрохимического режима водоема, от способа питания рыбы, типа осморегуляции и других особенностей ее биологии. Характер специфичности миксоспоридий к своим хозяевам – относительно широкий круг хозяев и сравнительная легкость выхода миксоспоридий за пределы этого круга – обусловлен в первую очередь относительной молодостью паразитов, пассивным способом их проникновения в хозяев и зависимостью от экологии последнего. Поскольку миксоспоридии – паразиты, в общем хорошо приспособленные к своим хозяевам, большинство их обычно находится в определенном физиологическом равновесии с организмом хозяина, в связи с чем они часто являются слабопатогенными видами. Однако такие факторы, как молодость системы паразит–хозяин, извращенная локализация паразитов, необходимость обеспечения выхода спор в воду, ослабление организма хозяина или слабая резистентность его в определенные периоды жизни, могут вызвать нарушение этого равновесия в сторону большей патогенности паразита, что может привести к усилению тяжести заболевания и даже возникновению эпизоотий и массовой гибели рыб. Поэтому борьба с миксоспоридиями должна вестись не только по линии уничтожения свободно плавающих спор и сокращения их числа или борьбы с вегетативными формами посредством применения лечебных препаратов, но и по пути увеличения резистентности организма рыбы посредством улучшения ее содержания, особенно молоди. Последовательное и планомерное применение и сочетание всех трех форм борьбы с миксоспоридиями, их дальнейшая разработка и усовершенствование позволят не только свести на нет вредоносную роль миксоспоридий в прудовых хозяйствах, но и сократить число эпизоотий в естественных водоемах.

ЛИТЕРАТУРА[1]

Абдулаева Х. Г. Паразиты рыб в придаточных водоемах нижней Куры (озера Сарысу и Агель) // Вестн. с.-х. наук АзССР. **1971а.** № 3. С. 53–54.

Абдулаева Х. Г. Паразиты и главнейшие паразитозы рыб придаточных водоемов нижней Куры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, **1971б.** 23 с.

* **Абдурахманов Ю. А.** История формирования современного рыбного населения пресных вод Азербайджана // Тр. Ин-та зоологии АН АзССР. **1960.** Т. 21. С. 56–80.

* **Абдурахманов Ю. А.** Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку, **1962.** 404 с.

Авдеева Е. Б. Своеобразие формирования паразитофауны рыб каскада реки Даугавы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1989а.** 24 с.

Авдеева Е. В. Своеобразный характер формирования паразитофауны рыб каскада реки Даугавы // Паразитология. **1989б.** Т. 23, вып. 3. С. 244–249.

(Аверинцев С.) Awerinzew S. Über Myxosporidien aus der Callenblase der Fische // Zool. Anz. **1907.** Bd 31. S. 831–834.

Аверинцев С. Исследования над паразитическими простейшими, I–VIII // Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. **1908.** Т. 38, вып. 2. 139 с.

(Аверинцев С.) Awerinzew S. Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung bei Ceratomyxa drepanopsettae // Arch. Protistenk. **1909.** Bd 14. S. 74–112.

(Аверинцев С.) Awerinzew S. Studien über parasitische Protozoen. VII. Über die Sporenbildung bei Myxidium sp. aus der Gallenblase von Cottus scorpis // Arch. Protistenk. **1911.** Bd 23. S. 199–204.

(Аверинцев С.) Awerinzew S. Über die Myxosporidien von Drepanopsetta platessoides // Proc. 7. Intern. Zool. Congr. 1907. Cambridge, **1912.** P. 359.

(Аверинцев С.) Awerinzew S. Ergebnisse der Untersuchungen über parasitische Protozoen der tropischen Region Afrikas. II // Zool. Anz. **1913а.** Bd 42. S. 151–156.

(Аверинцев С.) Awerinzew S. Myxobolus magnus sp. n. // Zool. Anz. **1913b.** Bd 42. S. 75–76.

(Аверинцев С.) Awerinzew S. Die Sporenbildung bei disporen Myxosporidien // Арх. рус. протистол. о-ва. **1925.** Т. 3. С. 157–169.

Агаева Н. Б. Особенности становления паразитофауны рыб Нахичеванского водохранилища // Материалы первой Закавказской конференции по общей паразитологии. Тбилиси, **1978.** С. 169–174.

Агаева Н. Б. Паразиты рыб основных рек и водохранилищ бассейна реки Аракс (Нахичеванской АССР): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, **1982.** 25 с.

Агаева Н. Б. Паразитофауна рыб некоторых рек бассейна р. Аракса в пределах Нахичеванской АССР // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Азербайджане. Баку, **1983.** С. 9–16.

Агаева Н. Б., Ибрагимов Ш. Р. Экологический анализ паразитов рыб Нахичеванского водохранилища // 1-й Всесоюзный съезд паразитоценологов: Тез. докл. Ч. 1. Киев, **1978.** С. 3–4.

Агапова А. И. Паразиты сазана озера Бийлю-Куль // Сб. работ по ихтиол. и гидробиол. Ин-та зоологии АН КазССР. Алма-Ата, **1956а.** № 1. С. 269–277.

Агапова А. И. Паразиты рыб водоемов Западного Казахстана // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. **1956б.** Т. 5. С. 5–60.

Агапова А. И. Итоги изучения паразитов рыб в водоемах Казахстана // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. **1957.** Т. 7. С. 121–130.

Агапова А. И. Паразиты рыб водоемов Кустанайской области // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. **1960.** Т. 12. С. 195–206.

Агапова А. И. Паразиты рыб верхнего и среднего течения Сыр-Дарьи // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. **1962.** Т. 16. С. 135–144.

Агапова А. И. Паразиты рыб водоемов Казахстана. Алма-Ата, **1966.** 342 с.

[1] Звездочкой (*) отмечены работы, не имеющие прямого отношения к миксоспоридиям.

Агапова А. И., Ахметова В. Паразиты растительноядных рыб в Казахстане // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата, **1966.** С. 10–15.

Агапова А. И., Максимова А. П. Паразиты рыб водоемов Южного Казахстана // Изв. АН КазССР. **1960.** № 14. С. 71–87.

Алешкина Л. Д. Паразитофауна некоторых эпипелагических рыб открытой части Атлантического океана // II Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням рыб и морских животных: Тез. докл. Калининград, **1976.** С. 4–5.

Алешкина Л. Д. Паразитофауна капской мерлузы и зависимость ее видового состава от возраста хозяина // Гидробиол. журн. **1982.** Т. 28, вып. 1. С. 65–68.

Алигаджиев А. Д. Некоторые данные о паразитофауне рыб внутренних водоемов Дагестана // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: Тез. докл. Л., **1968.** С. 6–8.

Алигаджиев А. Д. О влиянии размеров и типа водоема на паразитофауну рыб Дагестана // Паразитология. **1969а.** Т. 3, вып. 4. С. 340–345.

Алигаджиев А. Д. Влияние длительного осушения водоема на паразитофауну его рыб // Паразитология. **1969б.** Т. 3, вып. 2. С. 144–148.

Алигаджиев А. Д. Паразиты и паразитарные болезни рыб внутренних водоемов Дагестана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1969в.** 17 с.

Алигаджиев А. Д. Материалы к фауне слизистых споровиков рыб внутренних водоемов Дагестана // Проблемы паразитологии. Ч. 1. Киев, **1972.** С. 27–29.

Алигаджиев А. Д. Способ приема пищи – основной фактор, влияющий на зараженность рыб миксоспоридиями // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 6–8.

Алигаджиев А. Д., Атаев А. М., Газимагомедов А. А., Хайбулаев К. Х. О паразитах рыб прудовых хозяйств Дагестанской АССР // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб, 3–5 апреля 1974 г.: Тез. докл. М., **1974.** С. 7–10.

Алламуратов Б. А. Новые виды паразитических простейших рыб водоемов юга Узбекистана // Докл. АН УзССР. **1965.** № 4. С. 60–62.

Алламуратов Б. А. Новые виды паразитических простейших у рыб Южно-Сурханского водохранилища // Узб. биол. журн. **1966а.** № 1. С. 58–60.

Алламуратов Б. А. Паразиты рыб бассейна реки Сурхандарьи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, **1966б.** 21 с.

Алламуратов Б. А. Новые виды Myxosporidia из рыб Узбекистана // Докл. АН УССР. **1967а.** Сер. Б. Т. 29. С. 270–273.

Алламуратов Б. А. Нові види слизистих споровиків (Myxosporidia) від риб Узбекистану // Допов. АН УССР. **1967б.** № 3. С. 325–327.

Алламуратов Б. А. К фауне простейших, паразитирующих на рыбах Южно-Сурханского водохранилища // Проблемы паразитологии. Киев, **1967в.** С. 439–440.

Алламуратов Б. А. Паразиты и болезни рыб Камошинского водохранилища // Гидробиология и ихтиология. Душанбе, **1969.** С. 259–268.

Алламуратов Б. А. К изучению паразитических простейших рыб оазисных озер низовьев Амударьи // Проблемы паразитологии. Ч. 1. Киев, **1972а.** С. 29–32.

Алламуратов Б. А. К изучению паразитических простейших местных и акклиматизированных рыб оазисных озер низовьев реки Амударьи // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Ташкент, **1972б.** С. 166–167.

Алламуратов Б. А. Паразиты и болезни рыб бассейна реки Сурхандарьи. Ташкент, **1974.** 203 с.

Алламуратов Б. А. Миксоспоридии рыб Каракумского канала и прудхоза „Караметнияз" // Болезни и паразиты в тепловодном рыбном хозяйстве. Ташкент, **1987.** С. 169–171.

Алламуратов Б. А., Бутабаева М. К изучению морфологии паразитических простейших от рыб Дегрезского водохранилища // Паразиты, промежуточные хозяева и переносчики. Киев, **1966.** С. 47–51.

Алламуратов Б. А., Исков М. П. Некоторые новые виды паразитических простейших рыб р. Сурхандарьи // Узб. биол. журн. **1970.** № 4. С. 43–46.

* **Андриашев А. П.** Об амфипацифическом (японо-орегонском) распространении морской фауны в Северной части Тихого океана // Зоол. журн. **1939.** Т. 18, вып. 2. С. 181–194.

* **Андрусов Н. И.** Взаимоотношения Эвксинского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху // Изв. Рос. Акад. наук. **1918.** Т. 12, № 8. С. 749–760.

Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л., **1983.** 167 с.

Антонов П. П. Паразитофауна рыб водоемов Башкирской АССР (сообщ. 1) // Рыбоводство и болезни рыб. М., **1969.** С. 261–264.

Анцышкина Л. М. Материалы к паразитофауне рыб Днепродзержинского водохранилища // Днепродзержинское водохранилище. Днепропетровск, **1971.** С. 155–160.

Анцышкина Л. М. Паразитофауна рыб Запорожского водохранилища // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев, **1975.** С. 7–14.

Анцышкина Л. М. Фауна паразитов Запорожского водохранилища и ее особенности // Биологические аспекты охраны и рационального использования окружающей среды. Днепропетровск, **1977.** С. 59–70.

Анцышкина Л. М., Чаплина А. М. Сезонная динамика зараженности карпа Таромского нерестово-выростного и товарного хозяйства // Эксперим. гидробиология. Днепропетровск, **1968.** С. 83–87.

Анцышкина Л. М., Чаплина А. М., Цегер С. Н. Паразиты карпа в Таромском нерестово-выростном хозяйстве // Проблемы паразитологии. Киев, **1967.** С. 441–445.

* **Архангельский А. Д., Страхов Н. М.** Геологическое строение и история развития Черного моря. М.; Л., **1938.** 226 с.

Астахова Т. В. Влияние условий выращивания сазана на развитие его паразитофауны // Тр. Касп. НИРО. **1957.** Т. 13. С. 296–305.

Астахова Т. В. Паразиты и инвазионные болезни сазана (Cuprinus carpio L.) Нижней Волги // Тр. Касп. НИРО. **1966.** Т. 22. С. 74–80.

Астахова Т. В. Паразитофауна молоди осетровых Волго-Каспийского района // Вопр. ихтиологии. **1977.** Т. 14, вып. 5. С. 907–911.

Астахова Т. В., Рудометова Н. К., Степанова Г. А. Изученность болезней рыб в водоемах Волго-Каспийского района и перспективы развития исследований // V Всесоюз. совещ. по болезням рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л., **1968.** С. 10–11.

Астахова Т. В., Алигаджиев А. А., Степанова Г. А. Изучение болезней паразитов рыб Каспийского моря // Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. М., **1972.** С. 143–156.

* **Атлас** литолого-палеогеографических карт Русской платформы и ее обрамления. М., **1961.** 54 л.

* **Атлас** литолого-палеогеографических карт СССР. Т. IV (кайнозой). М., **1967.** 55 л.

* **Атлас** литолого-палеогеографических карт СССР: Краткая объяснительная записка. М., **1972.** 63 с.

Афанасьев В. И., Яковчук Т. А. Болезни промысловых рыб. Краснодар, **1971.** 96 с.

Ахмеров А. Х. Паразиты рыб р. Амур // Изв. ТИНРО. **1948.** № 27. С. 222–225.

Ахмеров А. Х. О сопряженных видах нового рода миксоспоридий // Докл. АН СССР. **1954а.** Т. 97, № 6. С. 1101–1103.

Ахмеров А. Х. О паразитофауне рыб реки Камчатки // Тр. проблем. совещ. ЗИН АН СССР. **1954б.** Вып. 4. С. 89–98.

Ахмеров А. Х. К вопросу о саранном кижуче на Камчатке (о поражении рыб миксоспоридией и мерах профилактики) // Изв. ТИНРО. **1954в.** № 41. С. 347–348.

Ахмеров А. Х. Паразитофауна рыб реки Камчатки // Изв. ТИНРО. **1955а.** № 49. С. 99–137.

Ахмеров А. Х. Пути видообразования у миксоспоридий рода Thelohanellus Kudo из амурского сазана // Докл. АН СССР. **1955б.** Т. 105, № 5. С. 1129–1132.

Ахмеров А. Х. Паразиты толстолобика, амурского сазана и борьба с ними при акклиматизации рыб // Рыбное хозяйство. **1955в.** № 1. С. 38–41.

Ахмеров А. Х. Паразитофауна амурского сазана и ее эпизоотическое значение // Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. **1956а.** Т. 8. С. 206–218.

Ахмеров А. Х. Паразиты, встречающиеся в рыбе и рыбной продукции. М., **1956б.** 30 с.

Ахмеров А. Х. Паразиты и болезни амурских рыб в период акклиматизации в прудовых хозяйствах РСФСР // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1959.** Вып. 9. С. 104–109.

Ахмеров А. Х. Миксоспоридии рыб бассейна реки Амур // Рыбное хозяйство внутренних водоемов в Латвийской ССР. **1960.** Вып. 5. С. 239–308.

Ахмеров А. Х., Богданова Е. А. О паразитофауне молоди сазана, леща и воблы в пойменных рыбхозах дельты Волги // Тр. проблем. совещ. ЗИН АН СССР. **1954.** Вып. 4. С. 75–78.

Ахмеров А. Х., Богданова Е. А. Материалы по паразитофауне рыб водоема зоны будущего Волгоградского водохранилища (в районе пойменных озер и р. Еруслан) // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 146–159.

Ахмеров А. Х., Граппмане Л. К. Паразитофауна карповых рыб в прудовых хозяйствах Латв. ССР // Тр. Латв. с.-х. академии. **1954.** Вып. 3. С. 271–283.

Ахмеров А. Х., Мартьянова И. П. К методике определения слизистых споровиков рода Chloromyxum Mingazzini, 1890 // Зоол. журн. **1958.** Т. 37, вып. 4. С. 619.

Ахметова Б. Паразиты растительноядных рыб Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, **1969.** 25 с.

Ашурова М. Паразитофауна лжеосмана – Schizopygopsis stoliczkai Stendachner, 1866 бассейна р. Мургаб (Памир) // Вопросы зоологии Таджикистана. Душанбе, **1972.** С. 66–72. (Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТаджССР).

Ашурова М. Паразиты рыб Сарезского озера (Памир) // Паразитология. **1973а.** Т. 7, вып. 2. С. 164–168.

Ашурова М. Зоогеографический анализ паразитофауны рыб Тибетской провинции Нагорно-Азиатской подобласти // Зоол. журн. **1973б.** Т. 52, вып. 11. С. 1602–1606.

Ашурова М. Паразиты рыб бассейна р. Мургаб (Памир): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1973в.** 18 с.

Ашурова М. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб бассейна реки Мургаб (Памир) // Паразитология. **1978.** Т. 12, вып. 2. С. 143–147.

Ашурова М., Пугачев О. Н. Myxobolus montanus sp. n. (Myxobolidae, Myxosporidia) от лжеосмана (Schizopygopsis stoliczkai) // Паразитология. **1988.** Т. 22, вып. 5. С. 435–436.

Базикалова А. Материалы по паразитологии мурманских рыб // Сб. науч.-промысл. работ на Мурмане. М., **1932.** С. 136–153.

(Бакай Ю. И., Зубченко А. В.) Bakay Y. I., Zubchenko A. V. Parasites of roundnose grenaider (Coryphaenoides rupestris) in two areas of the North Atlantic in 1980 // Ann. biol. **1984.** Vol. 38. P. 200–201.

Банина Н. Н., Исаков Л. С. Опыт экологического анализа паразитофауны колюшек // Изв. ГосНИОРХ. **1972а.** Т. 80. С. 89–113.

Банина Н. Н., Исаков Л. С. Динамика паразитофауны взрослых колюшек Невской дельты // Проблемы паразитологии. Киев, **1972б.** Ч. 1. С. 68–70.

Баравік Е. А., Кахненка С. В. Хворобы вугра (Anguilla anguilla) // Всесуі. АН БССР. **1961.** № 4. С. 100–106.

Барышева А. Ф. Паразитофауна рыб Ладожского озера // Учен. зап. ЛГУ. **1949.** Сер. биол. № 101, вып. 19. С. 5–11.

Барышева А. Ф. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища в первый год его существования // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. **1960.** Вып. 3 (6). С. 273–282.

Барышева А. Ф., Бауер О. Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 175–226.

Барышева А. Ф., Владимиров В. А., Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища во второй год его заполнения // Биологические аспекты изучения водохранилищ. Л., **1963.** С. 171–177. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР; Вып. 6 (9)).

Бауер О. Н. К познанию паразитов рыб реки Хатанги // Тр. Ин-та полярн. земледелия. Сер. „Промысл. хоз-во". **1941.** № 6. С. 121–125.

Бауер О. Н. Паразитофауна ряпушки из различных водоемов СССР // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. **1946.** Т. 69, вып. 4. С. 7–21.

Бауер О. Н. Паразиты рыб реки Лены // Изв. ВНИОРХ. **1948а.** Т. 27. С. 157–175.

Бауер О. Н. Паразиты рыб реки Енисея // Изв. ВНИОРХ. **1948б.** Т. 27. С. 97–156.

Бауер О. Н. Зоогеографическое районирование паразитофауны рыб Сибири // Реф. сб. Зап.-Сиб. фил. АН СССР. М., **1948в.** С. 63–68.

Бауер О. Н. Паразитарные заболевания рыб Сибири и их медицинское и рыбохозяйственное значение. Новосибирск, **1948г.** 53 с.

Бауер О. Н. Язвенная болезнь омуля // Рыбное хозяйство. **1948д.** № 1. С. 44–46.

Бауер О. Н. Паразитофауна сигов СССР, ее зоогеографическая характеристика и рыбохозяйственное значение // Тр. Барабинск. отд-ния ВНИОРХ. **1950.** Т. 4. С. 59–76.

Бауер О. Н. Заболевания рыб в прудовом хозяйстве и меры борьбы с ними // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1953а.** Вып. 2. С. 77–84.

Бауер О. Н. Санитарно-оздоровительные мероприятия в прудовых хозяйствах при паразитарных заболеваниях рыб. М., **1953б.** 33 с.

Бауер О. Н. Заболевания карпа в прудовых хозяйствах Ленинградской, Великолукской и Новгородской областей // Изв. ВНИОРХ. **1957а.** Т. 42. С. 67–88.

Бауер О. Н. Паразитофауна молоди лосося (Salmo salar) на ранних этапах его развития // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспыт. **1957б.** Т. 72, вып. 4. С. 159–163.

Бауер О. Н. Взаимоотношения между паразитами и хозяевами (рыбами) // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., **1958а.** С. 90–109.

Бауер О. Н. Паразитарные заболевания рыб в прудовых нерестово-вырастных хозяйствах и рыбопитомниках и меры борьбы с ними // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., **1958б.** С. 267–300.

(Бауер О. Н.) Bauer O. N. Die Erforschung der Fischkrankheiten in dem Sowjetteichwirtschaften und ihre Bekämpfung // Ztschr. Fischerei u. Hilfswissensch. **1958в.** Bd 7, H. 1/2. S. 154–159.

Бауер О. Н. Экология паразитов пресноводных рыб // Изв. ГосНИОРХ. **1959.** Т. 49. С. 5–206.

(Бауер О. Н.) Bauer O. N. Krankheiten und Parasiten des Zanders (Lucioperca lucioperca L.) // Ztschr. Fischerei u. Hilfswissensch. **1961.** Bd 10, H. 8–10. S. 682–687.

Бауер О. Н. Распространение заболеваний и паразитов рыб при акклиматизационных мероприятиях // Изв. ГосНИОРХ. **1975а.** Т. 103. С. 71–78.

Бауер О. Н. Паразитофауна рыб Палеарктики и Неарктики: „Обмен" паразитами // Экология паразитов водных животных. Алма-Ата, **1975б.** С. 38–47.

Бауер О. Н., Богданова Е. А. Протозойные и грибковые заболевания при выращивании лососевых // Изв. ГосНИОРХ. **1963.** Т. 54. С. 7–15.

Бауер О. Н., Грезе В. Н. Паразиты рыб оз. Таймыр // Изв. ВНИОРХ. **1948.** Т. 27. С. 186–194.

Бауер О. Н., Гусев А. В. Паразитофауна рыб Палеарктики и Неарктики: Сходства и различия // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1969.** Т. 24. С. 30–48.

Бауер О. Н., Никольская Н. П. Желтуха форелей // Информ. бюл. ВНИОРХ. Л., **1940.** Т. 3. С. 19–21.

Бауер О. Н., Никольская Н. П. Динамика паразитофауны ладожского сига и ее эпизоотологическое значение // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 227–242.

Бауер О. Н., Столяров В. П. Формирование паразитофауны и паразитарные болезни рыб в водохранилищах // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., **1958.** С. 247–256.

Бауер О. Н., Успенская А. В. Новые способы борьбы с заболеваниями рыб // Совещ. по болезням рыб 22–27 марта 1957: Тез. докл. М.; Л., **1957.** С. 13–14.

Бауер О. Н., Мусселиус В. А., Стрелков Ю. А. Болезни прудовых рыб. М., **1969а.** 335 с.

(Бауер О. Н., Мусселиус В. А., Стрелков Ю. А.) Bauer O. N., Musselius V. A., Strelkov J. A. Die Parasiten und Krankheiten von Ctenopharyngodon idella, Hypophthalmichthys molitrix und Aristichthys nobilis bei der Aufzucht in Teichwirtschaften der UdSSR // Ztschr. Fischerei, N. F. **1969б.** Bd 17, H. 1–4. S. 205–213.

Бачинский В. П. Материалы к вопросу об эпизоотическом состоянии ихтиофауны Кременчугского водохранилища // Рыбное хозяйство. Киев, **1969.** Вып. 8. С. 104–106.

Бачинский В. П. Миксозомоз красноперки // Рыб. хоз-во. Киев, **1976.** Вып. 23. С. 77–79.

* **Беклемишев В. Н.** Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М., **1964.** 432 с.

* **Берг Л. С.** Рыбы бассейна Амура // Зап. Имп. Акад. наук. **1909.** Сер. S. Т. 24, № 9. 269 с.

* **Берг Л. С.** Разделение Палеарктики на зоогеографические области на основании распространения рыб // Тр. 1-го Всесоюз. геогр. съезда, 1933 г. Л., **1934.** Вып. 3. С. 3–10.

* **Берг Л. С.** Зоогеография пресноводных рыб Передней Азии // Учен. зап. ЛГУ. **1940.** № 56. С. 3–31.

* **Берг Л. С.** О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти акад. С. А. Зернова. М.; Л., **1948.** С. 159–172.

* **Берг Л. С.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3 // Определители по фауне СССР, № 30. М.; Л., **1949.** С. 929–1382.

* **Берг Л. С.** Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. ЗИН АН СССР. Л., **1955.** Т. 20. 126 с.

Богатова З. К. Паразитофауна местной рыбы и акклиматизированных сигов озера Тургояк // Учен. зап. ЛГУ. **1936.** Сер. биол. № 7, вып. 3. С. 144–155.

Богданова Е. А. Паразитофауна молоди карповых рыб нерестово-вырастных хозяйств дельты Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1956.** 19 с.

Богданова Е. А. Материалы к паразитофауне мальков воблы из ряда Волжских нерестово-вырастных хозяйств // Изв. ВНИОРХ. **1957а.** Т. 42. С. 323–325.

Богданова Е. А. Паразиты сига и омуля озера Байкал // Изв. ВНИОРХ. **1957б.** Т. 42. С. 315–322.

Богданова Е. А. Паразитофауна молоди леща и сазана нерестово-вырастных хозяйств дельты Волги и их эпизоотическое состояние // Изв. ВНИОРХ. **1957в.** Т. 43. С. 1–71.

Богданова Е. А. Сезонные изменения паразитофауны щуки и леща р. Волги // Работы по гельминтологии. К 80-летию акад. К. Н. Скрябина. М., **1958.** С. 72–78.

Богданова Е. А. Эпизоотическое состояние промыслового стада рыб Волги в районе будущего Сталинградского водохранилища // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1959.** Вып. 9. С. 144–148.

Богданова Е. А. Природный очаг вертежа лососевых на Сахалине // Докл. АН СССР. **1960а.** Т. 134, № 6. С. 1501–1503.

Богданова Е. А. Паразитарные заболевания молоди дальневосточных лососей на рыбоводных заводах Дальнего Востока // Науч.-тех. бюл. ГосНИОРХ. **1960б.** № 11. С. 49–53.

Богданова Е. А. Паразитофауна некоторых промысловых видов рыб Волги до образования Волгоградского водохранилища // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1961.** Вып. 11. С. 169–177.

Богданова Е. А. Паразитофауна волжских рыб в зоне Волгоградского водохранилища и ее общая характеристика // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. Саратов, **1962.** Т. 7. С. 260–271.

Богданова Е. А. Паразитофауна лососевых из рек Южного Сахалина // Изв. ГосНИОРХ. **1963а.** Т. 54. С. 15–47.

Богданова Е. А. Болезни молоди лососевых при искусственном выращивании и меры борьбы // IV Всесоюз. совещ. по болезням рыб: Тез. докл. М., **1963б.** С. 27–29.

Богданова Е. А. К вопросу о природных очагах вертежа лососевых СССР // XI науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики: Тез. докл. Петрозаводск, **1964а.** С. 116–117.

Богданова Е. А. Заболевания молоди лососевых и меры борьбы с ними на рыбоводных заводах Сахалина и Амура // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. М., **1964б.** С. 186–188.

Богданова Е. А. Современные данные по распространению и биологии Myxosoma cerebralis (Hofer) – возбудителя вертежа лососевых // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата, **1966.** С. 33–37.

Богданова Е. А. Новые данные об особенностях экологии Myxosoma cerebralis (Protozoa, Cnidosporidia) у тихоокеанских лососевых // Изв. ГосНИОРХ. **1967а.** Т. 62. С. 258–262.

Богданова Е. А. Фауна паразитов семги (Salmo salar), кеты (Oncorhynchus keta) и горбуши (O. gorbuscha) на рыбоводных заводах Заполярья // Изв. ГосНИОРХ. **1967б.** Т. 63. С. 173–188.

(Богданова Е. А.) Bogdanova E. A. Modern data on the destribution and biology of Myxosoma cerebralis (Protozoa, Cnidosporidia) an agent of whirling disease of Salmonides // Bull. office intern. epizooties. **1969.** Vol. 69, N 9/10. P. 1499–1506.

Богданова Е. А. О возбудителе вертежа лососевых в районах, прилежащих к северной части Тихого океана // Вопросы морской паразитологии: Материалы 1-го Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням морских животных. Киев, **1970.** С. 5–7.

Богданова Е. А. К вопросу восприимчивости некоторых лососевых к возбудителю вертежа // Рыбохозяйств. изучение внутр. водоемов. Л., **1971а.** № 6. С. 26–28.

Богданова Е. А. О нахождении возбудителя вертежа у хариуса в бассейне Северной Двины // Симпоз. „Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР): Тез. докл. Тюмень, **1971б.** С. 2.

Богданова Е. А. Паразиты и болезни форели при выращивании в предгорных районах Кавказа // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 32–36.

Богданова Е. А. Паразиты и инвазионные болезни лососевых на рыбоводных заводах Севера и Северо-Запада СССР и мероприятия по их профилактике // Изв. ГосНИОРХ. **1976а.** Т. 105. С. 130–140.

Богданова Е. А. Особенности паразитофауны и распространение инвазионных болезней у лососей и форели в разнотипных хозяйствах СССР // Изв. ГосНИОРХ. **1976б.** Т. 113. С. 87–93.

Богданова Е. А. Заболевание форели в рыбоводных хозяйствах и рекомендации по их лечению и профилактике: Методич. пособие. Л., **1976в.** 53 с.

Богданова Е. А. Оценка эпизоотического состояния рыбоводных заводов при выращивании атлантического лосося // Изв. ГосНИОРХ. **1976г.** Т. 112. С. 134–139.

Богданова Е. А. Паразиты и инвазионные болезни лососевых и сиговых в рыбоводных хозяйствах // Изв. ГосНИОРХ. **1977.** Т. 120. 161 с.

Богданова Е. А. Обзор ихтиопаразитологических исследований бассейна Онежского озера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. **1987.** № 266. С. 118–127.

Богданова Е. А., Никольская Н. П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Изв. ГосНИОРХ. **1965.** Т. 60. С. 5–110.

Бокучаева Г. Л. Применение витаминов при вертеже форелей // Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб: Тез. докл. Всесоюз. совещ. по инвазион. болезням рыб. М., **1977.** С. 23–24.

Боровицкая М. П. Сравнение паразитофауны промысловых рыб из придунайских лиманов и реки Дуная // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. **1952.** Т. 71, вып. 4. С. 10–26.

Бочарова Т. А. Патогенные паразиты рыб бассейна Васюгана // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, **1973.** С. 230–231.

Бочарова Т. А. Малоизвестные и новые виды миксоспоридий (Myxosporidia Bütschli, 1881) из рыб Васюганья // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томск. ун-те. **1977а.** Т. 8. С. 51–55.

Бочарова Т. А. Паразитофауна рыб водоемов Васюганья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, **1977б.** 27 с.

Бочарова Т. А. Зоогеографический анализ паразитов рыб Васюганья // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, **1979.** С. 133–138.

Бочарова Т. А., Донец З. С. Новые виды миксоспоридий из рыб водоемов Васюганья // Паразитология. **1974.** Т. 8, вып. 1. С. 74–76.

Бочарова Т. А., Титова С. Д. Результаты исследования паразитов рыб Васюганья // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 37–38.

Бочарова Т. А., Головко Г. И., Гундризер А. П., Соусь С. М. Фауна и экология паразитов рыб бассейна озера Малые Чаны // Экология оз. Чаны. Новосибирск, **1986.** С. 147–158.

Брагина Е. В. Паразиты молоди некоторых промысловых рыб Бухтарлинского водохранилища и нерестово-вырастного хозяйства. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, **1972а.** 20 с.

Брагина Е. В. Динамика зараженности паразитами молоди сазана в первые месяцы жизни на основных нерестилищах Бухтарминского водохранилища // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, **1972б.** Вып. 7. С. 156–164.

Брагина Е. В. Изменение паразитофауны плотвы Бухтарминского водохранилища в зависимости от ее возраста // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, **1973.** Вып. 8. С. 179–181.

Брагина Е. В. Паразитические простейшие некоторых промысловых рыб Бухтарминского водохранилища и нерестово-вырастного хозяйства // Экология паразитов водных животных. Алма-Ата, **1975а.** С. 75–85.

Брагина Е. В. Паразиты и болезни рыб Бухтарминского водохранилища и нерестово-вырастиого хозяйства // Проблемы паразитологии: Материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР. Ч. 1, Киев, **1975б.** С. 78–80.

Брагина Е. В., Терехов П. А. Эпизоотическое состояние Азовского бассейна // Болезни рыб и меры борьбы с ними: Материалы 2-й регион. науч.-произв. конф. по паразитам и болезням рыб и меры борьбы с ними в Казахстане и республиках Средней Азии. Алма-Ата, **1977.** С. 38–41.

Бричук П. Ф. Паразитофауна молоди карпа в зимний период // Гельминтологические исследования в Киргизии. Фрунзе, **1971.** С. 60–61.

Бричук П. Ф. Завоз новых видов рыб и их влияние на эпизоотическое состояние прудовых хозяйств Киргизии // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. Ташкент, **1972а.** С. 177–179.

Бричук П. Ф. Паразиты и основные болезни рыб в рыбоводных хозяйствах Киргизской ССР, их профилактика и методы ликвидации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Фрунзе, **1972б.** 19 с.

Бричук П. Ф. Видовой состав паразитов рыб в рыбоводных хозяйствах Киргизской ССР // Фауна гельминтов животных и растений Киргизии. Фрунзе, **1974.** С. 36–43.

Бутабаева М. Патогенные простейшие рыб Дегрезского водохранилища // Вопросы биологии и краевой медицины. Ташкент, **1963.** С. 275–278.

Бутабаева М., Алламуратов Б. Два новых вида миксоспоридий из желчного пузыря самаркандской храмули // Узб. биол. журн. **1965.** № 6. С. 53–55.

Вуторина Т. Е. Динамика паразитофауны разных форм гольцов Salvelinus alpinus L. бассейна Камчатки // Паразитология. **1975.** Т. 9, № 3. С. 237–246.

Вуторина Т. Е. Изучение паразитофауны молоди лососей рода Oncorhynchus в Охотском море // Паразитология. **1976.** Т. 10, № 1. С. 3–8.

Буторина Т. Е. Экологический анализ паразитофауны гольцов (род Salvelinus) рек Камчатки и Охоты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, **1978.** 22 с.

Буторина Т. Е. Экологический анализ паразитофауны гольцов (Salvelinus) реки Камчатки // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток, **1980.** С. 28–39.

Буторина Т. Е., Пугачев О. Н., Хохлов П. П. Некоторые вопросы экологии и зоогеографии гольцов рода Salvelinus Тихоокеанского бассейна // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток, **1980.** С. 65–81.

Буцкая Н. А. Паразитофауна черноморских промысловых рыб предустьевого пространства Дуная // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. **1952.** Т. 71, вып. 4. С. 30–52.

Быховская-Павловская И. Е. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразитофауна рыб малых водоемов – „ламб" // Тр. Бородин. биол. ст. **1936а.** Т. 8, вып. 2. С. 128–138.

Быховская-Павловская И. Е. О влиянии размеров водоема на паразитофауну рыб // Учен. зап. ЛГУ. **1936б.** Сер. биол. № 7, вып. 3. С. 163–166.

Быховская-Павловская И. Е. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня // Паразитол. сб. **1940.** Т. 8. С. 99–130.

Быховская-Павловская И. Е. Паразитофауна окуня и влияние некоторых экологических факторов на ее изменения // Изв. АН СССР. Сер. биол. **1949.** № 3. С. 71–74.

Быховский Б. Е. Паразитологические исследования на Варабинских озерах. 1. Паразитофауна рыб // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1936.** Т. 6. С. 437–482.

* **Быховский Б. Е.** Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л., **1957.** 509 с.

Быховский Б. Е., Быховская И. Е. Паразитофауна рыб Ахтаринских лиманов (Азовское море, дельта р. Кубани) // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1940.** Т. 8. С. 131–161.

* **Быховский Б. Е., Гусев А. В.** Сем. Diclybothriidae (Monogenoidea) и его положение в системе // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1950.** Т. 12. С. 275–299.

* **Вайтекунас П. П.** Великая латеральная прадолина юго-восточной Литвы // Вопросы гидрогеологии и инженерной геологии. Вильнюс, **1967.** Т. II. С. 3–15.

* **Василевская Л. К.** Динамика формирования паразитофауны леща и судака Печенежского водохранилища // Проблемы паразитологии. Киев, **1975.** С. 89–90.

* **Васнецов В. В.** Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М., **1948.**

* **Васнецов В. В.** О закономерностях роста рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., **1953а.** С. 218–226.

* **Васнецов В. В.** Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., **1953б.** С. 207–217.

* **Вернидуб М. Ф.** Критические периоды в развитии яиц и личинок рыб и их практическое значение // Вестн. ЛГУ. **1949.** № 4. С. 69–98.

* **Вернидуб М. Ф., Гузева М. И.** О морфологических этапах в развитии личинок рыб // Докл. АН СССР. **1950.** Т. 71, № 3. С. 585–588.

Виниченко Л. Н., Заика В. Е., Тимофеев В. А., Штейн Г. А., Шульман С. С. Паразитические простейшие рыб бассейна Амура // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1971.** Т. 25. С. 10–41.

Висманис К. О. Паразитофауна рыб озера Буртниеки // Учен. зап. Латв. гос. ун-та. **1961.** № 39. С. 113–127.

Висманис К. О. Паразитарные заболевания карпа в прудовых хозяйствах Латвийской ССР // Тр. молод. ученых ВНИРО. Рига, **1964.** С. 124–128.

Висманис К. О., Мусселиус В. А. К выращиванию белого амура в прудовых хозяйствах

Латвии (ихтиопатологические данные) // Рыбохозяйств. исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, **1971.** № 8. С. 150–155.

Висманис К. О., Глаголева Т. П., Конради-Кондрашов М. А., Семенова Н. В. Некоторые данные о хлоромиксозе балтийского лосося // Искусственное разведение радужной форели и балтийского лосося. Рига, **1978.** С. 103–108.

Висманис К., Петриня З., Эглите Р., Волкова А., Шабле Б. Материалы по паразитофауне некоторых промысловых объектов Рижского залива // Фауна и экология беспозвоночных Латвийской ССР. Рига, **1980.** С. 5–13.

* **Владимиров В. И.** Личиночные критические периоды развития и смертность у рыб // Вопр. ихтиологии. **1964.** Т. 4, вып. 1. С. 104–113.

* **Владимиров В. И.** Критические периоды развития у рыб // Вопр. ихтиологии. М., **1975.** Т. 15, вып. 6 (95). С. 955–975.

* **Владимиров В. И., Семенов К. И.** Критический период в развитии личинок рыб // Докл. АН СССР. **1959.** Т. 123. С. 663–666.

Волкова М. М. Паразитофауна рыб бассейна реки Оби // Учен. зап. ЛГУ. **1941.** Сер. биол. № 74, вып. 18. С. 20–36.

Вольферд В. Ю. Ветеринарно-санитарная экспертиза. Разд. III // Ветеринарно-санитарная экспертиза рыб и рыбных продуктов. М., **1950.**

Вопросы паразитологии Аральского моря. Ташкент, **1976.** 199 с.

Ворона Н. П., Ивасик В. М., Кулаковская О. П., Карпенко И. М. Заболевание рыб и борьба с ними в прудах Прикарпатья // V Всесоюз. совещ. по болезням рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л., **1968.** С. 24–25.

Воронин В. В., Лопухина А. М., Чернышева Н. Б., Юнчис О. Н. Сезонные изменения паразитофауны половозрелого налима оз. Верхнее Врево Ленинградской области // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, **1979.** С. 56–60.

Гаврилица Л. А. Паразитофауна рыб Днестровского лимана // Учен. зап. Кишинев. ун-та. Кишинев, **1962.** Т. 62, вып. 1. С. 137–139.

Гаврилица Л. А. Зараженность паразитами некоторых рыб Днестровского лимана // Тр. 3-й науч. конф. молод. ученых Молдавии. Кишинев, **1964.** Вып. 2. С. 185–186.

Гаврилова Н. Г. О паразитофауне рыб Кайрак-Кумского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, **1966а.** С. 320–322.

Гаврилова Н. Г. Новый вид слизистого споровика из серебряного карася Кайрак-Кумского водохранилища // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата, **1966б.** С. 58–59.

Гаврилова Н. Г. Зоогеографический анализ паразитов рыб Аму-Дарьи в пределах Туркестанской провинции // Паразитология. **1968.** Т. 2, вып. 3. С. 232–236.

Гаврилова Н. Г. Формирование паразитофауны рыб Кайрак-Кумского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1969.** 17 с.

Гаевская А. В. Особенности и происхождение фауны миксоспоридий рыб Северо-Восточной Атлантики // Паразитология. **1984.** Т. 18, № 4. С. 257–262.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Болезни промысловых рыб Атлантического океана. Калининград, **1975.** 124 с.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. О заболевании путассу в северо-восточной Атлантике, вызванном миксоспоридиями Myxobolus aeglefini // Биологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане. Калининград, **1976.** С. 164–167. (Тр. АтлантНИРО; Вып. 65).

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Два новых вида миксоспоридий от капской ставриды из юго-восточной Атлантики // Биология моря. **1979а.** № 3. С. 80–83.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Новые редко встречающиеся виды миксоспоридий рыб Кельтского моря // Вестник зоологии. Киев, **1979.** Т. 13, вып. 2. С. 159–165.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Эколого-географические особенности паразитофауны обыкновенной ставриды Атлантического океана. Севастополь, **1980а.** С. 18–24.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. О причинах сходства и различий в паразитофауне двух подвидов обыкновенной ставриды // Биологические науки. **1980б.** № 6. С. 52–56.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Новые виды гигантских миксоспоридий от батипелагических рыб Атлантики // Зоол. журн. **1980в.** Т. 59, вып. 6. С. 942–944.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Использование паразитологических данных в популяционных исследованиях атлантических ставрид рода Trachurus // IX конф. Украин. паразитол. о-ва. **1980г.** Ч. 1. С. 132–133.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Кудооз промысловых рыб восточно-центральной Атлантики // Рыбное хозяйство. **1981.** № 4. С. 48.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Новый род Neoparvicapsula и положение семейства Parvicapsulidae // Зоол. журн. **1982а.** Т. 61, вып. 5. С. 774–776.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Миксоспоридии рыб Атлантического океана // Рыбное хозяйство. **1982б.** № 5. С. 35.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Особенности фауны миксоспоридий рыб северо-восточной Атлантики // Современные проблемы протозоологии: Материалы к третьему съезду Всесоюз. о-ва протозоологов. Вильнюс, **1982в.** С. 67.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Материалы к фауне миксоспоридий рыб Кельтского моря // Вестн. зоологии. **1984а.** № 5. С. 3–7.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Дополнение к фауне миксоспоридий (Protozoa: Myxosporidia) рыб северо-восточной Атлантики // Гидробиол. журн. **1984б.** Т. 20, № 3. С. 49–53.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Паразитофауна океанической ставриды Trachurus picturatus picturatus и эколого-географические особенности ее формирования // Экология моря. Киев, **1985.** № 20. С. 80–84.

Гаевская А. В., Ковалева А. А. Протозойные заболевания промысловых рыб Атлантического океана // Современные проблемы протозоологии: Тез. докл. и сообщ. IV съезда Всесоюз. о-ва протозоологов. Л., **1987.** С. 193–194.

Гаевская А. В., Родюк Г. Н. Экологическая характеристика паразитофауны южноатлантического макруруса Macrourus carinatus Gunther // Биологические науки. **1988.** № 2. С. 21–25.

Гаевская А. В., Ковалева А. А., Умнова Б. А. Davisia amoena sp. n. (Myxosporidia, Sinuolineidae) — паразит камбаловых рыб северо-западной Атлантики // Паразитология. **1980.** Т. 14, № 3. С. 276–279.

Гаевская А. В., Ковалева А. А., Шульман С. С. Новый род Neoparvicapsula и положение семейства Parvicapsulidae в системе Myxosporidia // Зоол. журн. **1982.** Т. 61, вып. 5. С. 774–777.

(Гаевская А. В., Ковалева А. А., Родюк Г. Н.) Gaevskaya A. V., Kovaliova A. A., Rodjuk G. N. Паразитофауна рыб Фолклендско-Патагонского района (Parasitofauna of the fishes of the Faikland-Patagonian region) // NOAA Techn. Rept. NMFS. **1985.** N 25. P. 25–28.

Газимагомедов А. А. К изучению паразитических простейших рыб Каспийского моря // Сб. науч. работ Дагестан. н.-и. вет. ин-та. Махачкала, **1970а.** Т. 4. С. 291–293.

Газимагомедов А. А. Протофауна кефалевых (сингиля — Mugil auratus и остроноса — Mugil saliens) Каспийского моря // Вопросы морской паразитологии. Киев, **1970б.** С. 11–13.

Газимагомедов А. А. Новые виды слизистых споровиков рыб Каспийского моря // Вопросы физиологии, биохимии, зоологии и паразитологии: Сб. науч. сообщ. Дагестан. ун-та. Махачкала, **1970в.** Вып. 4. С. 72–76.

Газимагомедов А. А. Паразитические простейшие рыб Каспийского моря // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, **1970г.** 16 с.

Гамбурцев Э. В. О влиянии некоторых видов миксоспоридий на мышечную ткань морских рыб // Вопросы морской паразитологии: Материалы 1-го Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням морских животных. Киев, **1970.** С. 15–16.

Гаркави В. Л., Денисов А. И., Звержановский М. И., Лысенко А. А. Метод диагностики миксоспоридий в крови рыб // Профилактика, лечение и диагностика инфекционных болезней рыб: 5-й Всесоюз. симпоз. по инфекц. болезням рыб. М., **1986.** С. 22–23.

* **Гартман М.** Общая биология. М.; Л., **1936.** XIV + 747 с.

* **Гвоздев Е. В.** Паразитофауна рыб Нагорно-Азиатской подобласти: К вопросу о зоогеографическом положении // Изв. АН КазССР. Сер. зоол. **1945.** Вып. 4. С. 38–44.

Гвоздев Е. В. Материалы по паразитофауне рыб озера Маркакуль // Изв. АН КазССР. Сер. паразитол. **1950.** Вып. 8. С. 208–225.

Гвоздев Е. В., Агапова А. И. К формированию современной фауны паразитов рыб Балхаш-Илийского бассейна // Паразиты животных и природная очаговость болезней. Алма-Ата, **1960.** С. 183–191. (Тр. Ин-та зоол. АН КазССР; Т. 12).

Гвоздев Е. В., Агапова А. И., Мартехов П. Ф. Паразиты рыб бассейна реки Или // Изв. АН КазССР. Сер. биол. **1953.** Вып. 8. С. 92–114.

Гевкан И. И., Ивасик В. М., Ворона Н. И. О миксоспоридиозе карпов // 21-я науч. конф. Львовск. зоовет. ин-та: Тез. докл. Львов, **1965.** С. 160–162.

Гецевичюте С. Ю. Паразитофауна рыб залива Куршю Марес: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, **1954.** 16 с.

Гецевичюте С. Ю. Паразитофауна рыб залива Куршю Марес // Lietuv. TSR Mokslu. Akad. Biol. Inst. Darbai. **1958.** T. 3. P. 101–139.

Гецевичюте С. Ю. Материалы по возрастной динамике паразитофауны рыб залива Куршю Марес // Куршю Марес: Итоги комплексных исследований. Рига, **1959.** С. 521–539.

* **Гинецинский А. Г.** Об эволюции функций и функциональной эволюции. М.; Л., **1961.** 216 с.

* **Гинецинский А. Г.** Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.; Л., **1963.** 427 с.

Глухова В. М. Паразитофауна камбаловых рыб Белого моря // Тр. Карело-Финск. фил. АН СССР. Сер. биол. **1956.** № 4. С. 27–49.

Гогебашвили И. В. Новый вид миксоспоридий Chloromyxum varicorchinus Gogebaschwili n. sp. из желчного пузыря храмули // Сообщ. АН ГрузССР. **1962.** Т. 29, № 3. С. 337–338.

Гогебашвили И. В. Паразитические простейшие рыб р. Куры (в пределах Грузии) // Сообщ. АН ГрузССР. **1966а.** Т. 43, № 2. С. 465–472.

Гогебашвили И. В. Паразитические простейшие рыб Тбилисского водохранилища Самгорской оросительной системы // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН ГрузССР. **1966б.** Т. 1. С. 6–39. (На груз. яз.; рез. на рус. яз.).

Гогебашвили И. В. Новый вид слизистого споровика Chloromyxum donecae Gogebaschwili n. sp. рыб Куры // Сообщ. АН ГрузССР. **1969.** Т. 53, № 3. С. 729–730.

Гогебашвили И. В. Паразитические простейшие рыб бассейна реки Куры (в пределах Грузии): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, **1970.** 20 с.

Гогебашвили И. В. Эндопаразитические простейшие рыб Сионского водохранилища // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН ГрузССР. Тбилиси, **1973.** Т. 3. С. 61–75.

Гогебашвили И. В. Паразитические простейшие пресноводных рыб бассейна реки Куры (в пределах Грузии) // Материалы пленума науч. совета по пробл. биол. освоения, реконструкции и охраны животн. мира. Тбилиси, **1979.** С. 150–157.

Гогебашвили И. В., Кандилов Н. М. Экологический анализ протофауны храмули бассейна р. Куры // Сообщ. АН ГрузССР. Тбилиси, **1964.** Т. 34, № 2. С. 439–444.

Големански В., Групчева Г. Едноклетъчните паразити на сладководните риби в България // Природа (НРБ). **1986.** Т. 35, № 6. С. 66–68.

Голикова М. Н. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской обл. // Вестн. ЛГУ. **1960.** Сер. биол. № 9, вып. 2. С. 110–121.

Голицына Н. Б., Иешко Е. П. Миксоспоридии озер системы р. Каменной // Экология паразитических организмов в биоценозах Севера. Петрозаводск, **1982.** С. 99–109.

Головко Г. И. О паразитофауне рыб пойменного озера Манатка (Средняя Обь) // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, **1979.** С. 89–92.

* **Гончаров Г. Д.** Серологическая диагностика как новое доказательство вирусной природы краснухи карпов // Рыбное хозяйство. **1949.** № 4. С. 45.

Горбунова М. Н. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы // Учен. зап. ЛГУ. **1936.** Сер. биол. № 7, вып. 3. С. 5–30.

Гордеев В. А. Особенности паразитофауны восточной скумбрии в открытых водах Юго-Восточной Пацифики // 8-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Астрахань, апр., 1985 г.: Тез. докл. **1985.** С. 34–35.

Горошкин Г. Е., Мусселиус В. А. Сканирующая электронная микроскопия при исследованиях некоторых паразитических простейших рыб // Паразитология. **1977.** Т. 11, вып. 5. С. 399–402.

Грапмане Л. К. Изучение санитарного режима в прудовых хозяйствах Латвийской ССР // 1-я науч. конф. по паразитол. проблемам ЛитССР, ЛатССР, ЭССР и БССР. Минск, **1957.** С. 1–19.

Грапмане Л. К. Болезни рыб, их профилактика и лечение в прудовых хозяйствах Латвийской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, **1962.** 18 с.

* **Грачева М. Н.** Современное состояние и перспективы развития форелевого хозяйства СССР // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1953.** Вып. 2. С. 107–117.

Григорян Д. А. Изменения паразитофауны рыб оз. Севан в разные годы (до и после спуска озера) // Биол. журн. Армении. Ереван, **1980.** Т. 33, № 3. С. 300–306.

Григорян Д. А. Предварительный зоогеографический анализ паразитофауны рыб водоемов Армении // Материалы Второй Закавказ. конф. по паразитологии. Ереван, **1981.** С. 80–82.

Групчева Г. Изследования върху Myxosporidia по рибите от българския участък на р. Дунав // Год. Соф. унив. Биол. фак. Кн. 1. Зоология, физиология и биохимия на животните. София, **1968.** Т. 60. С. 147–164.

Групчева Г. И. Нови видове Myxosporidia за ихтиопаразитофауната на България // Год. Соф. унив. Виол. фак. Кн. 1. Зоология, физиология и биохимия на животните. София, **1969.** Т. 62. С. 71–79.

Групчева Г. И. Едноклетъчни паразити на дъговата постърва (Salmo gairdneri richardson) от някои рибовъдни стопанства в България // Acta Zool. Bulg. **1975.** Т. 2. С. 70–82.

Групчева Г. И., Гелемански В. Г. Едноклетъчни паразити по рибите от Югозападна България // Фауна Юго-зап. Бълг. Ч. 1. София, **1986.** С. 130–134.

(Групчева Г., Дыкова И., Лом Й.) Grupcheva G., Dykova I., Lom J. Seasonal fluctuation in the prevalence of Sphaerospora renicola and myxosporean bloodstream stages in carp fingerlings in Bulgaria // Folia parasitol. **1985.** Vol. 32, N 3. P. 193–203.

Грюнер С. А. О болезнях рыб в Якутской области и о предполагаемых источниках заразы проказою людей // Вестн. общ. гигиены и практич. медицины. **1911.** С. 202–208.

Грюнер С. А. Саранная рыба на Камчатке и проказа людей // Мед. вестн. **1920.**

Грюнер С. А. Миксоспоридиоз рыб // Вет. труженик. **1928а.** № 7–8. С. 6–10.

Грюнер С. А. Добавление к статье „Миксоспоридиоз рыб" // Вестн. труженик. **1928б.** № 9–10. С. 33.

Гундризер А. Н. О паразитофауне рыб Западно-Монгольской ихтиологической провинции (в пределах Тувинской АССР) // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, **1976.** С. 69–79.

Гуркина Р. М. Анализ паразитофауны локальных стад плотвы озера Верхнее Врево // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., **1975.** С. 65–68. (Сб. ГосНИОРХ; № 14).

* **Гусев А. В.** Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. **1955.** Т. 19. С. 171–398.

* **Гусев А. В.** Моногенеи пресноводных рыб Индии и анализ мировой фауны группы // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., **1973.** 31 с.

* **Гусев А. В.** Monogenoidea пресноводных рыб: Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Л., **1978.** Т. 28. С. 96–198.

* **Гусев А. В., Стрелков Ю. А.** Ancylodiscoides (Monogenoidea) дальневосточных сомов (Silurus и Parasilurus): Анализ морфологии и эволюции группы // Тр. ЗИН АН СССР. **1960.** Т. 28. С. 197–255.

Давыдов О. Н., Серегина Л. Я., Комарова Т. И. и др. Видовой состав паразитов рыб в садках водоема-охладителя Киевской ТЭЦ 5 // Освоение теплых вод энергетических объектов для интенсивного рыбоводства. Киев, **1981.** С. 403–409.

Давыдов О. Н., Пьянов В. М., Гуньковский С. А., Нур Эльдин Саид. Влияние подогретых вод на паразитофауну Корчеватского залива р. Днепр. Сообщ. II. Паразиты „диких" рыб // Проблемы общей и молекулярной биологии. Киев, **1988.** № 7. С. 51–57.

Данияров М. Р. Новый вид рода Chloromyxum (Myxosporidia) из рыб бассейна реки Кафирниган (ТаджССР) // Докл. АН ТаджССР. **1974а.** Т. 17, № 11. С. 75–76.

Данияров М. Р. К паразитофауне амударьинской форели Salmo trutta oxianus бассейна реки Кафирниган // Изв. биол. наук АН ТаджССР. **1974б.** Вып. 2. С. 70–72.

Данияров М. Р. Новые виды рода Myxobolus (Myxosporidia, Bivalvulea) из рыб бассейна реки Кафирниган и родника „Чилу-Чор Чашма" (ТаджССР) // Докл. АН ТаджССР. **1975а.** Т. 18, № 1. С. 67–68.

Данияров М. Р. Паразитофауна рыб родника „Чилу-Чор Чашма" (ТаджССР) с постоянной и высокой температурой воды // Паразитология. **1975б.** Т. 9, вып. 4. С. 312–314.

Данияров М. Р. Сравнительно-экологический анализ паразитофауны самаркандской храмули р. Кафирниган и родника „Чилу-Чор Чашма" // Биологические основы рыбного хозяйства Средней Азии и Казахстана. Душанбе, **1976а.** С. 272–275.

Данияров М. Р. Миксоспоридии рыб бассейна р. Кафирниган // Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. Ч. 1, Киев, **1976б.** С. 41–43.

* **Дарлингтон Ф.** Зоогеография. М., **1966.** 520 с.

Дворядкин В. А., Демшин Н. И., Ермоленко А. В., Беспрозванных В. В. Паразитофауна сазана и карпа и пути ее формирования в рыбхозе „Ханкайский" // Паразиты животных и растений. Владивосток, **1984.** С. 51–62.

* **Дементьева М. А.** Анатомо-гистологические особенности пищеварительного тракта радужной форели на ранних этапах онтогенеза // Изв. ГосНИОРХ. Л., **1976.** Т. 1. С. 76–86.

* **Дементьева Т. Ф.** Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М., **1976.** 240 с.

* **Деметрашвили М. Г.** К биологии типичной храмули Varicorhinus capoeta typica (Jüld) // Сообщ. АН ГрузССР. **1950.** Т. 11, № 7. С. 435–451.

* **Деметрашвили М. Г.** Материалы к изучению ихтиофауны Тбилисского водохранилища // Тр. Ин-та зоол. АН ГрузССР. **1963.** Т. 19. С. 79–93.

Демченко І. Ф., Кулаківська О. П. Паразитофауна щуки в ставках // Підвищення продуктивности рибних ставків. Львів, **1962.** С. 102–107.

Джалилов У. Д. Слизистые споровики (Myxosporidia Bütschli, 1881) рыб реки Вахш и пойменных озер // Тез. докл. конф. молод. ученых. Душанбе, **1964.** С. 74–75.

Джалилов У. Д. Паразитофауна рыб р. Вахш и пойменных озер // Симпоз. по паразитам и болезням рыб в водохранилищах: Тез. докл. М.; Л., **1965.** С. 10–11.

Джалилов У. Д. Паразитофауна рыб р. Вахш и пойменных озер: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1966.** 20 с.

Джалилов У. Д. Паразитофауна рыб Муминабадского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. Ташкент; Фергана, **1972а.** С. 186–187.

Джалилов У. Д. Паразиты рыб водоемов Таджикистана (состояние и перспективы изучения) // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии животных. Ташкент, **1972б.** Вып. 6, ч. 2. С. 12–21.

(Джалилов У. Д.) Djalilov U. D. Parasitefauna of feshes in the basins of Pamir // YCOPA IV. Short communications. Sect. C., Warszawa, **1978.** P. 188–189.

Джалилов У. Д. Паразиты и болезни прудовых рыб Таджикистана // IX конф. Украин. паразитол. о-ва. Ч. 2. Киев, **1980.** С. 18–20.

Джалилов У. Д. Особенности паразитофауны рыб горных рек (на примере рек Памира) // Болезни и паразиты в тепловодном рыбном хозяйстве. Душанбе, **1987.** № 5. С. 152–156.

Джалилов У. Д., Ашурова М. Новые виды миксоспоридий из рыб бассейна реки Пяндж // Докл. АН ТаджССР. **1971.** Т. 14, № 8. С. 70–71.

* **Джалилов У. Д., Гаврилова Н. Г.** Зоогеографический анализ паразитов рыб Туркестанской

провинции Средиземноморской подобласти // Зоол. журн. **1967.** Т. 46, вып. 2. С. 274–276.

Джалилов У. Д., Данияров М. Р. Новый вид рода Myxobolus (Myxosporidia) из рыб бассейна реки Кафирниган и родника „Чилу-Чор Чашма" // Докл. АН ТаджССР. **1975.** Т. 18, № 2. С. 57–58.

* **Джалилов У. Д., Пугачев О. Н.** Зоогеографический анализ паразитофауны рыб Нагорно-Азиатской подобласти // Паразитология. **1985.** Т. 19, вып. 6. С. 417–423.

Диарова Г. С. Новые виды семейства Myxobolidae Thélohan, 1892 (Myxosporidia) // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата, **1966.** С. 79–80.

Диарова Г. С. Паразиты и болезни карпа и эпизоотическое состояние прудовых хозяйств южной зоны Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, **1967.** 25 с.

Диарова Г. С. Заболевания рыб в прудовых хозяйствах Казахстана // Проблемы паразитологии. Т. 2. Киев, **1969.** С. 225–226.

Диарова Г. С. Паразиты и болезни рыб в Уральском прудовом хозяйстве // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, **1972.** Вып. 7. С. 172–175.

Диарова Г. С. Паразиты молоди рыб дальневосточного комплекса в прудовых хозяйствах юга Казахстана // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, **1973.** Вып. 8. С. 184–187.

Диарова Г. С. Роль сорных диких рыб в распространении некоторых заболеваний прудовых рыб в Казахстане // Экология паразитов животных. Алма-Ата, **1975.** С. 56–62.

Диарова Г. С., Дзевицкая Н. Я. Миксоспоридии прудовых рыб // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата, **1980.** С. 45–60.

Доброхотова О. В. Паразитофауна сазана оз. Зайсан-нор // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. **1953а.** Т. 1. С. 170–175.

Доброхотова О. В. Паразиты рыб оз. Зайсан в связи с реконструкцией его ихтиофауны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, **1953б.** 17 с.

Доброхотова О. В. Паразиты рыб озера Зайсан // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. **1960.** Т. 14. С. 109–123.

* **Догель В. А.** Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев // Сб. в честь проф. Н. М. Книповича, 1885–1925. М., **1927.** С. 17–43.

* **(Догель В. А.) Dogiel V. A.** Polymerisation als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoa // Biol. Zentrbl. **1929.** Bd 49, H. 8. S. 451–469.

Догель В. А. Паразитарные заболевания рыб. М., **1932а.** 151 с.

Догель В. А. Борьба с болезнями рыб в прудовом хозяйстве. М., **1932б.** 58 с.

Догель В. А. Пресноводные Myxosporidia СССР. **1932в.** 70 с. (Определители организмов пресных вод СССР; Вып. 4).

* **Догель В. А.** Проблемы исследования паразитофауны рыб. I. Фаунистические исследования // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. Л., **1933.** Т. 62. С. 247–268.

* **Догель В. А.** Происхождение многоклеточности // Природа. **1935.** № 2. С. 19–26.

* **Догель В. А.** Олигомеризация гомологичных органов как один из процессов эволюции животных организмов // Арх. анат., гистол. и эмбриол. **1936а.** Т. 15, № 3. С. 101–114.

Догель В. А. Паразиты трески из озера Могильного // Учен. зап. ЛГУ. **1936б.** Сер. биол. наук. № 7, вып. 3. С. 123–133.

* **Догель В. А.** Некоторые итоги работ в области паразитологии // Зоол. журн. М., **1938.** Т. 17, вып. 5. С. 889–904.

Догель В. А. Очаговые заболевания у рыб // Зоол. журн. **1940.** Т. 19, вып. 2. С. 203–210.

* **Догель В. А.** Курс общей паразитологии. Л., **1941.** 287 с.

Догель В. А. Влияние прерывистого распространения хозяина на его паразитофауну: Сравнение паразитофауны казахстанского и дальневосточного сазанов // Изв. АН КазССР. Сер. зоол. Сб. статей по паразитологии. **1945.** Вып. 4. С. 5–8.

* **Догель В. А.** Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и эколого-паразитологических данных // Зоол. журн. **1946.** Т. 25, вып. 5. С. 395–402.

Догель В. А. Общая характеристика паразитофауны рыб Сев. Карелии // Рыб. хоз-во Карело-Финской ССР. **1947а.** № 6. С. 280–288.

* **Догель В. А.** Явление полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение // Изв. АН СССР. Сер. биол. **1947б.** № 4. С. 471–486.

* **Догель В. А.** Курс общей паразитологии. 2-е изд. Л., **1947в.** 372 с.

* **Догель В. А.** Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоол. журн. **1947г.** Т. 26, вып. 6. С. 481–492.

* **Догель В. А.** Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете // Вестн. ЛГУ. **1948а.** № 3. С. 31–39.

Догель В. А. Паразитические простейшие рыб залива Петра Великого // Изв. ВНИОРХ. **1948б.** Т. 27. С. 17–66.

Догель В. А. Явление „сопряженных видов" у паразитов и эволюционное значение этого явления // Изв. АН КазССР. Сер. паразитол. **1949.** № 7. С. 3–15.

Догель В. А. Общая протистология. М., **1951.** 604 с.

* **Догель В. А.** Процесс олигомеризации и полимеризации числа органов во время эволюции животных // Учен. зап. ЛГУ. **1952.** Сер. биол. наук. № 141, вып. 28. С. 3–44.

* **Догель В. А.** Олигомеризация гомологичных органов. Л., **1954.** 366 с.

Догель В. А. Значение болезней рыб в воспроизводстве рыбных запасов // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР: Совещ. по рыбоводству. **1957.** Вып. 7. С. 117–123.

Догель В. А. Паразитофауна и окружающая среда: Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., **1958.** С. 9–54.

* **Догель В. А.** Общая паразитология. Л., **1962.** 463 с.

* **Догель В. А., Ахмеров А. Х.** Паразитофауна рыб Амура и ее зоогеографическое значение // Тр. юбил. науч. сес. ЛГУ. Секц. биол. наук. **1946.** С. 171–178.

Догель В. А., Бауер О. Н. Борьба с паразитарными заболеваниями рыб в прудовом хозяйстве. Л., **1955.** 88 с. (Науч.-поп. сер. „В помощь сельскому хозяйству").

Догель В. А., Боголепова И. И. Паразиты рыб озера Байкал // Тр. Байкал. лимнол. ст. **1957.** Т. 15. С. 427–464.

Догель В. А., Быховский Б. Е. Фауна паразитов рыб Аральского моря // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1934.** Т. 4. С. 241–346.

Догель В. А., Быховский Б. Е. Паразиты рыб Каспийского моря. М.; Л., **1939** (1938). 149 с. (Тр. по комплексн. изучению Каспийского моря; Вып. 7).

* **Догель В. А., Гвоздев Е. В.** О желательности упразднения особой Нагорно-Азиатской подобласти в зоогеографии рыб // Изв. АН КазССР. Сер. зоол. Сб. статей по паразитологии. **1945.** Вып. 4. С. 49–52.

(Догель В. А., Петрушевский Г. К.) Dogiel V., Petruschevsky G. Die Wirkung des Aufenthaltsortes auf die Parasitenfauna des Lachses während seiner verschiedenen Lebensperioden // Arch. Hydrobiol. **1933а.** Bd 26. S. 659–673.

Догель В. А., Петрушевский Г. К. Паразитофауна рыб Невской губы // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. **1933б.** Т. 62, № 3. С. 366–434.

Догель В. А., Петрушевский Г. К. Опыт экологичекого исследования паразитофауны беломорской семги // Вопросы экологии и биоценологии. Л., **1935.** Т. 2. С. 137–169.

Догель В. А., Петрушевский Г. К. Некоторые итоги и очередные задачи изучения заболеваний рыб в Прибалтийских советских республиках // Тр. АН ЛитССР. Сер. Б. **1955.** № 2. С. 131–139.

Догель В. А., Розова А. Паразитофауна четырехрогого бычка (Myoxocephalus fuadricornis) в различных районах его распространения. (К вопросу о паразитофауне реликтовых животных) // Учен. зап. ЛГУ. **1941.** Сер. биол. наук. № 74, вып. 18. С. 4–19.

Догель В. А., Смирнова К. В., Розначенко А. К. Паразиты промысловых рыб озера Зайсан // Изв. АН КазССР. Сер. зоол. **1945.** № 4. С. 31–37.

Догель В. А., Боголепова И. И., Смирнова К. В. Паразитофауна рыб озера Байкал и ее зоогеографическое значение // Вестн. ЛГУ. **1949.** Вып. 7. С. 19–34.

Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Общая протозоология. М.; Л., **1962.** 592 с.

(Донец З. С.) Донець З. С. Слизисті споровикі (Myxosporidia) риб Нижнего Дніпра // Студ. науков. праці Київського ун-ту. **1953.** № 13. С. 85–90.

(Донец З. С.) Донець З. С. Слизисті споровикі риб прісноводних водойм УРСР // Наук. щорічник Київ. ун-ту за 1956 р. Київ, **1956.** С. 442.

Донец З. С. Слизистые споровики пресноводных рыб УССР // Материалы к совещ. по вопр. зоогеографии суши: Тез. докл. Львов, **1957.** С. 37–39.

(Донец З. С.) Донець З. С. Нові види слизистіх споровиків (Myxosporidia) риб Дніпра // Допов. АН УРСР. **1962а.** № 5. С. 676–679.

Донец З. С. Материалы к изучению фауны слизистых споровиков рыб среднего течения Днепра // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. **1962б.** № 3. С. 3–16.

Донец З. С. Некоторые особенности распространения миксоспоридий в пресноводных водоемах УССР // Проблемы паразитологии. IV науч. конф. паразитологов УССР. Киев, **1963.** С. 441–444.

Донец З. С. Слизистые споровики (Myxosporidia) пресноводных рыб УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1964.** 17 с.

Донец З. С. Зоогеографическая характеристика слизистых споровиков (Myxosporidia) пресноводных рыб УССР // Паразитология. **1967.** Т. 1, вып. 3. С. 185–190.

Донец З. С. Распространение миксоспоридий в водоемах УССР в зависимости от образа жизни хозяев – рыб и строения спор // Успехи паразитологии. III Междунар. конгр. протозоологов: Тез. докл. Л., **1969.** С. 242–243.

Донец З. С. Основные направления в изучении миксоспоридий (Cnidosporidia, Myxosporidia) водоемов Советского Союза // Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. М., **1972.** С. 21–29.

Донец З. С. Миксоспоридии южных морей СССР // II Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням морских животных: Тез. докл. Калининград, **1976.** С. 20–22.

Донец З. С. Эволюция миксоспоридий // Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. Л., **1979а.** С. 28–41. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 87).

Донец З. С. Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР // Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. Л., **1979б.** С. 65–90. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 87).

Донец З. С. Экологические аспекты эволюции и филогении миксоспоридий // IX конф. Украин. паразитол. о-ва: Тез. докл. Ч. 2. Киев, **1980.** С. 29–30.

Донец З. С. Формирование фауны миксоспоридий южных морей СССР // Эволюция и филогения одноклеточных животных. **1981.** С. 74–79. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 107).

Донец З. С. Миксоспоридии бассейнов южных рек СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., **1982.** 28 с.

Донец З. С., Подлипаев С. А. Роль йодофильной вакуоли в экологии пресноводных миксоспоридий // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб. М., **1974.** С. 77–81.

Донец З. С., Подлипаев С. А. К вопросу об использовании йодофильной вакуоли в систематике миксоспоридий // Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. Ч. 1. Киев, **1976.** С. 45–46.

Донец З. С., Соломатова В. П. К вопросу о строении и функции полярных капсул миксоспоридий // Экологическая и экспериментальная паразитология. Л., **1979.** Вып. 2. С. 166–172.

Донец З. С., Шульман С. С. О методах исследования Myxosporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. **1973.** Т. 7, вып. 2. С. 191–193.

Донец З. С., Соломатова В. П., Логашкина Н. А. Некоторые физиологические особенности спор миксоспоридий // Материалы IV науч. конф. зоологов педагог. ин-тов. Горький, **1970.** С. 81–82.

Донец З. С., Вартанян Л. К., Мкртчян З. А. Новый вид миксоспоридий (Myxosporidia, Cnidosporidia) из мышц форели // Биол. журн. Армении. **1973.** Т. 26, № 3. С. 84–85.

(Донец З. С., Подлипаев С. А., Шульман С. С.) Donec Z. S., Podlipaev S. A., Schulman S. S. Iodinophilous vacuole and Ecology of Freshwater Myxosporidia // Acta protozool. **1978.** Vol. 17, N 1. P. 125–132.

Донец З. С., Колесникова И. Я., Нестерова О. Е. К зоогеографическому анализу паразитофауны рыб Белого озера // Биоценология рек и озер Волжского бассейна. Ярославль, **1985.** С. 98–104.

Донцов Ю. С., Косарева Н. А. Паразитофауна частиковых рыб водоемов Волгоградской области // Паразитические животные Волгоградской области. Волгоград, **1969.** С. 221–305. (Сб. Волгогр. пед. ин-та).

Донцов Ю. С., Марков Г. С. Изменение в паразитоценозе леща после зарегулирования Дона // IX конф. Украин. паразитол. о-ва: Тез. докл. Ч. 2. Киев, **1980.** С. 30–32.

Доровских Г. Н. Видовой состав паразитов рыб Средней Вычегды. Сыктывкар, **1986.** 20 с.

Доровских Г. Н. Паразиты рыб, обитающих в водоемах окрестностей биостанции // Список видов беспозвоночных животных биостанции СГУ и ее окрестностей. (Метод. указания к учебной практике по зоологии студентов-биологов I курса). Сыктывкар, **1987а.** С. 18–24.

Доровских Г. Н. Круглоротые и рыбы в водоемах биостанции и ее окрестностях // Список видов позвоночных животных биостанции СГУ и ее окрестностей. (Метод. указания к учебной практике по зоологии студентов-биологов II курса). Сыктывкар, **1987б.** С. 4–6.

Доровских Г. Н. Распределение паразитов на жабрах красноперки // Паразитология. **1988а.** Т. 22, вып. 1. С. 76–83.

Доровских Г. Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1988б.** 25 с.

Доровских Г. Н., Митрохина С. Н. Распределение некоторых видов паразитов на жабрах ерша // Паразитология. **1987.** Т. 21, вып. 1. С. 64–68.

Доровских Г. Н., Ошибов В. Л. Паразитофауна красноперки в среднем течении реки Вычегды // Животные – компоненты экосистем Европейского Севера и Урала. Сыктывкар, **1984.** С. 16–21.

Доронин Ю. А. К вопросу о применении фитонцидов чеснока при лечении миксоспоридиоза карповых рыб // Бюл. о-ва естествоиспыт. Воронеж. ун-та. **1959.** № 11. С. 53–54.

Дубина В. Р., Исаков Л. С. Новые виды миксоспоридий из желчного пузыря глубоководных рыб // Паразитология. **1976.** Т. 10, вып. 6. С. 556–560.

Дубинин В. Б. Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни // Учен. зап. ЛГУ. **1936.** Сер. биол. наук. № 7, вып. 3. С. 31–48.

Дубинин В. Б. Влияние осолонения реки Малый Узень на паразитофауну населяющих ее рыб // Зоол. журн. **1948.** Т. 27, вып. 4. С. 335–341.

*** Дубинин В. Б.** О специфичности перьевых клещей в связи с эволюцией их хозяев // Усп. соврем. биологии. **1950.** Т. 29, вып. 3. С. 442–457.

*** Дубинин В. В.** Перьевые клещи. Ч. 1. Введение в их изучение. М.; Л., **1951.** 364 с. (Фауна СССР. Паукообразные; Т. 6, вып. 5).

Дубинина М. Н. Влияние на паразитофауну рыб их зимовки в зимовальных ямах дельты Волги // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1949.** Т. 11. С. 104–125.

*** Дубинина М. Н.** Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1953.** Т. 15. С. 234–251.

Евдокимова Е. Б. Паразитофауна костистых рыб Патогонского шельфа // Вопросы морской паразитологии. Киев, **1970.** С. 24–27.

Евдокимова Е. Б. Новый вид миксоспоридий Auerbachia sphaerica sp. n. и систематическое положение рода Auerbachia Meglitsch, 1968 // Паразитология. **1973а.** Т. 7, вып. 1. С. 91–92.

Евдокимова Е. Б. Паразитофауна промысловых костистых рыб Патогонского шельфа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, **1973б.** 18 с.

Евдокимова Е. Б. Некоторые вопросы экологии и происхождения миксоспоридий морских костистых рыб // Проблемы паразитологии: Материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР. Ч. 1. Киев, **1975.** С. 171–173.

Евдокимова Е. Б. Миксоспоридии костистых рыб Патогонского шельфа (Атлантическое побережье Аргентины) // Паразитология. **1977.** Т. 11, вып. 2. С. 166–168.

Евдокимова Е. Б., Евланов И. А. Миксоспоридии рыб Нестеровской группы озер (Калининградская область) // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 34–36.

Евдокимова Е. Б., Евланов И. А., Куренный С. А. Миксоспоридии рыб Виштынецкой группы озер // Биология и физиология рыб и водных беспозвоночных. Калининград, **1979.** С. 3–11. (Тр. Калининград. тех. ин-та рыб. промышленности и хоз-ва; Вып. 83).

Евланов И. А. Новые виды миксоспоридий из рыб Калининградской области // Паразитология. **1981.** Т. 15, вып. 2. С. 168–170.

Евланов И. А. Паразитофауна рыб водоемов Калининградской области и ее значение при их рыбохозяйственном использовании: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1982.** 22 с.

Екимова И. В. Материалы по паразитофауне рыб р. Печоры // Вопр. ихтиологии. **1962.** Т. 2, вып. 3. С. 542–548.

Екимова И. В. Итоги паразитологического исследования рыб р. Печоры // VIII сес. учен. совета по проблеме „Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера". Петрозаводск, **1969.** С. 185–187.

Екимова И. В. Паразитофауна рыб реки Печоры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1971.** 20 с.

Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, **1976.** С. 50–68.

Ермоленко А. В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1989а.** 25 с.

Ермоленко А. В. Новые виды миксоспоридий пресноводных рыб водоемов континентальной части бассейна Японского моря // Паразитологические исследования. Владивосток, **1989б.** С. 150–153.

Ермоленко А. В., Буторина Т. Е. Паразитофауна симы Приморского края // Паразитология. **1988.** Т. 22, № 4. С. 278–285.

Живаго П. Современное состояние вопроса о половом процессе у микро- и миксоспоридий // Биол. журн. **1911.** № 2. С. 17–37.

*** Жинью М.** Стратиграфическая геология. М., **1952.** 630 с.

Жуков Е. В. Паразитофауна рыб Чукотки. III. Простейшие (Protozoa) морских и пресноводных рыб: Общие выводы // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1962.** Т. 22. С. 224–263.

Заварзин А. А. Об изменениях мышечного волокна соматической мускулатуры бычка (Cottus cottus) под влиянием внутреннего паразита // Арх. анат. **1938.** Т. 19, вып. 3. С. 333–341.

*** Заварзин А. А.** О происхождении многоклеточности // Тр. Томск. ун-та. **1946.** № 97. Сер. биол. С. 73–102.

Заика В. Е. Дополнение к списку миксоспоридий рыб Байкала // Конф. молод. науч. сотр., посвящ. памяти Т. Ю. Верещагина: Тез. докл. Иркутск, **1961а.** С. 12–13.

Заика В. Е. К вопросу об эндемизме паразитов рыб озера Байкал // Докл. АН СССР. **1961б.** Т. 141, № 1. С. 236–239.

Заика В. Е. Паразиты рыб озера Байкал и реки Селенги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. **1964.** 21 с.

Заика В. Е. Паразитофауна рыб озера Вайкал. Л., **1965.** 104 с.

Заика В. Е. К фауне простейших – паразитов рыб Черного моря // Гельминтофауна животных южных морей. Киев, **1966.** С. 13–31.

Заика В. Е. Паразитические простейшие рыб Черного моря // Биология моря. Киев, **1968.** Вып. 14. С. 41–46.

Захваткин В. А. Материалы по фауне паразитов рыб р. Камы // Учен. зап. Перм. ун-та. **1935.** Т. 1, вып. 1. С. 83–104.

Захваткин В. А. Паразитофауна рыб реки Камы // Учен. зап. Перм. ун-та. **1936.** Т. 2, вып. 3. С. 175–200.

Захваткин В. А. Паразитофауна рыб оз. Зайсана и реки Черного Иртыша // Учен. зап. Перм. ун-та. **1938.** Т. 3, вып. 2. С. 193–245.

Захваткин В. А. Паразиты рыб горной речки Узян (приток Белой) // Учен. зап. Перм. ун-та. **1946.** Т. 4, вып. 2. С. 71–77.

Захваткин В. А. Паразиты риб водойм Закарпатськоі області // Наук. зап. Львів наук. природозн. музею АН УРСР. **1951.** Т. 1. С. 119–149.

Захваткин В. А. К паразитофауне рыб озер Заболотьевского района (Тур, Домашнее и Песочное) Волынской области // Докл. и сообщ. Львовск. ун-та. **1955.** Вып. 5, ч. 2. С. 15–17.

Захваткин В. А., Ажеганова Н. С. Паразиты рыб озер Ильменского заповедника на Урале // Учен. зап. Перм. ун-та. **1940.** Т. 4, вып. 1. С. 3–31.

Захваткин В. О., Кулаківська О. П. Паразити риб верхівья Дністра // Наук. зап. Львів. наук. природозн. музею АН УРСР. **1951.** Т. 1. С. 150–155.

* **Зенкевич Л. А.** Фауна и биологическая продуктивность моря. М., **1947.** 588 с. (Моря СССР; Т. 2).

Золотницкий Н. В. Паразитарные болезни рыб // Естествознание и география. **1898.** № 9. С. 8.

Зубченко А. В. К вопросу о существовании единой популяции тупорылого макруруса (Coryphaenoides rupestris Gunner) в северо-западной Атлантике в свете паразитологических данных // II Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням рыб морских животных: Тез. докл. Калининград, **1976.** С. 29–30.

Зубченко А. В. Myxidium profundum Zubtschenko, 1981 (Myxosporidia; Myxidiidae) – новое название для M. noblei Zubtschenko, 1980 // Паразитология. **1981а.** Т. 15, № 4. С. 368.

Зубченко А. В. Использование паразитических данных для изучения локальных группировок тупорылого макруруса (Coryphaenoides rupestris Gunner) // Симпоз. по паразитологии и патологии морских организмов: Тез. докл. Л., **1981б.** С. 25–33.

Зубченко А. В. Экологические особенности паразитофауны некоторых рыб семейства Alepocephalidae // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, **1984.** С. 77–81.

(Зубченко А. В.) Zubchenko A. V. Использование паразитологических данных при изучении локальных группировок длиннорылого макруруса / Use of parasitological data in studies of the local groupings of rock grenadier, Coryphaenoides rupestris Gunner // NOAA Techn. Rept. NMFS. **1985.** N 25. P. 19–23.

Зубченко А. В. К вопросу о вертикальной зональности паразитофауны рыб открытой части Северной Атлантики // X конф. Украин. о-ва паразитологов (Одесса, 1986): Материалы конф. В 2 ч. Ч. 1. Киев, **1986.** С. 230–231.

Зубченко А. В., Красин В. К. Миксоспоридии рода Myxidium у некоторых макрурид из Северной Атлантики и Тихого океана // Паразитология. **1980.** Т. 14, вып. 2. С. 168–176.

Ибрагимов Ш. Р. Простейшие рыб реки Ленкаранчай // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук. **1976.** № 2. С. 79–81.

Ибрагимов Ш. Р. Новый вид миксоспоридий рода Myxobolus (Protozoa, Myxosporidia) из усача реки Ленкоранчай (АзССР) // Паразитология. **1977.** Т. 11, вып. 6. С. 537–538.

Ибрагимов Ш. Р. Паразитические простейшие рыб малого Кызылагачского залива Каспийского моря // Докл. АН АзССР. **1987а.** № 12. С. 64–67.

Ибрагимов Ш. Р. Происхождение протистофауны рыб Каспийского моря // Современные проблемы протозоологии: Тез. докл. и сообщ. IV съезда Всесоюз. о-ва протозоологов. Л., **1987б.** С. 204.

Ибрагимов Ш. Р. Новый вид миксоспоридий из желчного пузыря каспийской иглы-рыбы // Паразитология. **1988.** № 3. С. 246–247.

Иванов А. П., Косырева Р. Я., Нечаева Н. Л. Опыт по оздоровлению лососевых рыбоводных заводов южных морей СССР // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л., **1968.** С. 38.

Ивасик В. М. Паразиты карпа в рыбхозах западных областей УССР и болезни, ими вызываемые // Тр. НИИ пруд., озер. и реч. рыб. хоз-ва УССР. **1953.** № 5. С. 85–122.

(Ивасик В. М.) Івасик В. М. Паразити та паразитарні захворювання коропа у ставкових господарств західних областей УРСР // Праці Ин-та агробіол. АН УРСР. **1954а.** Т. 5. С. 57–68.

(Ивасик В. М.) Івасик В. М. Досвід оздоровлення рибних господарств // Праці Ин-та агробіол. АН УРСР. **1954б.** № 5. С. 69–81.

Ивасик В. М. Болезни и паразиты рыб и меры борьбы с ними в прудовых хозяйствах зап. обл. УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1955.** 18 с.

Ивасик В. М. Паразитофауна карпа в зимний период // Проблемы паразитологии. Киев, **1956а.** С. 276–277. (Тр. II науч. конф. паразитологов УССР).

Ивасик В. М. Роль добавочных и сорных рыб в распространении паразитов карпа в прудовых хозяйствах // Проблемы паразитологии. Киев, **1956б.** С. 278–279. (Тр. II науч. конф. паразитологов УССР).

Ивасик В. М. Паразитофауна карпа в зимний период // Зоол. журн. **1957.** Т. 36, вып. 10. С. 1571–1573.

Ивасик В. М. Особенности паразитофауны рыб прудовых хозяйств Прикарпатья // Конф. по вывченю флоры і фауны Карпат та прилеглих територ: Тез. допов. Киів, **1960а.** С. 270–273.

Ивасик В. М. Значение добавочных и сорных рыб в распространении паразитов в карповых прудовых хозяйствах // Зоол. журн. **1960б.** Т. 39, вып. 2. С. 299–301.

(Ивасик В. М.) Івасик В. Хвороби риб. Львів, **1963а.** 68 с.

Ивасик В. М. К вопросу о паразитофауне карповых рыб верхнего течения реки Тиссы (Закарпатье) // Acta vet. Acad. sci. hung. **1963б.** Т. 13, № 4. P. 363.

Ивасик В. М. О паразитоценозах жаберного аппарата молоди амурского сазана, карпа и их гибридов // Реф. докл. 5-го Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных. Л., **1968.** С. 42–43.

Ивасик В. М., Карпенко И. М. Паразитофауна амурского сазана при его акклиматизации в рыбных хозяйствах западных областей Украины // Проблемы паразитологии. Киев, **1967.** С. 461–462.

Ивасик В. М., Кулаковская О. П. Паразитофауна рыб озер Нобель, Островское, Дубновское, Ивань Крымого, Перекальская группа, Черное Большое // Тр. НИИ рыб. хоз-ва Украин. Акад. с.-х. наук, **1958.** Т. 2. С. 175–185.

(Ивасик В. М., Кулаковская О. П.) Івасик В. М., Кулаківська О. П. Епізоотичний стан ставків рибних господарств західних областей УРСР // Підвищення продуктивности рибних ставків Укр. наук.-дослід. ін-ту риб. господарства. Львів, **1962.** С. 31–43.

Ивасик В. М., Малевицкая М. А. О заболевании карпов в рыбхозе „Комарно" // IV Всесоюз. совещ. по болезням рыб: Тез. докл. М., **1963.** С. 38–39.

Ивасик В. М., Сутягин В. С. О паразитофауне форели и карпа в прудах Закарпатья // Гидробиол. журн. **1966.** Т. 2, № 4. С. 59–62.

Ивасик В. М., Холод А. П. Опыт оздоровления прудов Украинского Полесья // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 89–99.

Ивасик В. М., Свирепо Б. Т., Карпенко И. М. Миксоболиоз сазано-карповых гибридов // Рыбное хозяйство. **1966а.** № 12. С. 28–29.

(Ивасик В. М., Свирепо Б. Г., Карпенко И. М., Стасина Я. М.) Івасик В. М., Свірепо Б. Г., Карпенки І. М., Стасіна Я. М. Про патогенність міксоболюса у ставкових риб // Тез. доп. XXII наук. конф. Львів зоовет. ін-ту. Львів, **1966б.** С. 15–17.

Ивасик В. М., Гевкан И. И., Ворона И. И. Миксоболиоз жабр карпа // Зоол. журн. **1967а.** Т. 46, вып. 6. С. 941–943.

Ивасик В. М., Сутягин В. С., Воронова Н. И. Влияние летования прудов на паразитофауну карпов // Проблемы паразитологии. Киев, **1967б.** С. 463–464.

Иешко Е. П. Опыт эколого-популяционного анализа паразитофауны рыб северных биоценозов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, **1981.** 23 с.

Иешко Е. П., Голицына Н. Б. Обнаружение Sphaerospora pectinacea из рыб Северной Карелии // Паразитология. **1981.** Т. 15. С. 471–472.

Иешко Е. П., Голицына Н. Б. Опыт использования негативного биноминального распределения как модели частотного распределения паразитов // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, **1982.** С. 109–113.

Иешко Е. П., Чеботарева Н. Б. Паразитические простейшие рыб озер системы реки Каменной (Северная Карелия) // Республикан. конф. по проблемам рыбохоз. использования внутр. водоемов Карелии. Петрозаводск, **1979.** С. 176–177.

Иешко Е. П., Малахова Р. П., Голицына Н. Б. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной // Экология паразитических организмов в биоценозах Севера. Петрозаводск, **1982.** С. 5–25.

Иешко Е. П., Голицына Н. Б., Степанов И. А. Популяционная структура Zschokkella nova (Myxosporidia, Myxidiida) – паразита карповых рыб // Паразитология. **1983.** Т. 17, вып. 3. С. 229–232.

Изюмова Н. А. Возбудители основных паразитарных заболеваний рыб Рыбинского водохранилища // Совещ. по болезням рыб: Тез. докл. М.; Л., **1957а.** С. 42–44.

Изюмова Н. А. К формированию паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // Всесоюз. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохранилищ: Тез. докл. **1957б.** С. 70.

Изюмова Н. А. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (лещ, чехонь, судак, окунь) // Тр. биол. ст. „Борок". **1958.** № 3. С. 384–398.

Изюмова Н. А. Некоторые особенности формирования паразитофауны рыб в новых водохранилищах // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. **1959а.** Вып. 1 (4). С. 324–331.

Изюмова Н. А. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. (Сообщ. 2: Плотва, ерш) // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. **1959б.** Вып. 1 (4). С. 332–342.

Изюмова Н. А. Паразитофауна сеголетков сазана Сусканского залива Куйбышевского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. **1959в.** № 3. С. 36–37.

Изюмова Н. А. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. **1959г.** Вып. 2 (5). С. 174–190.

Изюмова Н. А. Возбудители основных паразитарных заболеваний рыб Рыбинского водохранилища // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. М.; Л., **1959д.** Вып. 9. С. 114–119.

Изюмова Н. А. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. **1960.** Вып. 3 (6). С. 283–300.

Изюмова Н. А. Основные закономерности формирования паразитофауны рыб Волжских водохранилищ // II конф. по изучению водоемов бас. Волги. Волга-2. Борок, **1974.** С. 73–76.

Изюмова Н. А. Основные закономерности формирования паразитофауны в водохранилищах // Изв. ГосНИОРХ. **1976.** Т. 105. С. 44–52.

Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л., **1977а.** 284 с.

Изюмова Н. А. Паразитические исследования на Горьковском водохранилище // Экология гельминтов. Ярославль, **1977б.** Вып. 1. С. 35–45.

Изюмова Н. А. Паразитические исследования на водохранилищах // Экология гельминтов. Ярославль, **1978.** Вып. 2. С. 3–13.

Изюмова Н. А., Шигин А. А. Паразитофауна рыб Волги в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ // Тр. биол. ст. „Борок". **1958.** № 2. С. 365–386.

Изюмова Н. А., Маштаков А. В., Кашковский В. В. Паразитофауна основных видов рыб Камского водохранилища // Биол. внутр. вод, **1977а.** № 36. С. 64–68.

Изюмова Н. А., Маштаков А. В., Тимошечкина Л. Г. Сравнительная характеристика паразитофауны рыб Камы, Чусовой и Камского водохранилища // Биол. внутр. вод. **1977б.** № 36. С. 71–76.

Иксанов К. И., Асылбаева Ш. М. Влияние природного очага миксоспоридиоза на воспроизводство иссык-кульской форели // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, **1978.** С. 467–477.

Иксанов К. И., Бричук П. Ф. Паразиты и болезни рыб Иссык-Куля в связи с реконструкцией его ихтиофауны // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии животных. Ташкент, **1972.** Вып. 6, ч. 2. С. 24–27.

Иксанов К. И., Бричук П. Ф. Акклиматизация и болезни рыб оз. Иссык-куль // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Л., **1975.** С. 260–262.

Иксанов К. И., Бричук П. Ф., Балыкин А. В. Паразиты и болезни рыб Иссык-Куля в связи с реконструкцией его ихтиофауны // VII Всесоюз. конф. по природн. очаговости болезней и общ. вопр. паразитологии животных. Секц. ихтиологии и паразитологии. Алма-Ата; Самарканд, **1969.** С. 32–34.

Исаков Л. С. Анализ паразитофауны колюшек родов Gasterosteus и Pungitius // Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 97–100.

* **Исаков Л. С., Шульман С. С.** К вопросу об устойчивости некоторых эктопаразитов колюшки к изменениям солевого режима // Тр. Карело-Финск. фил. АН СССР. **1956.** № 4. С. 68–73.

Исакова-Кео М. М. Паразитофауна угая (Leuciscus brandti) и ее особенности // Учен. зап. ЛГУ. **1952.** Сер. биол. наук. № 141, вып. 28. С. 231–237.

Исков М. П. Паразиты сазана Васильевского нерестово-вырастного хозяйства Каховского водохранилища // Проблемы паразитологии. Киев, **1963.** С. 445–448. (Тр. IV науч. конф. паразитологов УССР).

Исков М. П. Узелковая болезнь чехони (Pelecus cultratis L.) в Каховском водохранилище // Проблемы паразитологии. Киев, **1964а.** Вып. 3. С. 106–109.

Исков М. П. Изменения паразитофауны леща и сазана Васильевского нерестово-вырастного хозяйства в зависимости от возраста хозяина // Работы по паразитофауне Юго-Запада СССР. Кишинев, **1964б.** С. 62–65.

Исков М. П. Изменения паразитофауны леща и сазана Васильевского нерестово-вырастного хозяйства в зависимости от возраста хозяина // Работы по паразитофауне Юго-Запада СССР. Кишинев, **1965а.** С. 62–64.

Исков М. П. Паразиты леща и серебряного карася Васильевского нерестово-вырастного хозяйства Каховского водохранилища // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев, **1965б.** С. 222–225.

Исков М. П. Материалы к фауне слизистых споровиков рыб Киевского водохранилища // Проблемы паразитологии: Тез. докл. V науч. об-ва паразитологов. Киев, **1967а.** С. 465–466.

Исков М. П. О видовом составе паразитов карпа в прудовых хозяйствах Украины // Рыбное хозяйство. Киев, **1967б.** Вып. 5. С. 112–121.

Исков М. П. Сфероспороз как новое самостоятельное заболевание карпов (сазанов) // Проблемы паразитологии. Киев, **1969а.** С. 228–230. (Тр. VI науч. конф. паразитологов УССР; Ч. 2).

Исков М. П. Материалы по паразитофауне рыб реки Днепр в зоне будущего Киевского водохранилища // Рыбное хозяйство. Киев, **1969б.** Вып. 7. С. 27–33.

Исков М. П. Материалы к характеристике эпизоотического состояния промысловых рыб Киевского водохранилища в первые годы его становления // Рыбное хозяйство. Киев, **1970.** Вып. 10. С. 112–120.

Исков М. П. Об эпизоотическом состоянии промысловых рыб Киевского водохранилища // Рыбное хозяйство. Киев, **1973.** Вып. 16. С. 39–42.

Исков М. П. К вопросу о паразитофауне рыб Днепра до зарегулирования его стока // Проблемы паразитологии. Киев, **1975а.** Ч. 1. С. 199–200.

Исков М. П. Факторы, обусловливающие особенности формирования паразитофауны рыб в Каховском водохранилище // Гидробиол. журн. **1975б.** Т. 11, № 4. С. 69–74.

Исков М. П. Влияние зарегулирования стока Днепра на эпизоотическое состояние промысловых рыб Каховского водохранилища // Гидробиол. журн. **1975в.** Т. 11, № 5. С. 72–78.

(Исков М. П.) Iskov M. P. The influence of training the river Dnieper, construction of water stops and hidroelectric plants of the parasitofauna in fish // Wiadom. parasitol. **1976.** Т. 22, N 4/5. P. 451–453.

Исков М. П. Основные черты изменения и пути формирования паразитофауны промысловых рыб в Кременчугском водохранилище // Проблемы гидропаразитологии. Киев, **1978а.** С. 45–53.

Исков М. П. Паразитофауна и эпизоотическое состояние Сулинского нерестово-вырастного рыбного хозяйства Кременчугского водохранилища, пути и методы его оздоровления // Проблемы гидропаразитологии. Киев, **1978б.** С. 59–71.

Исков М. П. Итоги изучения паразитофауны рыб Днепра до зарегулирования его стока плотинами гидроэлектростанций // Проблемы гидропаразитологии. Киев, **1978в.** С. 34–44.

Исков М. П. Проблема оздоровления прудовых и нерестово-вырастных хозяйств в связи с природной очаговостью болезней разводимых рыб и интенсификацией рыбоводства // I Всесоюз. съезд паразитоценологов: Тез. докл. Ч. 1. Киев, **1978г.** С. 46–49.

Исков М. П. „Смешанные" заболевания рыб и методы борьбы с ними. I Всесоюз. съезд паразитоценологов: Тез. докл. Ч. 1. Киев, **1978д.** С. 151–153.

Исков М. П. Влияние гидростроительства на гидробиоценозы и паразитофауну рыб реки Днепра // I COPA IV, Short communications. Sect. H. Warszawa, **1978е.** P. 23–24.

Исков М. П. Паразиты как компоненты гидробиоценозов водохранилищ р. Днепра // I Всесоюз. съезд паразитоценологов: Тез. докл. Ч. 1. Киев, **1978ж.** С. 150–151.

Исков М. П. Материалы по фауне слизистых споровиков рыб Каневского водохранилища // IX конф. Украин. паразитол. о-ва: Тез. докл. Ч. 2. Киев, **1980а.** С. 89–91.

Исков М. П. Состояние изученности слизистых споровиков (Myxosporidia) водоемов Украины // IX конф. Украин. паразитол. о-ва: Тез. докл. Ч. 2. Киев, **1980б.** С. 91–93.

Исков М. П. Фауна слизистых споровиков (Myxosporidia) рыб Днепра и Днепровско-Вугского лимана // Современные проблемы протозоологии: Материалы к третьему съезду Всесоюз. о-ва протозоологов. Киев, **1982.** С. 144.

Исков М. П. Сфероспороз прудовых рыб // Совершенствование мер борьбы с инвазионными болезнями рыб при интенсивном разведении: Тез. докл. 2-го Всесоюз. совещ. по инваз. болезням рыб. М., **1983.** С. 51–53.

Исков М. П. Паразитофауна „диких" рыб Корчеватского залива р. Днепра, подогреваемого сбросными теплыми водами Киевской ТЭЦ-5 // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб. Киев, **1987.** С. 46–50.

Исков М. П. Миксоспоридии. Киев, **1989.** 212 с. (Фауна Украины: В 40 т. Т. 37. Споровики, книдоспоридии и микроспоридии; Вып. 4).

Исков М. П., Грабчук В. Т. Паразитофауна рыб Корчеватского залива Днепра, подогреваемого сбросными теплыми водами Киевской ТЭЦ-5 // Тез. докл. симпоз. по гидропаразитологии: 4-й Съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев, **1981.** С. 18–19.

Исков М. П., Каратаев А. К. Myxobolus percazinae sp. nov. (Myxosporidia) – новый вид слизистых споровиков от перкарины понтической (Percarina demidoffi) // Вестн. зоологии. **1982.** № 5. С. 98–104.

Исков М. П., Каратаев А. К. Новые виды слизистых споровиков (Myxosporidia) от черноморской ставриды // Вестн. зоологии. **1984.** № 4. С. 77–78.

Исков М. П., Коваль В. П. Паразитофауна рыб Каховского водохранилища через 8 лет после наполнения // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев, **1965.** С. 192–207.

Исков М. П., Коваль В. П. Динамика паразитофауны и эпизостическое состояние промысловых рыб Каховского водохранилища // Рыбное хозяйство. Киев, **1973.** Вып. 16. С. 126–131.

Исков М. П., Серегина Л. Я. Особенности паразитофауны промысловых рыб в разных участках Кременчугского водохранилища // Проблемы гидропаразитологии. Киев, **1978.** С. 53–59.

Исков М. П., Комарова Т. И., Серегина Л. Я., Стражник Л. В. Паразиты и болезни карпа в тепловодных садково-бассейновых рыбных хозяйствах Украины // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 45–47.

Исси И. В., Шульман С. С. О систематическом положении микроспоридий // Паразитология. Л., **1967.** Т. 1, вып. 2. С. 151–156.

(Исси И. В., Шульман С. С.) Issi I. V., Shulman S. S. The systematic position of Microsporidia // Acta Protozool. Warszawa, **1968.** Vol. VI, fasc. 39. P. 121–135.

Казадаев В. И. Инвазии линя и их влияние на организм рыбы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1954.** 16 с.

Казадаев В. И. К вопросу о паразитофауне линя водоемов Башкирии // Зап. Башкир. фил. геогр. о-ва СССР. **1957.** Вып. 1. С. 163–170.

Казанцев Б. Н. Паразитарное заболевание гамбузии в пойменных озерах р. Мургаба // Сов. здравоохр. Туркмении. **1937.** № 1. С. 48–54.

Казиева Н. Ш. Паразиты рыб в Варваринском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, **1984.** 20 с.

Казиева Н. Ш. Зависимость паразитофауны рыб Варваринского водохранилища от зарастаемости водоема // 10-я конф. УРНОП: Материалы конф. Киев, **1986.** Ч. 1. С. 217.

Каирова Н. К. Паразиты молоди белого амура и карпа в Майбалынском прудовом хозяйстве // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Балхаш, **1967а.** С. 154–156.

Каирова Н. К. Паразиты рыб водоемов Карагандинской области // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Балхаш, **1967б.** С. 156–157.

Каирова Н. К. Паразитические простейшие рыб Балхаш-Илийского бассейна // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л., **1968.** С. 47–48.

Каирова Н. К. Материалы по миксоспоридиям сазана Балхаш-Илийского бассейна // Рыбные ресурсы Казахстана и их использование. **1970.** Вып. 6. С. 170–171.

Каирова Н. К. Паразитические простейшие рыб Балхаш-Алакольского бассейна // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Ташкент; Фергана, **1972.** С. 197–198.

Каирова Н. К. Паразитофауна судака Балхаш-Алакольского бассейна // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, **1975.** Вып. 9. С. 123–126.

Какачева-Аврамова Д., Маргаритов Н., Групчева Г. Паразиты в риби от българския сектор на река Дунав // Лимнология на българския сектор на р. Дунав. София, **1978.** С. 250–271.

Калецкая С. Л. Паразиты рыб озера Большой Иван // Учен. зап. Витеб. вет. ин-та. **1958.** Т. 16, вып. 1. С. 142–154.

Калецкая С. Л. Паразитофауна рыб оз. Лосвида // Вестн. АН БССР. **1960а.** № 4. С. 118–124.

Калецкая С. Л. Паразитофауна рыб озера Невель // Проблемы паразитологии. Киев, **1960б.** С. 391–392. (Тр. III науч. конф. паразитологов УССР).

Калецкая С. Л. Паразиты рыб Витебских и Невельских озер: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Минск, **1962.** 17 с.

Калецкая С. Л. Паразитические простейшие рыб Западной Двины // Зооветеринарная наука – производству. Витебск, **1968.** С. 47–51. (Учен. зап. Витеб. вет. ин-та; Т. 20).

Камбузов Г. Г. К изучению паразитофауны рыб Азовского моря // Вопросы морской паразитологии. Киев, **1970.** С. 37–38.

Каменев В. П. Паразитофауна главнейших промысловых рыб Приазовских лиманов // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1959а.** Вып. 9. С. 158–162.

Каменев В. П. Паразитофауна главнейших промысловых рыб Приазовских лиманов // Учен. зап. Краснодар. педагог. ин-та. **1959б,** вып. 24. С. 54–61.

Канаев А., Наумова А. Зараженность карпа слизистыми споровиками // Рыбоводство и рыболовство, **1966.** № 4. С. 14.

Кандилов Н. К. Новые виды миксоспоридий из храмули бассейна реки Куры // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и мед. наук, **1963.** № 6. С. 75–76.

Кандилов Н. К. Протофауна рыб бассейна реки Куры // Докл. АН АзССР. **1964а.** Т. 20, № 9. С. 59–63.

Кандилов Н. К. Паразитические простейшие рыб бассейна реки Куры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, **1964б.** 15 с.

Караев Р. М. К паразитофауне рыб Чимкурганского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства Узбекистана. Ташкент, **1971.** С. 79–81.

Караев Р. М. Слизистые споровики рыб бассейна р. Кашкадарьи // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Ташкент; Фергана, **1972.** С. 198–199.

Караев Р. М. Фауна паразитов рыб бассейна Кашкадарьи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, **1975.** 22 с.

Караев Р. М. Паразитофауна молоди растительноядных рыб в выростных прудах Аккурганского рыбокомбината // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата, **1977.** С. 105–109.

Караев Р. М. Возрастные изменения паразитофауны белого толстолобика в условиях прудовых хозяйств Узбекистана // IX конф. Украин. паразитол. о-ва: Тез. докл. Киев, **1980.** Ч. 2. С. 111–112.

Карасев А. Б. Экологическая характеристика паразитофауны путассу Micromesistius poutassou (Risso) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты. **1984.** С. 82–88.

Карасев А. Б. Паразитофауна сайки // Биология рыб в морях Европейского Севера. Мурманск, **1988.** С. 74–83.

Каратаев А. К. Новый вид слизистых споровиков (Myxosporidia) от черноморской тонкорылой рыбы-иглы // Вестн. зоологии. **1983.** № 4. С. 80–81.

Каратаев А. К. Распределение паразитических простейших рыб Днепровского лимана и прилегающих участков Черного моря с различной соленостью воды // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб. Киев, **1987.** С. 50–52.

Каратаев А. К., Исков М. П. К фауне слизистых споровиков (Myxosporidia) рыб Днепровского лимана // Тез. докл. симпоз. гидропаразитологов при IV съезде Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев, **1981.** С. 21–22.

Каратаев А. К., Исков М. П. Материалы к фауне паразитических простейших рыб северо-западной части Черного моря // 4-я нац. конф. по паразитологии, Варна, 3–5 окт., 1983. София, **1983а.** С. 71–72.

Каратаев А. К., Исков М. П. Материалы к фауне слизистых споровиков рыб Днепровского лимана // Вестн. зоологии. **1983б.** № 1. С. 11–13.

Каратаев А. К., Исков М. П. Материалы к фауне простейших – паразитов рыб северо-западной части Черного моря // Вестн. зоологии. **1984а.** № 6. С. 13–16.

Каратаев А. К., Исков М. П. Новые виды слизистых споровиков (Myxosporidia) от черноморской атерины // Вестн. зоологии. **1984б.** № 1. С. 59–60.

Касесалу Ю. П. Ихтиопаразитологическая ситуация и болезни рыб в прудовых хозяйствах Эстонской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, **1972.** 27 с.

Касымов А. Г. Зоогеографический анализ и история происхождения пресноводной фауны р. Куры // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и мед. наук. Баку, **1963.** Т. 3. С. 44–45.

* **Касымов А. Г.** Гидрофауна Нижней Куры и Мингечаурского водохранилища. Баку, **1965.** 371 с.

* **Касымов А. Г.** Пресноводная фауна Кавказа. Баку. **1972.** 285 с.

Кашковская В. П. Влияние сбросных теплых вод ГРЭС на паразитов молоди плотвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1984.** 25 с.

Кашковский В. В. Изменения паразитофауны рыб Ириклинского водохранилища за три года (1961–1963 гг.) // Симпоз. по паразитам и болезням рыб в водохранилищах. М.; Л., **1965а.** С. 12–13.

Кашковский В. В. Паразиты и болезни рыб Ириклинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1965б.** 11 с.

Кашковский В. В. Паразитофауна молоди леща (Abramis brama (L.)) и окуня (Perca fluviatilis L.) Ириклинского водохранилища в первые месяцы после выклева // Вопр. ихтиологии. **1966.** Т. 6, вып. 1. С. 150–160.

Кашковский В. В. Сезонные изменения паразитофауны плотвы Rutilus rutilus (L.) Ириклинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. **1967.** Т. 7, вып. 2. С. 378–386.

Кашковский В. В. Новые и редкие виды паразитов рыб Ириклинского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. **1969.** Т. 65. С. 57–64.

Кашковский В. В. Некоторые особенности формирования паразитофауны Ириклинского водохранилища // Тр. Урал. отд-ния СибНИИРХ. **1971а.** Т. 8. С. 73–89.

Кашковский В. В. Материалы по паразитофауне рыб Верхней Камы // Тр. Урал. отд-ния СибНИИРХ. **1971б.** Т. 8. С. 205–214.

Кашковский В. В. Паразиты и инвазионные болезни карпа в некоторых рыбхозах Челябинской и Свердловской областей // Проблемы паразитологии. Ч. 1. Киев, **1972.** С. 345–347.

Кашковский В. В. Паразиты и болезни растительноядных рыб в рыбоводных хозяйствах Урала // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 108–111.

Кашковский В. В. Паразиты рыб разнотипных озер Урала // ICOPA IV, Short communications. Sect C. Warszawa, **1978.** P. 187–188.

Кашковский В. В. Паразиты золотого карася разнотипных озер Урала и Зауралья // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 52–53.

Кашковский В. В., Кашковская В. П. Болезни рыб и меры борьбы с ними в полицикличных тепловодных установках // Тез. докл. 8-го Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л., **1985.** С. 63–64.

Кашковский В. В., Колосова В. Е. Эпизоотическое состояние прудовых хозяйств Челябинской и Свердловской областей в 1970–1972 гг. // Тр. Урал. отд-ния СибНИИРХ. **1975.** Т. 9, ч. 1. С. 75–78.

Кашковский В. В., Сучкова Н. И. Паразитофауна рыб, акклиматизированных в озерах // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб водных беспозвоночных: Реф. докл. М., **1968.** С. 51–53.

Кашковский В. В., Размашкин Д. А., Скрипченко Э. Г. Болезни и паразиты рыб рыбоводных хозяйств Сибири и Урала. Свердловск, **1974.** 160 с.

* **Квасов Д. Д.** О позднеледниковой истории Онежского озера // Бюл. Онежск. экспед. Петрозаводск, **1970.** Вып. 4.

* **Квасов Д. Д., Краснов И. И.** Основные вопросы истории приледниковых озер Северо-Запада // История озер Северо-Запада. Л., **1967.**

* **Кириллов Ф. Н.** Рыбы Якутии. М., **1972.** 360 с.

Кириченко Л. М. Паразитофауна рыб Николаевского рыбопитомника // Вопросы морфологии, экологии и паразитологии животных. Волгоград, **1972,** С. 113–122.

Кириченко Л. М. Возрастная динамика паразитофауны сазана и карпа в прудах Волгоградской области // Вопросы паразитологии животных Юго-Востока СССР. Волгоград, **1974.** С. 18–25.

* **Киршенблат Я. Д.** Специфичность паразитов к хозяевам // Усп. соврем. биологии. **1941.** Т. 14, вып. 2. С. 271–293.

(**Клокачева С.**) **Klokačewa S.** Ueber die Myxosporidien der Karausche // Zool. Anz. **1914.** Bd 44. S. 182–186.

* **Кнорре А. Г.** Распространение паразитов в хозяине и проблема специфичности // Учен. зап. ЛГУ. **1937.** Сер. биол. наук. № 13, вып. 4. С. 21–28.

Ковалева А. А. Паразитофауна рыб семейства Atherinidae в Черном море в районе Карадага // Проблемы паразитологии. Киев. **1963.** С. 447–448. (Тр. IV науч. конф. паразитологов УССР).

Ковалева А. А. Паразитофауна черноморских рыб семейства Atherinidae, обитающих в районе Карадага // Гельминтофауна животных южных морей. Киев, **1966.** С. 32–41.

Ковалева А. А. Особенности паразитофауны ставрид рода Trachurus Атлантического побережья Африки // Проблемы паразитологии. Киев, **1975.** Ч. 1. С. 216–218.

Ковалева А. А. Предварительные итоги изучения двустворчатых миксоспоридий рыб Атлантического океана // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 54–55.

Ковалева А. А. Миксоспоридии рыб антарктических и субантарктических вод юго-западной Атлантики // 48-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Астрахань, апр., 1985 г.: Тез. докл. Л., **1985.** С. 67–68.

Ковалева А. А. Миксоспоридии рыб Атлантического побережья Африки // X конф. Украин. о-ва паразитологов (Одесса, 1986 г.): Материалы конф. В. 2 ч. Ч. 1. Киев, **1986.** С. 274.

Ковалева А. А. Миксоспоридии рода Chloromyxum (Cnidospora, Myxosporea) хрящевых рыб Атлантического побережья Африки // Паразитология. **1988а.** Т. 22, № 5. С. 384–388.

Ковалева А. А. Сравнительный анализ фауны миксоспоридий рыб юго-восточной и юго-западной Атлантики // III Всесоюз. конф. по морск. биологии. Севастополь, окт., 1988 г.: Тез. докл. Ч. 2. Киев, **1988б.**

Ковалева А. А. Подотряд Sphaeromyxina (Myxosporea, Bivalvulida), его структура и положение в системе миксоспоридий // Зоол. журн. **1988в.** Т. 67, № 11. С. 1616–1620.

Ковалева А. А. Новый вид миксоспоридий семейства Myxorgroteidae (Cnidospora, Myxosporea) из северо-западной Атлантики // Зоол. журн. **1989.** Т. 68, вып. 10. С. 130–132.

Ковалева А. А., Гаевская А. В. Два новых вида миксоспоридий рыб Myxorgroteus от рыб Кельтского моря // Паразитология. **1979.** Т. 13, вып. 4. С. 437–439.

Ковалева А. А., Гаевская А. В. Особенности паразитофауны глубоководных рыб Атлантики на примере низкотелого берикса (Beryx splendens) // IX конф. Украин. паразитол. о-ва.: Тез. докл. Ч. 2. Киев, **1980.** С. 134–135.

Ковалева А. А., Гаевская А. В. О новых находках миксоспоридий рода Parvicapsula у рыб Атлантического океана // Зоол. журн. **1981,** Т. 60, вып. 5. С. 771–772.

Ковалева А. А., Гаевская А. В. Миксоспоридии рода Zschokkella – паразиты рыб юго-западной Атлантики // Зоол. журн. **1982а.** Т. 61, вып. 6. С. 932–935.

Ковалева А. А., Гаевская А. В. Новые виды миксоспоридий рыб юго-западной Атлантики // Паразитология. **1982б.** Т. 16, вып. 5. С. 353–359.

Ковалева А. А., Гаевская А. В. Первые сведения о миксоспоридиях рыб открытых вод юго-восточной части Тихого океана // Вестн. зоологии. **1983.** № 1. С. 6–11.

Ковалева А. А., Гаевская А. В. Новые представители родов Kudoa и Pentacapsula с необычной для них локализацией // Зоол. журн. **1984.** Т. 63, вып. 7. С. 1090–1092.

Ковалева А. А., Гаевская А. В. Фауна миксоспоридий макрурид северной части Атлантического и Тихого океанов // Современные проблемы протозоологии: Тез. докл. и сообщ. IV съезда Всесоюз. о-ва протозоологов. Л., **1987.** С. 208.

Ковалева А. А., Гаевская А. В. Миксоспоридии (Protozoa, Myxosporea) берикса (Berex splendens) Атлантического океана // Паразитология. **1988.** № 3. С. 250–254.

Ковалева А. А., Зубченко А. В. Новые сведения о фауне миксоспоридий северной Атлантики // Паразитология. **1984.** Т. 18, вып. 6. С. 484–487.

Ковалева А. А., Шульман С. С. Многостворчатые миксоспоридии рыб // Фауна и систематика одноклеточных животных. Л., **1978.** С. 16–29. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 78).

(**Ковалева А. А., Шульман С. С.**) **Kovaliova A., Schulman S.** Некоторые особенности фауны миксоспоридий и морских и океанических рыб / Special features of the myxosporidian fauna from sea and ocean fishes // NOAA Techn. Rept NMFS. **1985.** N 25. P. 55–58.

Ковалева А. А., Шульман С. С., Яковлев В. Н. Миксоспоридии рода Kudoa (Myxosporidia, Multivalvulea) бассейна Атлантического океана. Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. Л., **1979.** С. 42–64. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 87).

Ковалева А. А., Зубченко А. В., Красин В. К. Обоснование нового семейства миксоспоридий (Protozoa, Myxosporidia) с описанием двух новых родов // Паразитология. **1983.** Т. 17, вып. 3. С. 175–202.

Ковалева А. А., Гаевская А. В., Красин В. К. Новые виды микроспоридий (Protozoa, Myxosporidia) от макрурид северной части Тихого океана // Зоол. журн. **1986.** Т. 65, № 10. С. 1571–1573.

Ковалева А. А., Донец З. С., Колесникова М. Г. Новые виды миксоспоридий (Cnidospora, Myxosporea) рыб Черного моря // Вестн. зоологии. **1989.** № 5. С. 75–79.

Коваленко Л. М. Зараженность паразитами хека и угольной рыбы северо-восточной части Тихого океана // Вопросы морской паразитологии. Киев, **1970.** С. 41–43.

Коваль В. П. Паразитофауна рыб Днепровского лимана // Тез. докл. 9-й науч. сес. Киев. ун-та (сер. биол.). Киев, **1952.** С. 50–52.

Коваль В. П. Матеріали до паразитофауни риб Каховського водосховища // Вістн. Київськ. ун-ту. Сер. біол. **1958.** № 2, вип. 2. С. 127–136.

Коваль В. П. Паразитофауна рыб Каховского водохранилища (в районе низовья) в первые пять лет его существования // Проблемы паразитологии: Тр. 3-й науч. конф. паразитологов УССР. Киев, **1960.** С. 393–396.

Коваль В. П. Паразитофауна риб дельти Дніпра // Вістн. Київськ. ун-ту. Сер. біол. **1962а.** № 5, вип. 1. С. 98–104.

Коваль В. П. Паразити риб Дніпровського лиману // Вістн. Київськ. ун-ту. Сер. біол. **1962б.** № 4, вип. 2. С. 81–86.

Коваль В. П. Паразитофауна рыб озера Кугурлуй // Вістн. Київськ. ун-ту. Сер. біол. Київ, **1965.** № 7. С. 101–107.

Коваль В. П. Паразитофауна рыб в низовье Каховского водохранилища на девятом году его существования // Проблемы паразитологии. Киев, **1967.** С. 473–474.

Коваль В. П., Герус М. Н. Паразитофауна рыб низовьев Каховского водохранилища на тринадцатом году его существования // Проблемы паразитологии. Ч. 2. Киев, **1969.** С. 230–231.

Коваль В. П., Кротас Р. А. Паразитофауна рыбца // Биология и промысловое значение рыбцов (Vimba) Европы. Вильнюс, **1970.** С. 401–418.

Коваль В. П., Піряник Г. І. Материали до пізнанья паразитофауни риб південного Бугу // Наук. зап. Київськ. ун-ту. **1957.** Т. 16, вип. 20. С. 213–226.

Коваль В. П., Донець З. С., Комарова Т. І., Проніна З. В. Паразитофауна риб Середнього Дніпра в районі м. Канева // Вістн. Київськ. ун-ту. Сер. біол. **1960.** № 3. С. 133–142.

Коваль В. П., Вогущенко А. Н., Серьогіна Л. Я. та ин. Паразитофауна риб Каховського водосховища (в р-не вірхів'я) на чотирнадцятому році його снування // Сн. Київськ. ун-ту. Сер. біол. Київ, **1975.** № 17. С. 105–108.

Когтева Е. П. Паразиты рыб Псковско-Чудского водоема // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 243–269.

Когтева Е. П. Паразитофауна чудского сига // Вестн. ЛГУ. **1959.** Сер. биол. наук. № 15, вып. 3. С. 137–141.

Колесников Н. О. О псороспермиях (миксоспоридиях)в мускулатуре рыб // Вет. вестн. Харьков, **1886.** № 5. С. 242–248.

Колесникова М. Н. Паразиты рыб низовий реки Сыр-Дарьи // Тр. Ин-та зоологии. АН КазССР. **1963.** Т. 19. С. 139–144.

Колесникова М. Н. Паразитофауна рыб бассейна низовьев реки Сыр-Дарьи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, **1965.** 16 с.

Колесникова И. Я., Донец З. С. Особенности распределения паразитических простейших у рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., **1990.** № 87. С. 45–49.

Колесова В. Е. К вопросу об эпизоотическсм состоянии некоторых рыбхозов Челябинской области // Проблемы паразитологии. Ч. 1. Киев, **1975а.** С. 236–238.

Колесова В. Е. Возрастные изменения паразитофауны молоди серебряного карася оз. Щелкун // Тр. Урал. отд-ния СибНИИРХ. **1975б.** Т. 9, ч. 2. С. 26–32.

Коломин Ю. М., Коломина Л. И. К паразитофауне рыб р. Надыма // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томск. ун-те. **1977.** № 8. С. 69–70.

Комарова М. С. Сезонная динамика паразитофауны линя из Сев. Донца // Зоол. журн. **1957.** Т. 36, вып. 5. С. 654–657.

Комарова Т. И. Материалы к паразитофауне хищных рыб Среднего Днепра в районе г. Канева // Тр. Украин. респ. о-ва паразитологов. **1961.** Т. 1. С. 250–256.

Комарова Т. И. Паразитофауна личинок и мальков язя в верховьях Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. **1973.** Т. 9, № 5. С. 80–84.

Комарова Т. И. Формирование паразитофауны личинок и мальков некоторых рыб Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. **1976.** Т. 12, № 1. С. 85–89.

Комарова Т. И. Эколого-фаунистический анализ паразитов молоди рыб Кременчугского водохранилища // Проблемы гидропаразитологии. Киев, **1978.** С. 77–78.

Комарова Т. И. Паразиты молоди рыб Кременчугского водохранилища и их влияние на организм хозяев. Киев, **1982.** 222 с.

Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад красной Oncorhynchus nerca (Walbaum) комплексным методом по паразитам-индикаторам и особенностям строения чешуи // Вопр. ихтиологии. **1966.** Т. 6, вып. 4 (41). С. 619–630.

Коновалов С. М. Особенности паразитофауны щуки р. Пенжины // Паразитология. **1967.** Т. 1, вып. 6. С. 539–546.

Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад нерки Oncorhynchus nerca (Walbaum). Л., **1971.** 228 с.

Коновалов С. М., Шевляков А. Г., Красин В. К. Паразитофауна различных групп молоди красной Oncorhynchus nerca (Walb.) локального стада Азабачьего озера // Паразитология. **1970.** Т. 4, № 6. С. 547–556.

* **Константинов К. Г.** Сравнительный анализ морфологии и биологии окуня, судака и берша на разных этапах развития // Тр. Ин-та морфологии животн. им. А. Н. Северцова АН СССР. М., **1957.** Т. 16. С. 181–236.

Косарева Н. А. Паразитофауна леща водохранилищ Волго-Донского канала им. В. И. Ленина // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1959.** Вып. 9. С. 129–133.

Косарева Н. А. Состояние паразитофауны рыб водохранилищ Волго-Донского канала им. В. И. Ленина к седьмому году их существования // Учен. зап. Сталингр. педагог. ин-та. **1961.** Вып. 13. С. 55–68.

Косарева Н. А. Паразитофауна промысловых рыб водохранилищ Волго-Донского судоходного канала им. В. И. Ленина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1963.** 22 с.

Костарев Г. Ф. Паразитофауна рыб реки Чусовой // Учен. зап. Перм. ун-та. **1969.** № 179. С. 230–239.

Костарев Г. Ф. Динамика ихтиопаразитофауны Камских водохранилищ – показатель воздействия промышленных и бытовых стоков // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 57–58.

Костарев Г. Ф. Гипермиксоболиоз рыб Камских водохранилищ и изменчивость спор у Myxobolus muelleri Bütschli, 1882 // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. **1982.** № 55. С. 54–57.

Костарев Г. Ф. Цикличность развития паразитов рыб в водохранилищах среднекамского каскада // Гидробиол. журн. **1986.** Т. 22, № 1. С. 35–39.

Костарев Г. Ф., Кулемина И. В. О новом виде Myxobolus из некоторых карповых рыб // Вестн. ЛГУ. **1971.** № 9. С. 145–146.

Кошева А. Ф. Роль питания и образа жизни в формировании паразитофауны карповых рыб // Тр. Татар. отд-ния ВНИОРХ. **1951.** Т. 6. С. 196–216.

Кошева А. Ф. Характеристика паразитофауны основных промысловых рыб р. Волги в районе Куйбышева в связи со строительством Куйбышевского гидроузла // Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР. 4-е Совещ. по паразитол. пробл. **1954.** С. 66–70.

Кошева А. Ф. Паразиты рыб средней Волги, их эпидемиологическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. **1955.** 17 с.

Кошева А. Ф. Формирование паразитофауны рыб в Кутулукском водохранилище // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 124–132.

Кошева А. Ф. Влияние зарегулирования стока реки Волги на паразитофауну рыб // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1959.** Вып. 9. С. 120–122.

Кошева А. Ф. Паразитофауна основных промысловых рыб Куйбышевского водохранилища (первый год существования) // Тр. Куйбышев. мед. ин-та. **1961.** Т. 16. С. 79–97.

Красильникова Н. И. К вопросу изучения паразитофауны рыб Верхнего Дона // Изв. Воронеж. педагог. ин-та. **1964.** Т. 44. С. 296–307.

Красильникова Н. И. Список паразитов рыб Верхнего Дона // Работы научно-исследовательской рыбохозяйственной лаборатории Воронежского университета. Воронеж, **1965.** С. 130–142.

Красильникова Н. И. Паразиты рыб Верхнего Дона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1966.** 16 с.

Красильникова Н. И. Анализ паразитофауны рыб Верхнего Дона // Проблемы паразитологии. Киев, **1967.** С. 476–478. (V науч. конф. Украин. респ. о-ва паразитологов: Тез. докл.).

Красин В. К. Зараженность миксо- и микроспоридиями мускулатуры рыб северо-восточной части Тихого океана // II Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням морских животных: Тез. докл. Калининград, **1976.** С. 35–36.

Красин В. К. Миксоспоридии рыб северной части Тихого океана // Симпоз. по паразитологии и патологии морских организмов: Тез. докл. Л., **1981.** С. 47–49.

(Красин В. К.) Krasin V. K. Миксоспоридии рыб северной части Тихого океана / Myxosporidia of fishes of the North Pacific // NOAA Techn. Rept NMFS. **1985.** N 25. P. 59–60.

* **Кривобок М. Н.** Питание и рост молоди окуня // Докл. по биологии, систематике и питанию рыб, по химии моря и сетеконсервированию. М., **1952.** Вып. 1 (ВНИРО). С. 35–38.

Крот Р. А. Основные заболевания рыб реки Немунас // Тр. АН ЛитССР. Сер. Б. **1956.** № 5. С. 115–122.

Кротас Р. А. Паразиты рыб пресных водоемов Литовской ССР // Совещ. по болезням рыб 22–27 марта 1957 г.: Тез. докл. Л., **1957а.** С. 59–69.

Кротас Р. А. Паразитарные заболевания рыб пресных водоемов Литовской республики // Тр. V науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. Минск, **1957б.** С. 147–150.

Кротас Р. А. Материалы по паразитофауне рыб Тракайских озер // Acta parasitol. (Lithuanica). **1958.** Vol. 1. P. 89–100.

(Кротас Р.) Krotas R. Lietuvos gėluju vadenu zuvu parazitines ligos. Vilnius, **1959а.** 41 p.

Кротас Р. А. Паразитарные заболевания рыб пресных вод Литовской ССР. Вильнюс, **1959б.** 43 с. (На лит. яз.).

Кротас Р. А. К вопросу о взаимоотношении между Myxidium lieberkuehni Bütschli, 1889 и Phyllodistomum folium (Olters, 1816) // Acta parasitol. (Lithuanica). **1959b.** Vol. 2. P.13–16.

Кротас Р. А. Паразиты рыб внутренних водоемов Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, **1963.** 22 с.

Кротас Р. А. Паразиты рыб оз. Друктяй // Паразитологические исследования в Прибалтике: X науч.-координац. конф. по проблеме паразитологии в Прибалтике (Рига, 15–16 января 1986 г.): Тез. докл. Рига, **1986.** С. 22–23.

* **Крыжановский С. Г.** Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidea, Cobitidoidea, Siluroidea) // Тр. Ин-та морфологии животн. им. А. Н. Северцова АН СССР. М., **1949.** Т. 1. С. 3–330.

Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб // Тр. Ин-та морфологии животн. им. А. Н. Северцова АН СССР. М., **1953.** Вып. 10.

* **Крылов М. В., Добровольский А. А., Исси И. В., Михалевич В. И., Подлипаев С. А., Решетняк В. В., Серавин Л. Н., Старобогатов Я. И., Шульман С. С., Янковский А. В.** Новые представления о системе одноклеточных животных // Принципы построения одноклеточных животных. Л., **1980.** С. 122–132. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 94).

Кубарский И. Ф., Ивасик В. М., Савчин Я. И. Паразитофауна акклиматизированных толстолобиков из карповых прудов Прикарпатья // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе, **1972.** С. 260–262.

Куденцова Р. А. Роль сорных рыб в распространении заболеваний в прудовых хозяйствах Северо-Запада // Изв. ГосНИОРХ. **1977.** Т. 119. С. 142–148.

Куденцова Р. А. Экологический анализ паразитофауны сорных и выращиваемых рыб в прудовых хозяйствах разного типа // Экология паразитов рыб. Л., **1979.** С. 48–107. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 140).

Кудрявцева Е. С. Паразитофауна рыб реки Сухоны и Кубенского озера // Зоол. журн. **1957а.** Т. 36, вып. 9. С. 1292–1303.

Кудрявцева Е. С. Систематический обзор паразитов рыб реки Сухоны и Кубенского озера // Учен. зап. Вологод. педагог. ин-та. **1957б.** № 20. С. 69–137.

Кудрявцева Е. С. Паразитофауна судака, акклиматизированного в Кубенском озере // Зоол. журн. **1960.** Т. 39, вып. 11. С. 1740–1743.

Кудрявцева Е. С., Разин Л. М. О паразитофауне рыб р. Мологи // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л., **1968.** С. 61.

Кудряшова Ю. Р., Наумова А. Н. Влияние гемогрегарины на организм карпа // Ветеринария. **1978.** № 4. С. 76–78.

Кузнецова И. Г. Паразитофауна хрящевых рыб Патагонского шельфа // Вопросы морской паразитологии. Киев, **1970.** С. 52–54.

Кузнецова И. Г. Паразитофауна хрящевых рыб Патагонского шельфа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1974.** 18 с.

Кузнецова И. Г. Миксоспоридии хрящевых рыб Патагонского шельфа (побережье Атлантики) // Паразитология. **1977.** Т. 11, вып. 1. С. 74–77.

Кузнецова И. Г., Куренный С. А., Шилин К. Д. Паразитофауна рыб озер Виштынецкого и Островного Нестеровского района Калининградской области // Биология и физиология рыб и водных беспозвоночных. Калининград, **1979.** С. 12–16. (Сб. тр. КТИРПих; Вып. 83).

(Кулаковская О. П.) Кулаківська О. П. Фауна паразитів риб різних ділянок вірхів'я р. Дністра // Праці Інст. агробіол. АН УРСР. **1954а.** Т. 5. С. 48–56.

(Кулаковская О. П.) Кулаківська О. П. Паразиті риб басейну верхнього Дністра: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Львів, **1954б.** 17 с.

Кулаковская О. П. Особенности распространения паразитов рыб в реках УССР // Материалы совещ. по зоогеографии суши. Львов, **1957а.** С. 95–102.

Кулаковская О. П. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб УССР // Материалы совещ. по вопр. зоогеографии суши: Тез. докл. Львов, **1957б.** С. 61–62.

Кулаковская О. П. Изученность паразитов рыб из рек Карпат и Прикарпатья // Науч. зап. Ужгород. ун-та. **1959а,** № 40. С. 309–319.

(Кулаковская О. П.) Кулаківська О. П. Матеріали до фауны паразитів риб водойм західних областей Украйни // Наук. зап. Львів. наук.-природ. музею АН УРСР. Львів, **1959б.** Т. 7. С. 69–76.

(Кулаковская О. П.) Кулаківська О. П. Паразити риб вірхів'я Пруту // Наук. зап. Львів. наук.-природ. музею АН УРСР. Львів, **1960.** Т. 8. С. 70–82.

Кулаковская О. П. Особенности фауны паразитов рыб карпатских и прикарпатских водоемов // Флора и фауна Карпат. **1963.** № 2. С. 208–211.

Кулаковская О. П. Паразитофауна рыб дельты Дуная // Материалы 7-й сес. Смеш. комис. по рыболовству в водах Дуная. Киев, **1966.** С. 54–58.

(Кулаковская О. П.) Кулаківська О. П. Паразити риб малих річок басейну Припьяті // Пробл. малих річок Украйны. Київ, **1974.** С. 97–98.

Кулаковская О. П., Ивасик В. М. Многолетние изменения паразитофауны некоторых рыб бассейна Днестра // Гидробиол. журн. **1973.** Т. 9, № 1. С. 70–75.
Кулаковская О. П., Коваль В. П. Паразитофауна рыб бассейна Дуная. Киев, **1973.** 210 с.
Кулемина И. В. Паразитофауна молоди некоторых рыб оз. Селигер // Симпоз. по паразитам и болезням рыб и водных беспозвоночных: Тез. докл. М.; Л., **1966.** С. 17–18.
Кулемина И. В. Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л., **1969а.** С. 87–137.
Кулемина И. В. Новые виды эндопаразитических простейших молоди рыб озера Селигер // Зоол. журн. **1969б.** Т. 48, вып. 9. С. 1255–1298.
* **Куперман Б. И.** Ленточные черви рода Triaenophorus – паразиты рыб // Экспериментальная систематика. Экология. М.; Л. **1973.** 207 с.
* **Куперман Б. И., Шульман Р. Е.** Опыт экспериментального исследования влияния температуры на некоторых паразитов леща и щуки // Вестн. Ленингр. ун-та. Л., **1972.** № 3. С. 5–16.
Курашвили Б. Е., Микаилов Т. К., Гогебашвили И. В. Паразитофауна рыб бассейна реки Куры в пределах СССР. Тбилиси, **1980.** 258 с.
* **Кусакин О. Г., Дроздов А. Л.** Филема органического мира. Ч. 1. Пролегомены к построению филемы. СПб., **1994.** 282 с.
Кутикова Л. А. Влияние пищевого режима хозяина на паразитофауну рыб (на примере паразитофауны сайки и других тресковых) // Вестн. ЛГУ. **1950.** № 2. С. 134–141.
Лавров Г. Д. Сезонная и возрастная изменяемость паразитофауны судака: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, **1949а.** 12 с.
Лавров Г. Д. Паразитарная зараженность судаков из р. Волги в Саратовской обл. // Учен. зап. Саратов. педагог. ин-та.**1949б.** № 13. С. 129–140.
Лавров Г. Д. Паразитарная зараженность судаков-сеголеток в районе г. Саратова // Учен. зап. Саратов. педагог. ин-та. **1949в,** № 13. С. 141–144.
Лавров Г. Д. Паразитарная зараженность окуня из Волги в Саратовской области // Учен. зап. Саратов. педагог. ин-та. **1955а.** № 19. С. 159–173.
Лавров Г. Д. Сезонная и возрастная изменяемость паразитофауны судака // Учен. зап. Саратов. педагог. ин-та. **1955б.** № 19. С. 98–158.
Лавров Г. Д. Паразитарная зараженность рыб Волги // Учен. зап. Саратов. педагог. ин-та. **1957.** № 28.С. 124–135.
Лаптев В. И. Паразитофауна прудовых рыб в рыбоводных хозяйствах, расположенных на солончаковых водах // Новое в борьбе с инвазионными болезнями в условиях промышленного рыбоводства. М., **1977.** С. 58–60.
* **Лебедев В. Д.** Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности // Вопр. ихтиол. **1959.** Вып. 12. С. 28–69.
* **Левашов М. М.** Гельминто-фаунистический статус СССР и опыт характеристики гельминтов по эколого-географическим зонам // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. 1950. Т. 6. С. 392–396.
* **Левашов М. М.** К истории и методологии гельминтогеографии // Работы по гельминтологии. М., **1958.** С. 195–199.
* **Левашов М. М.** О принципах изучения географии // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. **1959.** Т. 9. С. 151–154.
* **Линдберг Г. У.** Геоморфология окраинных морей восточной Азии и распространение пресноводных рыб // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. **1946.** Т. 78, № 3. С. 279–300.
* **Линдберг Г. У.** История фауны рыб и территории Палеохуанхе // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. **1947а.** Т. 79, № 2. С. 137–158.
* **Линдберг Г. У.** Происхождение фауны типично пресноводных рыб бассейна Японского моря // Бюл. Моск. о-ва. испыт. природы. Отд. биол. **1947б.** Т. 52, № 3. С. 11–27.
* **Линдберг Г. У.** О влиянии смены фаз трансгрессий и регрессий на эволюцию рыб и рыбообразных // Докл. АН СССР. **1948.** Т. 63, № 1. С. 93–95.
* **Линдберг Г. У.** Недавние крупные колебания уровня океана и биогеография // Землеведение. **1950.** Т. 3 (43). С. 46–59.
* **Линдберг Г. У.** Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.; Л., **1955а.** 334 с.
* **Линдберг Г. У.** История фауны типично пресноводных рыб Западной Европы // Памяти акад. Л. С. Берга. Л., **1955б.** С. 421–442.
* **Линдберг Г. У.** Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л., **1971.** 470 с.
* **Линдберг Г. У.** Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., **1972.** 548 с.
* **Линдберг Г. У.** Значение ныне живущих организмов для познания геологического прошлого // Журн. общ. биологии. **1974.** Т. 35, № 1. С. 3–13.
Лопухина А. М. Заболевания сиговых и амурских рыб при их выращивании в прудовых хозяйствах УССР // Совещ. по болезням рыб, 22–27 марта 1957 г.: Тез. докл. Киев, **1957.** С. 62–63.
Лопухина А. М. Заболевания сиговых и амурских рыб при их выращивании в прудовых хозяйствах УССР // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1959.** Вып. 9. С. 110–113.
Лопухина А. М., Стрелков Ю. А. Экологический анализ паразитофауны взрослых промысловых рыб озера Верхнее Врево // Изв. ГосНИОРХ. **1972.** Т. 80. С. 5–25.

Лопухина А. М., Успенская А. В. Патогенез при инвазионных заболеваниях рыб // Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. М., **1972.** С. 96–106.
Лосева А. В. Об активности протеолитических ферментов мяса палтусов // Изв. ТИНРО. Владивосток, **1972.** Т. 83. С. 35–38.
Лосева А. В. Влияние миксоспоридий на биохимические особенности мяса стрелозубых палтусов // Изв. ТИНРО. **1976.** Т. 99. С. 3–8.
Лосева А. В., Кизеветтер И. В. О влиянии миксоспоридий на технологические свойства мяса стрелозубых палтусов // Изв. ТИНРО. **1976.** Т. 99. С. 8–11.
Лосева Т. Г. Локальные стада густеры оз. Верхнее Врево на основании анализа ее паразитофауны // Рыбохоз. изучение внутр. водоемов. **1974.** № 12. С. 68–72.
Лосева Т. Г. Некоторые итоги экологического анализа паразитофауны густеры // Материалы Всесоюз. совещ. по болезням рыб, 1974 г. М., **1975.** С. 52–61.
Лосева Т. Г. Материалы по паразитофауне карпа, пестрого толстолобика и белого амура в товарно-выростном рыбоводном хозяйстве „Сускан" // Изв. ГосНИОРХ. **1976а.** Т. 113. С. 138–144.
Лосева Т. Г. Паразитофауна густеры Blicca bjerkna (L.) в ее ареале: Экологический анализ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1976б.** 24 с.
Лосева Т. Г., Гуркина Р. М. Сезонные изменения паразитофауны плотвы и густеры озера Верхнее Врево Ленинградской области // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 146–148.
Лукин В. А., Воронин В. Н. О формировании паразитофауны мальков карпа в зависимости от их контакта с производителями // Физиология, морфология сельскохозяйственных животных. Л., **1971.** С. 172–174.
Лукьянцева Е. Н. Паразиты и паразитарные заболевания промысловых рыб Верхне-Чулымских озер (бассейн Оби) // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л., **1968.** С. 73–75.
Лукьянцева Е. Н. Паразитофауна рыб озер юга Красноярского края // Материалы IV науч. конф. зоологов педагог. ин-тов. Горький, **1970.** С. 101–103.
Лукьянцева Е. Н. Паразитофауна рыб Минусинских озер: Фауна, экология, зоогеография: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, **1972.** 17 с.
Лукьянцева Е. Н. Инвазионные заболевания рыб Минусинских озер // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, **1973.** С. 234–235.
Лукьянцева Е. Н. Паразитофауна молоди карася серебряного озера Малый Кызыкуль // Биологические исследования в вузах Красноярского края. Красноярск, **1977.** С. 59–61.
Лукьянцева Е. М. Влияние типа озера на паразитофауну рыб // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, **1979.** С. 83–89.
Лукьянцева Е. Н., Лимонова Л. В. Паразиты рыб Саяно-Шушенского водохранилища // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции: Сб. науч. тр. Новосибирск, **1990.** С. 74–81.
Лукьянцева Е. Н., Титова С. Д. Новые данные о паразитофауне рыб Минусинских озер // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, **1973.** С. 235–236.
Любарская О. Д. Сезонная динамика паразитофауны щуки северной части Куйбышевского водохранилища // Сб. аспирант. работ (естеств. науки). Казань, **1962.** С. 72–80.
Любарская О. Д. Паразитарные заболевания молоди некоторых промысловых рыб Куйбышевского водохранилища // Проблемы паразитологии. Киев, **1963а.** С. 461.
Любарская О. Д. Динамика паразитофауны молоди щуки Волжского отрога Куйбышевского водохранилища // Сб. аспирант. работ (естеств. науки). Казань, **1963б.** С. 54–56.
Любарская О. Д. Возрастные изменения паразитофауны молоди плотвы в Свиянском заливе Куйбышевского водохранилища // Симпоз. по паразитам и болезням рыб в водохранилищах: Тез. докл. М.; Л., **1965а.** С. 15–16.
Любарская О. Д. Сезонные изменения паразитофауны леща, щуки, судака, берша в Волжском отроге Куйбышевского водохранилища // Симпоз. по паразитам и болезням рыб в водохранилищах: Тез. докл. М.; Л., **1965б.** С. 16–17.
Любарская О. Д. Эколого-паразитологические исследования паразитофауны рыб Волжского отрога Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, **1968а.** 25 с.
Любарская О. Д. Паразитофауна молоди промысловых рыб Волжского отрога Куйбышевского водохранилища // Вопросы паразитологии. Казань, **1968б.** С. 49–99.
Любарская О. Д. О цикле развития Henneguya creplini (Bivalvulea, Myxobolidae) // Зоол. журн. **1970.** Т. 49, вып. 3. С. 458–460.
Любарская О. Д., Башко С. А. Эколого-паразитологические исследования молоди рыб Волжского отрога Куйбышевского водохранилища // Вопросы морфологии и экологии беспозвоночных. М., **1971.** С. 56–80.
Любимов Е. А. Закономерности формирования паразитофауны у молоди рыб в зависимости от экологических условий // Бюл. Всесоюз. ин-та эксперим. ветеринарии. **1976.** Вып. 26. 84 с.

Любина Т. В. Паразиты и болезни рыб промысловых водоемов северной зоны Омской области // Сб. науч. работ Сиб. н.-и. вет. ин-та. Омск, **1967**. Т. 15. С. 257–260.

Любина Т. В. Паразитофауна рыб. акклиматизируемых в некоторых водоемах Омской области // Сб. науч. работ Сиб. н.-и. вет. ин-та. Омск, **1968**. Т. 16. С. 223–227.

Любина Т. В. Паразитофауна рыб из оз. Большое Омской области // Сб. науч. работ Сиб. н.-и. вет. ин-та. Омск, **1970**. Т. 18. С. 211–216.

Любина Т. В., Соусь С. М. Некоторые данные о паразитофауне рыб из Ильинских озер Омской области // Сб. науч. работ Сиб. вет. ин-та. Омск, **1967**. Т. 15. С. 252–256.

Ляйман Э. М. Болезни рыб. М., **1939а**. 339 с.

Ляйман Э. М. Некоторые закономерности зараженности рыб паразитами в зависимости от физиологических, экологических и зоогеографических факторов // Тр. Моск. тех. ин-та рыб. хоз-ва и промышленности. **1939б**. Т. 2. С. 157–162.

Максимова А. П. К фауне паразитов рыб озера Балхаш // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. **1962**. Т. 16. С. 145–156.

Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб Кончезера // 10-е совещ. по паразитол. пробл. и природн. болезням. **1959**. Вып. 2. С. 191–192.

Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб озер Карелии (Кончезеро) // Тр. Карел. фил. АН СССР. **1961**. Вып. 30. С. 55–78.

Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Кончезеро: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1964**. 16 с.

Малахова Р. П. Паразитофауна крупной ряпушки „маточных" водоемов Вохтозерской группы // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, **1969а**. С. 11–22. (Тр. Ин-та биологии Карел. фил. АН СССР; Т. 30).

Малахова Р. П. Данные по паразитофауне рыб лососевой р. Писты (бассейн оз. Верхнее Куйто) // VIII сес. учен. совета по проблеме „Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера": Тез. докл. Петрозаводск, **1969б**. С. 183–184.

Малахова Р. П. Паразитофауна некоторых лососевых в бассейне озер Куйто // Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, **1973**. С. 165–167.

Малахова Р. П. Особенности паразитофауны локальных стад щуки Esox lucius L. Сямозера // Экология паразитических организмов в биогеоценозах севера. Петрозаводск, **1982**. С. 26–38.

Малахова Р. П., Иешко Е. П. Изменения паразитофауны рыб Сямозера за прошедшие двадцать лет // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, **1977а**. С. 185–199.

Малахова Р. П., Иешко Е. П. Паразитофауна рыб водоемов системы р. Каменной (басс. Белого моря) // Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск, **1977б**. С. 17–179.

* **Малаховский Д. Б.** История развития озерных бассейнов в районе верхнего течения рек Ловати и Куньи // История озер Северо-Запада. Л., **1967**. С. 93–98.

Малевицкая М. А. Паразитарные заболевания молоди карпа в рыбхозах восточных областей УкрССР // Тр. УкрНИИПРХ. **1952**. Т. 8. С. 118–125.

Малевицкая М. А. К вопросу о смешанных заболеваниях карпа в рыбхозах УССР // Тез. докл. совещ. по болезням рыб. Л., **1957**. С. 66–67.

Малышев И. Г., Спиранти Н. О., Чернова Т. Н. Паразитофауна рыб Ткибульского водохранилища // Сб. науч. тр. ВНИИ прудового рыб. хоз-ва. **1987**. № 50. С. 82–88.

Маргаритов Н. М. Паразиты по някои наши сладководни риби // Варна, **1959**. 21 с.

Маргаритов Н. М. Случай на лентоспороза в ДФС – Самоков // Изв. на опитн. ст. по сладковод. риб. **1963**. Т. 2. С. 39–41.

Маргаритов Н. М. Ихтиопаразитофауна на язовир „Батак" // Годишн. на Софийския ун-т. Биол.-геол.-геогр. ф-т. Кн. 1. Биол. (зоол.). **1964**. Т. 56. С. 105–123.

Маргаритов Н. М. Паразиты и болезни карпа в государственных рыбоводных хозяйствах Болгарии // Изв. ГосНИОРХ. **1976**. Т. 105. С. 40–43.

Маргаритов Н. М. Миксобактериодата – нова болест по рибите у нас // Рибно стопаиство. **1979**. № 7. С. 13–15.

(**Маргаритов Н. М.**) **Margaritov N. M.** Parasites and parasitic diseases of common carp and rainbowtrout in Bulgaria // Parasites and parasitic Diseases of Fish. Abstr. of the 1st Intern. Symp. Ichtyoparasitol. **1983**. P. 61.

Маргаритов Н. М., Шакалия Г. Определение на сроки на спорообразование при Myxosoma cerebralis причинителе на въртеза на дъговатта пъстърва при условиях на ДРС в самоне // Рибно стопанство. **1976**. Т. 23, № 8. С. 1–3.

Мариц Н. М. Паразиты рыб водоемов Молдавской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, **1964**. 16 с.

Мариц Н. М. Об инвазионных заболеваниях рыб в рыбхозах Молдавии // Пробл. паразитологии. Киев, **1967**. С. 482–483.

Мариц Н. М. Паразиты и болезни рыб Приднестровского рыбного хозяйства // Паразиты животных и растений. Кишинев, **1968**. Вып. 3. С. 24–29.

(**Маркевич А. П.**) **Markewitsch A. P.** Zur Kenntnis der Myxosporidien von Süßwasserfischen der Ukraine // Zool. Anz. **1932**. Bd 90, H. 11/12. S. 297–303.

Маркевич А. П. Результаты паразитологического обследования карпов в рыбосовхозах Лен. области // За рыбн. индустрию Севера. **1934а**. № 4–5. С. 33–34.

Маркевич А. П. Паразитарные заболевания рыб и борьба с ними. Л., **1934б**. 100 с.

Маркевич О. П. Матеріали з дослідження фауни паразитів риб озера Юксово (Ленобл.) // Наук. зап. Київськ. ун-ту. **1937**. Т. 3, вип. 4. С. 363–379.

Маркевич О. П. Хвороби прісноводних риб. Київ, **1940**. 167 с.

Маркевич О. П. Паразитофауна риб р. Дніпра заплавних водойм в районі м. Канева // Зб. праць Канівськ. біогеогр. запов. **1947**. Т. 2, вип. 1. С. 21–23.

Маркевич А. П. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. Киев, **1951**. 376 с.

Маркевич А. П., Коваль В. П. Паразитофауна рыб Днепра в районе Каховки // 10-я науч. сес. Киевск. ун-та: Тез. докл. Киев, **1953**. С. 53–60.

Маркевич О. П., Коваль В. П. Паразитофауна риб Азовського моря // Наук. щоричник Київськ. ун-ту за 1956 р. Київ, **1957**. С. 739–740.

Маркевич О. П., Коваль В. П. До паразитофауни риб Каховського водосховища // Наук. щоричник Київськ. ун-ту за 1958 р. Київ, **1959**. С. 313–314.

Маркевич А. П., Исков М. П., Коваль В. П., Черногоренко М. И. Влияние гидростроительства на паразитофауну р. Днепр // Гидробиол. журн. **1976**. Т. 12, № 2. С. 5–12.

Марков Г. С. Общие вопросы современной паразитологии в свете учения И. В. Мичурина и И. П. Павлова: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., **1953**. 36 с.

Маркова Т. Г. Сезонные изменения паразитофауны щуки реки Оки // Зоол. журн. **1958**. Т. 37, вып. 12. С. 1801–1806.

* **Марковский Ю. М.** Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 1: Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. Киев, **1953**. 196 с.

* **Марковский Ю. М.** Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 2: Днепровско-Бугский лиман. Киев, **1954**. 206 с.

Марченко А. М. Миксоболиоз карпов рыбоводных хозяйств Алтайского края // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, **1979**. С. 100–104.

Масленникова Е. И. Паразитофауна карпа в нерестовых и выростных прудах иекоторых рыбхозов Молдавии // IV Всесоюз. совещ. по болезням рыб: Тез. докл. М., **1963**. С. 65–67.

Маховенко Т. Е. Об особенностях паразитофауны различных форм гольцов Salvelinus alpinus L. Камчатки // Паразитология. **1972**. Т. 6, № 4. С. 369–375.

Маштаков А. В. Экологический анализ паразитофауны леща Горьковского водохранилища // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., **1979**. С. 168–176.

Микаилов Т. К. Паразитофауна промысловых рыб реки Куры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, **1958**. 16 с.

Микаилов Т. К. К паразитофауне некоторых промысловых карповых рыб р. Куры // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и с.-х. наук. **1959**. № 6. С. 43–48.

Микаилов Т. К. Особенности формирования паразитофауны рыб Мингечаурского водохранилища // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и мед. наук. **1961**. № 10. С. 67–74.

Микаилов Т. К. К паразитофауне рыб Варваринского водохранилища // Вопросы паразитологии. Баку, **1965**. С. 128–137. (Тр. Ин-та зоологии АзССР; Т. 24).

Микаилов Т. К. Изучение паразитофауны рыб водосборных водоемов Азербайджана // Вопросы паразитологии. Баку, **1969**. С. 160–170.

Микаилов Т. К. Паразитические простейшие храмули в водоемах бассейна р. Куры // Материалы 1-го съезда Всесоюз. о-ва протозоологов. Баку, **1971**. С. 289–291.

Микаилов Т. К. Паразиты рыб водоемов Азербайджана. Баку, **1975**. 296 с.

(**Микаилов Т. К.**) **Mikchaillov T. K.** The properties of parasite fauna of fishes in some storage reservoirs in the greater caucasus within the Azerbaijan SSR // 2nd Int. Sympos. Ichthyoparasitol.: Actual Probl. Fish. Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, **1987**. Abstr. S. J., s. a. P. 59.

Микаилов Т. К., Ибрагимов Ш. Р. Паразитические простейшие рыб рек Ленкоранской природной области (Талыш) // Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. Ч. 1. Киев, **1976**. С. 94–95.

Микаилов Т. К., Ибрагимов Ш. Р. Экология и зоогеография паразитов рыб Ленкоранской природной области. Баку, **1980**. 114 с.

Микаилов Т. К., Ибрагимов Ш. Р. Паразитические простейшие рыб Дивичинского лимана // Протозоологические исследования в Азербайджане. Баку, **1983**. С. 35–37.

Мирончeнко О. Паразитофауна золотого (Carassius carassius) и серебристого карася (Car. auratus gibelio Bloch) оз. Зайсан и р. Черного Иртыша // Учен. зап. Перм. ун-та. **1938**. Т. 3, вып. 2. С. 277–283.

Мирошниченко А. И. Аборигенные и пришлые представители паразитофауны рыб Крыма // 1-й Всесоюз. съезд паразитоценологов. Ч. 3. Киев, **1978**. С. 100–102.

Мирошниченко А. И. Myxobolus tauricus sp. n. – новый вид миксоспоридий (Cnidosporidia: Myxosporidia) крымского усача // Паразитология. **1979**. Т. 13, вып. 4. С. 436–437.

Мирошниченко А. И. Уточнение морфологии спор Myxobolus rotundus Nemĕczek 1911 (Myxosporidia, Myxobolidae) // Паразитология. **1980а.** Т. 14, вып. 1. С. 84–86.
Мирошниченко А. И. Myxobolus impressus sp. n. – новый вид миксоспоридий (Cnidosporidia, Myxosporidia) из пресноводных рыб Крыма // Биол. науки. **1980б.** № 9. С. 38–39.
Мирошниченко А. И. Паразитофауна рыб бассейна реки Салгир // Охрана и рациональное использование природных ресурсов. Симферополь, **1980в.** Вып. 1. С. 121–127.
Мирошниченко А. И. Neomyxobolus olae sp. n. – новый вид миксоспоридий (Myxosporidia, Neomyxobolidae) гольяна // Паразитология. **1981а.** Т. 15, вып. 1. С. 78–79.
Мирошниченко А. И. Паразитофауна усача (Barbus tauricus) из водоемов Крыма // Тез. докл. симпоз. по гидропаразитологии: 4-й съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев, **1981б.** С. 30–31.
Мирошниченко А. И. Паразитофауна пресноводных рыб Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1982.** 23 с.
Мирошниченко А. И. Миксоспоридии рыб Крыма // Вестн. зоологии. **1984.** № 6. С. 16–22.
Мирошниченко А. И. Источники и пути формирования ихтиопаразитофауны Крыма // Болезни и паразиты в тепловодном рыбном хозяйстве. Душанбе, **1987.** № 5. С. 178–180.
Мирошниченко А. И., Рыжкина М. Ю. Паразитофауна рыб Симферопольского водохранилища // IX конф. Украин. паразитол. о-ва. Ч. 5: Тез. докл. Киев, **1980.** С. 52–55.
Мирошниченко А. И., Цыганкова О. Д. Паразитофауна водоемов горного Крыма // IX конф. Украин. паразитол. о-ва. Ч. 3: Тез. докл. Киев, **1980.** С. 79–81.
* **Мирчинк Г. К.** Четвертичная история долины р. Волги // Тр. Комис. по четвертичному периоду. М.; Л., **1935.** Т. 4. С. 5–37.
Митенев В. Н. Новые и малоизученные виды миксоспоридий из рыб Кольского полуострова // Паразитология. **1971.** Т. 5, вып. 6. С. 556–558.
Митенев В. К. Паразитофауна рыб пресноводных водоемов Кольского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1973.** 23 с.
Митенев В. К. К эколого-географическому анализу фауны паразитов рыб рек Кольского полуострова // Материалы рыбохозяйственных исследоваиий Северного бассейна. Мурманск, **1974.** Вып. 21. С. 134–141.
Митенев В. К. Два новых вида паразитов рыб Myxobolilatus schulmani sp. n. и Apiosoma longiciliaris sp. n. из водоемов Кольского полуострова // Паразитология. **1975.** Т. 9, вып. 5. С. 459–461.
Митенев В. К. Паразитофауна рыб реки Пялицы // Тр. ПИНРО. **1977.** Вып. 32. С. 59–76.
Митенев В. К. Эколого-географические особенности паразитофауны рыб Кольского полуострова // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, **1979.** С. 119–133.
Митенев В. К. К экологии миксоспоридий рыб Кольского полуострова // XI сес. учеи. совета по проблеме „Биологические ресурсы Белого моря и внутреиних водоемов Европейского Севера": Тез. докл. Петрозаводск, **1981.** С. 146–147.
Митенев В. К. Специфика адаптивиых свойств у миксоспоридий рыб Кольского полуострова // Паразитология. **1982а.** Т. 16, вып. 4. С. 35–43.
Митенев В. К. Адаптивиые свойства миксоспоридий рыб Кольского полуострова // Паразитология. **1982б.** Т. 17, вып. 2. С. 89–94.
Митенев В. К. Паразитофауна проходных лососей Salmo salar L. и Salmo trutta L. водоемов Кольского полуострова // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, **1984.** С. 88–97.
Митенев В. К. Миксоспоридии рыб Кольского полуострова // Тр. ЗИН АН СССР. **1986.** Т. 155. С. 134–154.
Митенев В. К. Паразитофауна рыб озер Мурманской области // Сб. науч. тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. **1987.** № 50. С. 98–109.
Митенев В. К., Шульман Б. С. Некоторые итоги изучения паразитов Кольского полуострова // Тез. докл. 7-го Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л., **1979.** С. 72–73.
Митенев Б. К., Шульман Б. С. Эколого-географический анализ паразитофауны европейского хариуса Thymallis thymallus (L.) (Thymallidae) в разиых частях его ареала // Вопр. ихтиологии. **1984.** Т. 24, вып. 5. С. 843–854.
Митенев В. К., Шульман Б. С. Проходные рыбы // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты, **1986.** С. 151–160.
Митенев В. К., Шульман Б. С., Кузьмин О. Г. Паразитофауна рыб Серебрянского водохранилища // Рыбохоз. исслед. Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской обл. Мурманск, **1985.** С. 126–141.
* **Михайлов В.** О некоторых вопросах взаимоотношений между первыми промежуточными хозяевами и личинками цестод // Зоол. журн. **1955.** Т. 34, вып. 5. С. 986–991.
* **Мончадский А. С.** О классификации факторов окружающей среды // Зоол. журн. **1958.** Т. 37, вып. 5. С. 680–693.
* **Мончадский А. С.** Понятие о факторах в экологии // Зоол. журн. **1961.** Т. 40, вып. 9. С. 1299–1304.

* **Мончадский А. С.** Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общ. биологии. **1962.** Т. 23, № 5. С. 370–380.
Мосевич М. В. О паразитофауне рыб озер Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИОРХ. **1948.** Т. 27. С. 177–185.
Мусселиус В. А. О паразитофауне растительноядных рыб, акклиматизированных в РСФСР // Тр. ВНИИПРХ. **1965.** Т. 13. С. 55–66.
Мусселиус В. А. Паразиты и болезни растительноядных рыб и меры борьбы с ними. М., **1967.** 82 с.
Мусселиус В. А. Болезни и паразиты пестрого толстолобика в прудовых хозяйствах // VII Всесоюз. конф. по природн. очаговости болезней и общ. вопросам паразитологии. Алма-Ата; Самарканд, **1969а.** С. 47–49.
Мусселиус В. А. Паразиты растительноядных рыб дальневосточного комплекса при выращивании в прудовых хозяйствах СССР // Паразитология. **1969б.** Т. 3, вып. 3. С. 236–243.
Мусселиус В. А. К паразитофауне индийских растительноядных рыб, акклиматизируемых в Средней Азии // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Ташкеит; Фергана, **1972.** С. 223–224.
Мусселиус В. А. Паразиты и болезни растительноядных рыб Дальневосточного комплекса в прудовых хозяйствах СССР // Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., **1976.** Т. 22. 192 с.
Мусселиус-Богоявленская В. А. Инвазии леща и их влияние на организм рыбы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1957.** 18 с.
Мусселиус-Богоявленская В. А. Паразиты и болезни растительноядных рыб дальневосточного комплекса в прудовых хозяйствах СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., **1970.** 30 с.
Нагибина Л. Ф. Паразитофауна рыб „Нового Выгозера" // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 132–145.
Найденова Н. Н. Споровик Ortholinea gobinsi sp. n. из черноморского бычка травяника // Биология моря. Киев, **1968.** Вып. 14. С. 60–62.
Найденова Н. Н. Паразитофауна рыб сем. Gobbiidae Черного и Азовского морей // Проблемы паразитологии. Киев, **1969.** Ч. 2. С. 257–259.
Найденова Н. Н. Паразитофауна рыб сем. Gobiidae Азовского моря // Биология моря. Киев, **1970.** Вып. 20. С. 84–113.
Найденова Н. Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Черного и Азовского морей. Киев, **1974.** 182 с.
Найденова Н. Н., Заика В. Е. Морские виды миксоспоридий оригинального строения и некоторые вопросы эволюции миксоспоридий // Успехи протозоологии. Л., **1969а.** С. 406–407.
Найденова Н. Н., Заика В. Е. Два новых вида простейших из рыб Черного моря // Паразитология. **1969б.** Т. 3, вып. 1. С. 97–101.
Найденова Н. Н., Заика В. Е. Три новых рода Myxosporidia – паразитов рыб Индийского океана // Зоол. журн. **1970.** Т. 49, вып. 3. С. 451–454.
Найденова Н. Н., Шульман С. С., Донец З. С. Тип: Простейшие, Protozoa // Определитель паразитов позвоиочных Черного и Азовского морей. Киев, **1975.** С. 7–52.
* **Наливкин Д. В.** Геология СССР. М., **1962.** 813 с.
Наумова А. М., Мочалкин В. П. О паразитировании Myxobolus pavlovskii на пестрых толстолобиках // Проблемы паразитологии: Материалы VIII иауч. конф. паразитологов УССР. Ч. 2. Киев, **1975.** С. 60–61.
Низова Т. А., Сафрыгина Т. В. Протозойные болезии культивируемых рыб в рыбоводных хозяйствах Азовского бассейна и их профилактика // 8-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб, Астрахань, апр., 1985 г.: Тез. докл. Л., **1985.** С. 102–103.
* **Никаноров Ю. И., Никанорова Е. А.** Рыбы оз. Селигер и их биология // Озеро Селигер и его рыбиые ресурсы. Калинин, **1963.** С. 70–145.
Николаева В. М. Паразитофауна азовской хамсы Engraulis encrasicholus maoticus Pusanov и ее изменения во время миграции хозяина // Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР. **1961.** Т. 14. С. 269–273.
* **Никольский Г. В.** О биологической специфике фаунистических комплексов и зиачении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. **1947.** Т. 26, вып. 3. С. 221–232.
* **Никольский Г. В.** О методике зоогеографических исследований // Вопр. географии. **1951.** Т. 24. С. 263–275.
* **Никольский Г. В.** О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., **1953а.** С. 65–76.
* **Никольский Г. В.** Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., **1953б.** С. 77–90.
* **Никольский Г. В.** Частная ихтиология. М., **1954.** 436 с.
* **Никольский Г. В.** О происхождении китайского автохтонного равнинного комплекса в ихтиофауне // Памяти акад. Л. С. Берга. Л., **1955.** С. 443–448.
* **Никольский Г. В.** Рыбы бассейна Амура. М., **1956.** 551 с.
* **Никольский Г. В.** Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М., **1980.** 182 с.

Никулина В. Гибель карасей в колхозном пруду (от Myxobolus ellipsoides) // Рыбоводство и рыболовство. М., **1962.** № 4. С. 23–24.
Никулина В. Н. Паразитофауна рыб степных озер Алтайского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, **1964.** 17 с.
Никулина В. Н. Паразитофауна окуня степных и лесостепных озер Западной Сибири // Резервы сельскохозяйственного производства. Барнаул, **1968.** С. 189–195.
Никулина В. Н. Паразитофауна рыб водоемов бассейна р. Карасук // Паразиты в природных комплексах северной Кулунды. Новосибирск, **1975.** С. 6–34.
Новикова А. Г. Паразитофауна щуки (Esox lucius) р. Черного Иртыша // Учен. зап. Перм. ун-та. **1938.** Т. 3, вып. 2. С. 251–257.
Новограбленов И. Т. О саранной рыбе. Б. м.: Полярн. звероводство, **1923.**
Ночеров У. О. Паразитофауна рыб в прудовых хозяйствах Кабардино-Балкарской АССР // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 167–169.
Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. Т. 1. Паразитические простейшие. Л., **1984.** 429 с.
* **Орлов Н. П.** Специфичность и патогенность простейших в свете проблемы взаимоотношений паразита и хозяина // Изв. АН КазССР. Сер. паразитол. **1948.** Вып. 6. С. 3–18.
* **Орлов Н. П.** Проблема специфичности в паразитологии и ее значение для решения практических вопросов // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. **1953.** Т. 1. С. 11–14.
Османов С. О. Материалы по паразитофауне рыб Черного моря // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та. **1940.** Т. 30. С. 187–265.
Османов С. О. Паразитофауна и паразитарные болезни рыб Аральского моря // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. М.; Л., **1959.** Вып. 9. С. 192–198.
Османов С. О. Паразитофауна аральского усача // Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР. **1961.** Сообщ. первое (3). С. 3–15; Сообщ. второе (4). С. 32–51; Сообщ. третье (5). С. 17–31.
Османов С. О. К познанию паразитических простейших рыб Узбекистана // Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР. **1963а.** № 4 (14). С. 20–31.
Османов С. О. К зоогеографии паразитов рыб Узбекистана // III Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент, **1963б.** С. 212–213.
Османов С. О. О протозойных болезнях карпа в Ташкентском прудхозе // Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР. **1963в.** № 2 (12).С. 3–13.
Османов С. О. Паразиты рыб Узбекистана // IV Всесоюз. совещ. по болезням рыб: Тез. докл. М., **1963г.** С. 84–85.
Османов С. О. Паразитарное состояние рыб Зеравшанского водохранилища и пути их оздоровления. (Сообщ. первое) // Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР. **1964.** № 4 (18). С. 28–45.
Османов С. О. Некоторые вопросы зоогеографии паразитов рыб Узбекистана // Фаунистика и экология животных. М.; Л., **1965а.** С. 57–60. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 35).
Османов С. О. Зоогеография паразитов речных рыб Узбекистана // Узб. биол. журн. **1965б.** № 3. С. 58–61.
Османов С. О. Паразиты и болезни прудовых рыб Узбекистана. Ташкент, **1965в.** 115 с.
Османов С. О. О двух видах слизистых споровиков рыб Узбекистана // Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР. **1966а.** № 4. С. 85–86.
Османов С. О. Паразиты рыб бассейна Амударьи // Рыбы и гидробиологический режим Южно-Аральского бассейна. Ташкент, **1966б.** С. 261–337.
Османов С. О. Некоторые итоги изучения паразитофауны рыб Аральского моря // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. **1966в.** Вып. 5. С. 201–206.
Османов С. О. О составе и происхождении паразитофауны рыб Аральского моря // Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР. **1967.** № 3–4. С. 57–63.
Османов С. О. Паразиты рыб Узбекистана. Ташкент, **1971.** 532 с.
Османов С. О. Многолетние изменения паразитофауны рыб Аральского моря // Паразитология. **1975.** Т. 9, вып. 6. С. 476–484.
Османов С. О. Вопросы паразитологии Аральского моря (об изменениях паразитологической ситуации за 40 лет). Ташкент, **1976.** 199 с.
Османов С. О. Влияние прогрессирующего осолонения вод Аральского моря на паразитофауну рыб // Болезни и паразиты в тепловодном рыбном хозяйстве. Душанбе, **1987.** № 5. С. 163–166.
Османов С. О., Уразбаев А. И. Борьба с паразитами и болезнями рыб в прудах Каракалпакии // Паразиты рыб и водных беспозвоночных низовьев Амударьи. Ташкеит, **1980.** С. 80–105.
Османов С. О., Юсупов О. К изучению возрастной динамики паразитофауны молоди рыб Даткульского водохранилища // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата, **1977.** С. 129–133.
Османов С. О., Алламуратов Б., Шмелев Г. О паразитах рыб Катта-Курганского водохранилища // Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР. **1962.** № 3 (9). С. 34–43.
Османов С. О., Арыстанов Е. А., Убайдуллаев К. К., Юсупов О. Современное паразитарное состояние промысловых рыб Аральского моря // Вопросы паразитологии Аральского моря. (Об изменении паразитологической ситуации за 40 лет). Ташкент, **1976.** С. 30–141.

Османов С. О., Уразбаев А. Н., Арыстанов Е. А. Прогноз видового состава ихтиопаразитов и профилактика болезней рыб комплекса Туямухонского водохранилища // Паразиты рыб и водных беспозвоночных низовьев Амударьи. Ташкент, **1980.** С. 13–61.
* **Основы** палеонтологии. Т. 2: Бесчелюстные рыбы. М., **1964.** 522 с.
Павлова И. А. Паразиты сигов, акклиматизированных в озере Севан // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 160–166.
* **Павловский Е. Н.** Организм как среда обитания // Природа. **1934.** № 1. С. 80–91.
* **Павловский Е. Н.** Условия и факторы становления организма хозяином паразита в процессе эволюции: Этюды по эволюционной паразитологии // Зоол. журн. **1946.** Т. 25, вып. 4. С. 284–304.
* **Павловский Е. Н., Гнездилов В. Г.** Экспериментальное исследование над плероцеркоидами лентеца широкого в связи с вопросом о круге их потенциальных хозяев // Тр. ВМА. **1939.** Т. 19. С. 97–116.
* **Палеогеография СССР.** Объяснительная записка к Атласу литолого-палеогеографических карт СССР. М., **1975.** Т. 3. 199 с.; Т. 4. 202 с.
(Палий М. А.) Палій М. А. Паразити риб Івано-Франківського (Янівського) ставкового господарства // Наук. зап. Львів. ун-ту. **1949.** Сер. біол. № 16, вип. 5. С. 179–191.
Палий М. А. Паразитофауна прудовых рыб западных областей УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса. **1952.** 11 с.
(Палий М. А.) Палій М. А. Паразитофауна риб Бережанського ставкового господарства // Доп. та повідомул. Львів. ун-ту. Львів, **1953а.** Вип. 4, ч. 2. С. 42–44.
(Палий М. А.) Палій М. А. Нові види слизистих споровиків ставкових риб західних областей УРСР /// Допов. та повідомлення Львів. ун-ту. **1953б.** Вип. 4, ч. 2. С. 44–46.
(Палий М. А.) Палій М. А. Про паразитофауну риб Бережанського ставкового господарства та борьбу з нею // Наук. зап. Львів. ун-ту. **1954.** Сер. біол. № 26, вип. 7. С. 64–80.
Палий М. А. Об ихтиопаразитофауне Зальзецкого прудового хозяйства // Доп. та повідомул. Львів. ун-ту. Львів, **1955.** Вип. 5, ч. 2. С. 19–20.
Палий М. А. Материалы к фауне паразитов рыб Западного Буга // Проблемы паразитологии: Тр. 2-й науч. конф. паразитологов УССР. Киев, **1956.** С. 285–286.
(Палий М. А.) Палій М. А. Паразитофауна промислових видів риб західного Бугу в районі м. Сокаль // Допов. та повідомлення Львів. ун-ту. **1957.** Вип. 7, ч. 3. С. 111–112.
(Палий М. А.) Палій М. А. Фауна паразитів промислових видів риб Залозецького ставу (Тернопільска область) // Біол. збірник Львів. ун-ту. **1958.** Вип. 8. С. 63–73.
(Палий М. А.) Палій М. А. Фауна паразитів риб верхів''я річки Серет в різні сезони // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. Львів, **1962.** Вип. 1. С. 60–67.
Перевезенцева Ю. Н. Паразитарные заболевания молоди некоторых рыб реки Сыр-Дарьи // Изв. АН КазССР. Сер. зоол. **1945.** № 4. С. 53–55.
Пермяков Е. В., Румянцев Е. А. Эколого-фаунистический анализ паразитов сига (Coregonus lavaretus) // Экология паразитических организмов в биогеоценозах севера. Петрозаводск, **1982.** С. 51–58.
* **Петров В. В.** Факторы формирования ихтиофауны Псковско-Чудского водоема // Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., **1947.** Т. 26. С. 3–110.
* **Петрушевская М. Г.** К вопросу о систематике сосальщиков рода Azygia, встречающихся в рыбах СССР // Вестн. ЛГУ. **1962.** Сер. биол. № 3, вып. 1. С. 79–93.
Петрушевский Г. К. Зараженность рыб Финского залива // Изв. Ленингр. ихтиол. ин-та. **1931.** Т. 12, вып. 2. С. 98–103.
Петрушевский Г. К. О заболеваниях рыб в форелевых хозяйствах Ленинградской обл. // Рыбное хоз-во СССР. **1932а.** № 11–12. С. 66–67.
(Петрушевский Г. К.) Petruschewsky G. K. Zur Systematik und Cytologie der Myxosporidia aus einigen Fischen des Weißen Meeres // Arch. Protistenk. **1932б.** Bd 78, H. 3. S. 543–556.
Петрушевский Г. К. Паразитарные заболевания в рыбоводных хозяйствах Ленинградской области // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та. **1937.** Т. 4. С. 167–189.
Петрушевский Г. К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II: Паразиты рыб Онежского озера // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та. **1940.** Т. 30. С. 133–186.
Петрушевский Г. К. Изменение паразитофауны рыб в связи с их акклиматизацией // Тр. проблемн. совещ. ЗИН АН СССР. **1954.** Вып. 4. С. 29–39.
Петрушевский Г. К. О взаимоотношениях между некоторыми паразитами рыб // 8-е совещ. по паразитол. проблемам: Тез. докл. **1955а.** С. 124.
Петрушевский Г. К. К вопросу о паразитоценозах у рыб // Тр. ЗИН АН СССР. **1955б.** Т. 21. С. 44–52.
Петрушевский Г. К. К вопросу о причине гибели линей в озерах Литовской ССР // Изв. ВНИОРХ. **1957а.** Т. 42. С. 331.
Петрушевский Г. К. О заболевании рыб Белого моря // Изв. ВНИОРХ. **1957б.** Т. 42. С. 278–283.
Петрушевский Г. К. Паразитофауна сельдевых Черного моря // Изв. ВНИОРХ. **1957в.** Т. 42. С. 304–315.

Петрушевский Г. К. Изменение паразитофауны рыб при их акклиматизации // Основные проблемы паразитологии рыб. **1958а.** С. 256–266.

Петрушевский Г. К. Паразитарные заболевания лососевых рыб на рыбоводных заводах и в хозяйствах // Вопр. ихтиологии. **1958б.** Вып. 10. С. 162–171.

Петрушевский Г. К., Бауер О. Н. Паразитарные заболевания рыб Сибири и их рыбохозяйственное и медицинское значение // Изв. ВНИОРХ. **1948а.** Т. 27. С. 195–216.

Петрушевский Г. К., Бауер О. Н. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири // Изв. ВНИОРХ. **1948б.** Т. 27. С. 217–231.

Петрушевский Г. К., Бауер О. Н. Борьба с заболеваниями форели в прудовых хозяйствах // Изв. ВНИОРХ. **1948в.** Т. 27, С. 244–246.

Петрушевский Г. К., Быховская И. Е. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 1. Паразиты рыб озер района Кончезера // Тр. Бород. биол. ст. **1935.** Т. 8, № 1. С. 15–77.

Петрушевский Г. К., Шульман С. С. Паразитарные заболевания рыб в промысловых водоемах СССР // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., **1958.** С. 301–320.

Петрушевский Г. К., Мосевич М. В., Щупаков И. Г. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша // Изв. ВНИОРХ. **1948.** Т. 27. С. 67–96.

Петрушевский Г. К., Позднякова (Вихрова) М. Н., Шульман С. С. Паразиты рыб Браславских озер Белоруссии // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 337–338.

Пименова Л. П. К изучению паразитофауны рыб в озерах Красноярского края // Сб. науч. работ Сиб. н.-и. вет. ин-та. **1970.** Вып. 18. С. 217–219.

Платонова Т. А. Паразитофауна некоторых рыб озера Севан // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1963.** Т. 21. С. 209–220.

Погорельцева Т. П. Матеріали до паразитофауни риб північносхідної частини Чорного моря // Праці Ін-ту зоол. АН УРСР. **1952.** Вип. 8. С. 100–120.

Погорельцева Т. П. Сезонная и возрастная изменчивость паразитофауны черноморской ставриды (Trachurus trachurus L.) // Тр. Карадаг. биол. ст. **1959.** Вып. 15. С. 110–116.

Погорельцева Т. П. Материалы к изучению паразитических простейших рыб Черного моря // Проблемы паразитологии. Киев, **1964.** С. 16–29. (Тр. Укр. респ. о-ва паразитологов; Вып. 3).

Подлипаев С. А. Жир в спорах и цистах некоторых слизистых споровиков // Паразитология. **1972.** Т. 6, вып. 6. С. 506–508.

Подлипаев С. А. Полисахариды в спорах миксоспоридий семейства Myxobolidae // Паразитология. **1974.** Т. 8, вып. 6. С. 535–542.

(Подлипаев С. А., Шульман С. С.) Podlipaev S. A., Schulman S. S. The Nature of the Iodinophilous Vacuole in Myxosporidia // Acta Protozool. **1978.** Vol. 17, N 1. P. 109–124.

Позднякова (Вихрова) М. И. Паразиты рыб озер Пестово и Велье (Новгородской области) // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 335–336.

* **Полосин А. Ф.** Проблемы Л-ниньо // Обзорная информ. Сер. 9. Промокеанология. ЦНИИТИРХ. М., **1975.** Вып. 2. С. 1–27.

* **Полянский Ю. И.** О происхождении и эволюции некоторых экологических комплексов паразитических простейших // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та. **1948.** Т. 70. С. 1–22.

Полянский Ю. И. Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР: Паразиты рыб Баренцева моря // Тр. ЗИН АН СССР. **1955.** Т. 19. С. 5–170.

Полянский Ю. И. Зоогеографическая характеристика паразитофауны морских рыб СССР // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., **1958.** С. 231–246.

* **Полянский Ю. И.** О некоторых морфологических закономерностях в эволюции паразитических животных // Паразитол. сб. Л., **1969.** Т. 4. С. 208–220.

(Полянский Г., Кулемина И.) Poljansky G., Koulemina I. La Parasitofaune de fueldues jeunes Poissons d'eau douce // Ann. Parasitol. **1965.** T. 40, N 3. P. 255–260.

* **Полянский Ю. И., Райков И. Б.** Роль полиплоидии в эволюции простейших // Цитология. **1960.** № 2. С. 509–518.

* **Полянский Ю. И., Хейсин Е. М.** Спорные вопросы построения системы простейших. 1. Разделение типа простейших на подтипы: Систематика Plasmodroma, кл. Mastigophora // Зоол. журн. **1964а.** Т. 43, вып. 11. С. 1601–1609.

* **Полянский Ю. И., Хейсин Е. М.** Спорные вопросы построения системы простейших. 2. Систематика кл. Sarcodina, Sporozoa, Ciliophora // Зоол. журн. **1964.** Т. 43, вып. 12. С. 1754–1767.

Полянский Ю. И., Шульман С. С. Возрастные изменения паразитофауны рыб // Тр. Карел. фил. АН СССР. Сер. паразитол. **1956.** № 4. С. 3–26.

Пронин Н. М. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский север) // Вопросы географии и биологии. Чита, **1966.** С. 120–160.

Пронин Н. М. Новый вид миксоспоридий – паразит хариусов озера Хубсугул // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. Иркутск; Улан-Батор, **1972.** С. 148–151. (Тр. Советско-Монгол. комплекс. экспедиции; Вып. 1).

Пронин Н. М. Myxobolus mongolicus nov. sp. и другие паразиты Oreoleuciscus potanini (Kessler) из озера Хиргис-Нур (МНР) // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. Иркутск; Улан-Батор, **1973.** С. 468–475. (Тр. Советско-Монгол. комплекс. экспедиции; Вып. 2).

Пронин Н. М. О некоторых видах паразитов рыб – новых или редких для фауны Забайкалья // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томском гос. ун-те. **1977а.** Т. 8. С. 56–59.

Пронин Н. М. Годовые изменения зараженности паразитами селенгинской расы омуля // Тр. Бурят. ин-та естеств. наук. **1977б.** Вып. 21. С. 56–61.

Пронин Н. М., Пронина С. В. О резистентности окуня и гольяна к некоторым инвазиям при кислородном голодании // Фаунистические и экологические исследования в Забайкалье. Улан-Удэ, **1977.** С. 37–46. (Тр. Бурят. ин-та естеств. наук БФСО АН СССР; Вып. 15).

Пронин Н. М., Пронина С. В. Сфероспороз почек окуня // Паразитология. **1985.** Т. 19, № 3. С. 238–241.

Пронин Н. М., Пронина С. В. Экологические и микроморфологические аспекты взаимоотношений в паразитарных системах миксоспоридии–рыбы // Паразитология, **1986а.** Т. 20, № 3. С. 169–173.

Пронин Н. М., Пронина С. В. Сравнительный анализ взаимоотношений в хозяино–паразитных системах (рыба–простейшие, рыбы–гельминты) // 5-й съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва (Тольятти, 15–19 сентября 1986 г.): Тез. докл. Ч. 1. Куйбышев, **1986б.** С. 162–163.

Пронин Н. М., Тугарина П. Я. Эколого-географический анализ хариусовых Палеарктики // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР): Тез. докл. Тюмень, **1971.** С. 51–52.

Пронин Н. М., Шагдуров Б. Х. Возрастные изменения паразитофауны озера Гусиное // Фауна, морфология и экология паразитов позвоночных животных Забайкалья. Улан-Удэ, **1977.** С. 56–67.

Пронин Н. М., Шигаев С. Ш. Паразитофауна щуки озера Гусиное // Фауна, морфология и экология паразитов позвоночных животных Забайкалья. Улан-Удэ, **1977.** С. 45–55.

Пронина С. В. Патомикроморфология почек косогольского хариуса при паразитировании Myxobolus noblei Konovalov, 1966 // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции: Сб. науч. тр. Новосибирск, **1990.** С. 94–99.

Пронина С. В., Пронин Н. М. Цитохимическая характеристика миксоспоридий Henneguya cerebralis (Myxosporidia, Myxobolidae) и патогистологические изменения у косогольского хариуса при миксоспоридозе // Паразитология. **1985.** Т 19, № 2. С. 139–146.

Пронина С. В., Батсух П., Бадамбямбаа М. Взаимоотношения в паразито-хозяинной системе Myxobolus noblei–косогольский хариус // Природные условия и ресурсы некоторых районов Монгольской Народной Республики: Тез. докл. Улан-Батор, **1986.** С. 96–97.

Пугачев О. Н. Генезис паразитофауны лососевых // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 86–87.

Пугачев О. Н. Паразитофауна чукучана (Catostomus catostomus) из реки Колымы // Паразитология. **1980а.** Т. 14, вып. 6. С. 511–513.

Пугачев О. Н. Генезис паразитофауны лососевых рыб Евразии // Паразитология. **1980б.** Т. 14, вып. 5. С. 403–410.

Пугачев О. Н. Паразитофауна пресноводных рыб северо-востока Азии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1981.** 21 с.

Пугачев О. Н. Паразитические простейшие пресноводных рыб Северо-Востока СССР // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Т. 31. **1983.** С. 158–177.

Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л., **1984.** 156 с.

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

Размашкин Д. А. Паразитофауна сигов, акклиматизированных в озере Увильды // Тр. 5-й науч. конф. паразитологов УССР. Киев, **1966.** С. 494–495.

Размашкин Д. А. Болезни и паразиты в озерных рыбоводных хозяйствах Западной Сибири // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Сб. науч. тр. Новосибирск, **1990.** С. 15–31.

Размашкин Д. А., Скрипченко Э. Г. Болезни рыб в сибирских рыбхозах // За дальнейший подъем прудового рыбоводства в Сибири и на Урале. Свердловск, **1965.** С. 56–62.

Размашкин Д. А., Скрипченко Э. Г. Болезни рыб в прудовых хозяйствах Западной Сибири и Урала // Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюмень, **1967.** С. 89–96.

Размашкин Д. А., Ширшов В. Я. Паразитофауна и болезни карпа в озерных хозяйствах юга Тюменской области // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 87–88.

Размашкин Д. А., Кашковский В. В., Скрипченко Э. Г. Изучение паразитов рыб Сибири и Европейского Севера // Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. М., **1972.** С. 36–46.

Размашкин Д. А., Осипов А. С., Ширшов В. Я., Альбетова Л. М. Паразитофауна и болезни пеляди в водоемах Тюменской обл. // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, **1978.** С. 94–100.

* **Райков И. Б.** Реорганизация ядерного аппарата у инфузорий и вопрос о происхождении их двуядерности // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. **1957.** № 3. С. 21–37.

* **Райков И. Б.** Кариология простейших. Л., **1967.** 260 с.
* **Райков И. Б.** Ядро простейших. Л., **1978.** 328 с.
Ракова В. М. Инвазии язя и орфы и влияние их на организм рыбы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1954.** 15 с.
Ракова В. М. Изменение лейкоцитарной формулы крови язя и орфы при инвазиях // Тр. Мосрыбвтуза. **1955.** Вып. 7. С. 166–171.
Ракова В. М. О паразитофауне орфы // Вопросы ихтиологии. М., **1959.** Вып. 13. С. 182–188.
* **Расс Т. С.** Инхтиофауна Каспийского моря и некоторые вопросы ее истории // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. **1951.** Т. 6. С.105–116.
* **Расс Т. С., Линдберг Г. У.** Современные представления о естественной системе ныне живущих рыб // Вопр. ихтиологии. М., **1971.** Т. 11, вып. 3. С. 380–407.
Рауцкис Э. Ю. Паразиты основных промысловых рыб озера Дуся // Тр. АН ЛитССР. Сер. 13. **1970.** Т. 2 (52). С. 109–118.
Рауцкис Э. Ю. Данные о сезонной динамике паразитофауны окуня озера Дуся // Acta parasitol. Lituanica. **1971а.** Т. 10. Р. 123–128.
Рауцкис Э. Ю. Сезонная изменчивость паразитофауны щуки озера Дуся // Acta parasitol. Lituanica. **1971б.** Т. 10. Р. 129–136.
Рауцкис Э. Ю. Миксоспоридии (Protozoa) плотвы и окуня озер южной части Литовской ССР // Материалы 1-го съезда Всесоюз. о-ва протозоологов. Баку, **1971в.** С. 296–297.
Рауцкис Э. Ю. Зараженность леща паразитами в разнотипных озерах // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974а.** С. 212–215.
Рауцкис Э. Ю. Сезонные изменения паразитофауны щуки в некоторых озерах с разным термическим режимом // Acta parasitol. Lituanica. **1974б.** Т. 12. Р. 63–75.
Рауцкис Э. Ю. Сравнительная характеристика паразитофауны леща озер Дуся, Обялия, Шлавантас и Галстас, отличающихся разным термическим режимом // Тр. АН ЛитССР. Сер. В, биол. науки. **1975а.** Т. 4. С. 87–94.
Рауцкис Э. Ю. Экологический анализ паразитофауны леща, вселенного в оз. Дуся // Проблемы паразитологии: Материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР. Ч. 2. Киев, **1975б.** С. 127–128.
Рауцкис Э. Ю. О заражении щуки паразитическими простейшими в разнотипных озерах // Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. Ч. 1. Киев, **1976.** С. 119–120.
Рауцкис Э. Ю. Сезонная зараженность окуня паразитами в разнотипных по термическому режиму озерах Обялия, Шлавантас и Галстас // Тр. АН ЛитССР. **1977.** Сер. С, № 4 (80). С. 63–73.
Рейнсоне А. Д. Паразитофауна промысловых рыб озер ЛитССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, **1955а.** 19 с.
Рейнсоне А. Д. Материалы по паразитофауне рыб озера Сивер // Тр. Ин-та биологии АН ЛатССР. **1955б.** № 2. С. 191–205.
Рейнсоне А. Д. Паразитофауна карпа в прудхозах „Рита аусма" и „Пирмридниекс" // Тр. Ин-та биологии АН ЛатССР. **1958.** № 7. С. 169–177.
Рейнсоне А. Д. Паразитофауна рыб промысловых озер Латвийской ССР // Тр. Ин-та биологии АН ЛатССР. **1959.** № 8. С. 145–162.
(Реусс Г.) Reuss H. Neue Myxosporiden von Süsswasserfischen. // Бюл. СПб. Академии наук. **1906.** Сер. 5, № 25. С. 199–205.
* **Решетников Ю. С.** Экология и систематика сиговых рыб. М., **1980.** 302 с.
Решетникова А. В. Паразитофауна некоторых промысловых рыб Черного моря: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Л., **1954.** 13 с.
Решетникова А. В. Паразитофауна кефали Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. **1955а.** Т. 13. С. 71–95.
Решетникова А. В. К изучению паразитофауны рыб Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. **1955б.** Т. 13. С. 105–121.
Решетникова А. В. Паразитофауна рыб пресноводных водоемов Крыма // Тр. Карадаг. биол. ст. **1957.** Т. 14. С. 82–91.
Решетникова А. В. Паразитофауна и заболевания рыб Цимлянского водохранилища // Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ. **1965.** Т. 1. С. 201–215.
Решетникова А. В. Паразитофауна молоди рыб Цимлянского водохранилища // Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ. **1967а.** Т. 3. С. 186–205.
Решетникова А. В. Паразиты рыб нижнего бьефа Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС // Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ. **1967б.** Т. 3. С. 299–321.
* **Решетняк В. В.** Акантарии. Л., **1981.** 222 с. (Фауна СССР. Нов. серия; № 123).
Родюк Г. Н. Паразитофауна рыб Атлантического сектора Антарктики (о. Южная Георгия и Южно-Шетландские острова) // Симпоз. по паразитологии и патологии морских организмов: Тез. докл. совет. участников. Л., **1981.** С. 102–104.
Родюк Г. Н. (Rodjuk G. N.) Паразитофауна рыб атлантического сектора Антарктики (остров Южная Георгия и Южные Шетландские острова). Parasitic fauna of the fishes of the atlantic part of the Antarctic (South Georgia Island and South Shetland Isles) // NOAA Techn. Rept. NMFS. **1985.** N 25. P. 31–32.
* **Ройтман В. А.** Гельминтофауна рыб бассейна реки Зеи и ее эколого-географическая характеристика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1963а.** 18 с.
* **Ройтман В. А.** Зоогеографическая характеристика и пути формирования гельминтофауны рыб р. Зеи (бассейн Амура) // Helmintol., **1963б.** Bd 4. S. 404–412.
* **Ройтман В. А.** Нематоды рыб бассейна реки Зеи // Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР. **1963в.** Т. 13. С. 253–300.
* **Роман Е.** К вопросу о паразитофауне солнечной рыбы Lepomis gibbosus (L.), акклиматизированной в Дунае // Докл. АН СССР. **1953.** Т. 89, № 4. С. 765–768.
Ростовщиков С. А. О фауне слизистых споровиков рыб Таджикистана // Докл. АН ТаджССР. **1952.** № 2. С. 47–52.
* **Рубцов И. А.** К эволюции желудочных оводов (Gastrochilidae) в связи с историей их хозяев // Зоол. журн. **1939.** Т. 18, вып. 4. С. 663–684.
* **Рубцов И. А.** Филогенетический параллелизм паразитов и хозяев и его значение в систематике и биогеографии // Успехи соврем. биологии. **1940.** Т. 13, вып. 3. С. 430–456.
Румянцев Е. А. Паразитофауна ряпушки и плотвы озер системы Куйто // Вопросы гидробиологии водоемов Карелии. Петрозаводск, **1964.** С. 194–203.
Румянцев Е. А. Паразитофауна локальных стад ряпушки и плотвы озера Среднее Куйто // Вопросы биологии, Новгород, **1966а.** С. 175–180. (Учен. зап. Новгород. голов. гос. пед. ин-та; Т. V).
Румянцев Е. А. Изменения паразитофауны некоторых рыб в зависимости от их возраста // Симпозиум по паразитам и болезням рыб и водных беспозвоночных: Тез. докл. М.; Л., **1966б.** С. 23–25.
Румянцев Е. А. Паразитофауна ряпушки и плотвы озер Куйто и ее динамика в зависимости от возраста хозяина // Учен. зап. Карел. пед. ин-та. **1966в.** Т. 19. С. 78–91.
Румянцев Е. А. Экологическое исследование паразитофауны ряпушки и плотвы озер системы Куйто (Карел. АССР): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1966г.** 20 с.
Румянцев Е. А. Влияние минерализации воды пресных озер на паразитов рыб // 10-я сес. учен. совета по проблеме „Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера". Сыктывкар, **1977.** С. 112–113.
Румянцев Е. А. Паразиты рыб Вешкелицких озер // Экология паразитических организмов в биогеоценозах севера. Петрозаводск, **1982.** С. 59–71.
Румянцев Е. А., Пермяков Е. В. Паразиты и болезни рыб в озерных и прудовых хозяйствах Карелии и методы борьбы с ними // Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства. М., **1977.** С. 87–88.
Румянцев Е. А., Пермяков Е. В., Дрижаченко Е. Л. Паразитофауна рыб Пяозера // Болезни рыб и борьба с ними. М., **1979.** С. 149–172.
* **Рустамов А. К.** Фаунистический комплекс – единица орнитогеографического анализа // V Прибалт. орнитол. конф.: Тез. докл. Тарту, **1963.** С. 173–175.
Ручьева Г. И. Паразитофауна чебака, или сибирской плотвы, Rutilus lacustris оз. Зайсан и р. Черного Иртыша // Учен. зап. Перм. ун-та. **1938.** № 3, вып. 2. С. 267–277.
Рыбак В. Ф. Паразиты рыб озера Сегозера (средняя Карелия) // Экология паразитических организмов. Петрозаводск, **1985.** С. 53–65.
* **Сабанеев Л. П.** Жизнь и ловля пресноводных рыб. Киев, **1976.** 666 с.
Саидов Ю. С., Алигаджиев А. Д., Атаев А. М., Газимагомедов А. А., Ломакин В. В., Хайбулаев К. Х. Предварительные результаты работы Каспийской паразитологической экспедиции (1966–1968) // Вопросы морской паразитологии. Киев, **1970.** С. 110–112.
Сапожников Г. И., Васильков Г. В. Миксоболиоз толстолобиков // Ветеринария. М., **1974.** № 8. С. 76–77.
Сапожников Г., Казаченко Н. Г. Изучение лейкоцитарной формулы у толстолобиков при миксоболиозе // Бюл. Всесоюз. ин-та. эксперим. ветеринарии. **1975.** Т. 20. С. 37–39.
Сапожников Г. И., Исков М. П., Ладухин А. И. Хлоромиксоз растительноядных рыб и карпа в прудах Ивано-Франковского рыбокомбината // Тез. докл. симпоз. гидропаразитологов при 4-м съезде Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев, **1981.** С. 36–38.
Сапожников Г. И., Исков М. П., Антонов П. П. Картина крови при хлоромиксозе растительноядных рыб // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Материалы 14-й науч. конф. Ташкент, **1983.** С. 331–333.
* **Световидов А. Н.** Об особенностях некоторых биполярных ареалов морских рыб и о причинах, их обусловивших // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Л., **1949а.** Т. 81. С. 44–52.
* **Световидов А. Н.** О географическом распространении сельдевых в связи с некоторыми вопросами зоогеографии северных частей Атлантического и Тихого океанов // Тр. 2-го Всесоюз. геогр. съезда. Л., **1949б.** Т. 3. С. 184–191.
Световидов А. Н., Шульман С. С. Связь состава паразитофауны некоторых групп рыб с параллелизмом в их экологии и распространении // Зоол. журн. **1960.** Т. 39, вып. 12. С. 1866–1870.

* **Северцов А. Н.** Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., **1939.** 591 с.
Семенова И. В., Триленко В. А., Ковальская М. Г., Соколов В. И., Вербицкая И. Н., Попов А. П., Белецкая В. А., Смоленникова А. П. Эпизоотологическая ситуация по хлоромиксозу лососевых на рыбоводных заводах и опыт их оздоровления // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 97–99.
Серак Е. И. Паразитофауна рыб Лукомльского озера // Проблемы паразитологии. Ч. 2. Киев, **1969.** С. 271–288.
Сербинов И. Л. Главнейшие паразиты и болезни украинских промысловых рыб, мальков и икры // Вюл. Всеукраин. гос. Черноморско-Азовск. науч.-промысл. опыт. ст. **1923.** № 2–3. С. 1–9.
Серегина Л. Я., Исков М. П. Паразитофауна рыб Днепра в зоне Каневского водохранилища // Проблемы паразитологии: Материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР. Ч. 2, Киев, **1975.** С. 164–165.
Сидоров Е. Г. Паразиты рыб водоемов Иргиз-Тургайского бассейна // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии АН КазССР. **1956.** № 1. С. 232–250.
Сидоров Е. Г. Паразиты рыб реки Нуры и Нуринского водохранилища // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. **1958.** Т. 9. С. 32–41.
Сидоров Е. Г. Паразитофауна рыб водохранилищ центрального Казахстана // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1959.** Вып. 9. С. 134–137.
Сидоров Е. Г. Паразиты рыб водоемов центрального Казахстана // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. **1960.** № 14. С. 88.
Сидоров Е. Г. Паразиты рыб водоемов центрального Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, **1962.** 18 с.
* **Синицын В. М.** Палеогеография Азии. М.; Л., **1962.** 266 с.
Синицын Д. Ф. Практическое руководство для исследования и определения паразитов человека и домашних животных. 1. Простейшие. М., **1915.** 173 с.
Скрипченко Э. Г. Паразитофауна леща Новосибирского водохранилища // Науч.-тех. бюл. ГосНИОРХ. **1961.** № 13–14. С. 97–100.
Скрипченко Э. Г. Динамика паразитофауны рыб Новосибирского водохранилища за 5 лет его существования // Изв. ГосНИОРХ. **1964.** Т. 57. С. 157–160.
Скрипченко Э. Г. Формирование паразитофауны рыб Новосибирского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, **1965.** 18 с.
Скрипченко Э. Г. Сезонные изменения фауны паразитов язя Новосибирского водохранилища // Вопросы зоологии. Томск, **1966.** С. 84–86.
Скрипченко Э. Г. Паразитофауна рыб в разных участках водохранилища Новосибирской ГЭС // Материалы III зоол. конф. педагог. ин-тов РСФСР. Волгоград. **1967.** С. 240–242.
Скрипченко Э. Г. О сфероспорозе карпа // Проблемы паразитологии. Ч. 2: Тр. VI науч. конф. паразитологов УССР. Киев, **1969.** С. 272–273.
Скрипченко Э. Г., Размашкин Д. А. Паразитофауна рыб в прудовых хозяйствах Сибири и Урала // Волезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР): Тез. докл. Тюмень, **1971.** С. 55–58.
Скрипченко В. Г., Соусь С. М., Никулина В. Н. Малоизвестные виды паразитов рыб водоемов лесостепной зоны Западной Сибири // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Новосибирск, **1971.** Вып. 5. С. 121–129.
Скрипченко Э. Г., Размашкин Д. А., Кашковский В. В. Паразитофауна рыб в прудовых хозяйствах Сибири и Урала // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, **1976.** С. 118–124.
Скрипченко Э. Г., Соусь С. М., Черемисина О. И., Волгин М. В., Изотов Г. П. Паразиты и болезни рыб прудов-охладителей и рыбоводной установки с оборотным водоснабжением // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции: Сб. науч. тр. Новосибирск, **1990.** С. 55–61.
* **Слепян Э. И.** Специфичность возбудителей патологических новообразований на растениях // Чтения памяти Николая Александровича Холодковского, 1962 г. М.; Л., **1964.** С. 22–93.
Слухай В. В. Некоторые данные о фауне простейших, паразитирующих в рыбах реки Северский Донец (в среднем течении) // Проблемы паразитологии: Тр. 6-й науч. конф. паразитологов УССР. Киев, **1956.** С. 287.
Слухай В. В. Протопаразитофауна ельця Данилевского з р. Сіверського Дінця (в середній течії) // Доп. АН УРСР. **1961.** № 1. С. 112–114.
Слухай В. В. Матеріали до вивчення паразитичних найпростійших риб бассейну Сіверського Дінця // Доп. АН УРСР. **1964.** № 3. С. 408–411.
Слухай В. В. Новый вид слизистых споровиков (Myxosporidia) // Бестн. зоологии. Киев, **1967.** № 2. С. 79–80.
Слухай В. В. О систематическом положении некоторых видов рода Myxidium (класс Cnidosporidia) // Проблемы паразитологии: Материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР. Ч. 2. Киев, **1975.** С. 175–176.

Смирнова К. В. Паразитофауна рыб Дона и Цимлянского водохранилища // Изв. ВНИОРХ. **1954.** Т. 34. С. 179–198.
Смирнова К. В. Паразитофауна рыб Цимлянского и Манычских водохранилищ // Тр. н.-и. биол. ин-та. **1957.** Вып. 4. С. 103–115. (Учен. зап. Ростов. ун-та; Т. 58).
Смирнова К. В. Динамика паразитофауны рыб Цимлянского водохранилища за 5 лет его существования // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1959.** Вып. 9. С. 123–128.
Смирнова К. В. Паразитофауна сазана промысловых водоемов Казахстана // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, **1970.** Вып. 6. С. 276–282.
Смирнова К. В. Изменения в паразитофауне рыб оз. Балхаш за последние десять лет // Изв. АН КазССР. **1971.** Сер. биол. № 2. С. 47–52.
Смирнова К. В., Каирова Н. К вопросу о паразитофауне рыб некоторых озер Целиноградской области // Рыбные ресурсы Казахстана и их использование. Алма-Ата, **1970.** Вып. 6. С. 285–290.
(Смирнова Л. Т.) Smirnova L. T. Patology of carp blood infested by Haemogregarina // Hydrobiologia. **1971.** Vol. 37, N 1. P. 1–6.
* **Солдатов В. К.** Исследование биологии лососевых Амура. 1. СПб., **1912.** 223 с.
Соломатова В. П., Лузин А. В., Ярмолинский А. А. Влияние теплых вод Конаковской ГРЭС на зараженность молоди плотвы миксоспоридиями // Паразитология. **1976.** Т. 10, вып. 6. С. 514–518.
Соусь С. М. Формирование паразитофауны рыб, интродуцированных в озеро Ик Омской области // Вопросы сельскохозяйственного рыбоводства и гидробиологии Западной Сибири. Барнаул, **1967.** С. 193–196.
Соусь С. М. Паразиты рыб в озерах северной лесостепи Омской области // Сб. науч. работ Сиб. н.-и. вет. ин-та. **1968.** Т. 16. С. 228–233.
Соусь С. М. Паразиты рыб озер лесостепной зоны Западной Сибири (фауна, экология, влияние заморов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, **1969.** 17 с.
Соусь С. М. Фауна паразитов рыб озер и прудов юга Западной Сибири // Паразиты в природных комплексах северной Кулунды. Новосибирск, **1975.** С. 183–196.
Соусь С. М. Экологическая характеристика фауны паразитов рыб озер лесостепной зоны Западной Сибири // Охрана и преобразование лесостепи Западной Сибири. Новосибирск, **1976.** С. 187–219.
Соусь С. М., Головко В. И. Материалы к познанию паразитов рыб р. Турхан // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР): Тез. докл. Тюмень, **1971.** С. 62–66.
Соусь С. М., Любаш Т. В. Паразиты промысловых рыб оз. Большой Уваш // Докл. зоол. совещ. Томск. ун-та. **1964.** С. 99.
Соусь С. М., Бочарова Т. А., Головко Г. И., Гундризер А. Н. Межгодовые изменения структуры паразитофауны золотого и серебряного карасей в озерах Западной Сибири // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции: Сб. науч. тр. Новосибирск, **1990.** С. 40–48.
Степанова Г. А. Паразитофауна молоди белого амура в хозяйствах дельты Волги // Тр. Касп. НИИРХ. **1971.** Т. 26. С. 250–251.
Степанова Г. А. Паразитофауна карпов в прудах Астраханской области // Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства. М., **1977.** С. 102–103.
Столяров В. П. К паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. **1952.** Т. 71, вып. 4. С. 261–285.
Столяров В. П. Паразитофауна промысловых рыб Рыбинского водохранилища за первые семь лет его существования // Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР. **1954а.** Вып. 4. С. 54–56.
Столяров В. П. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. **1954б.** Т. 72, вып. 4. С. 160–189.
Столяров В. П. Паразитарные болезни рыб верхней Волги на участках Ярославской и Калининской областей // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. **1955.** № 9. С. 180–200.
Столяров В. П. Паразитическая фауна рыб Рыбинского водохранилища и закоиомерности ее формирования: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., **1959.** 99 с.
* **Страхов Н. М.** Историческая геология. М., **1938.** 494 с.
* **Страхов Н. М.** Основы исторической геологии. Ч. 2. М., **1948.** 396 с.
Стрелков Ю. А., Шульман С. С. Итоги работ Амурской ихтиопаразитологической экспедиции, 1957–1959 гг. // Вопр. ихтиологии. **1964.** Т. 4, вып. 1. С. 162–177.
Стрелков Ю. А., Шульман С. С. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. **1971.** Т. 25. С. 196–292.
Стрелков Ю. А., Чернышева Н. Б., Юнчис О. Н. Закономерности формирования паразитофауны молоди пресноводных рыб в естественных водоемах // Fourth intern. congr. of parasitol. Short communications, Sect. C, Warszawa, **1978.** P. 194–195.

Стрижак О. М. Влияние подогретых вод на морфологию и биологию миксоспоридий рода Myxobolus, паразитирующих у леща // Проблемы паразитологии. Киев, **1972а.** Ч. 2. С. 299–300.
Стрижак О. М. Влияние подогретых вод ГРЭС на некоторые морфологические и биологические особенности миксоспоридий рода Myxobolus, паразитирующих у леща // Рыбохозяйственное изучение внутренних ресурсов. Киев, **1972б.** № 8. С. 37–41.
Стрижак О. М. Влияние подогретых вод, сбрасываемых Конаковской ГРЭС, на паразитофауну леща и плотвы Иваньковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1973.** 20 с.
Суворов Е. К. Болезни рыб. М., **1931.** 111 с.
Сулимов А. Д., Соколов Ф. В. К изучению паразитофауны рыб Тувы // Проблемы паразитологии. Киев, **1967.** С. 501–502.
Сухенко Г. Е. О паразитофауне рыб реки Днепра в районе Киевского водохранилища // Рыбное хозяйство. Киев, **1965.** Вып. 2. С. 130–135.
Сциборская Т. В. Паразитофауна некоторых рыб реки Печоры // Рыбы бассейна Верхней Печоры. М., **1947.** С. 209–217.
Сциборская Т. В. Паразитофауна пинагора Белого моря // Работы морск. биол. ст. Карело-Фин. ун-та. **1949.** Вып. 1. С. 145–151.
* **Сычевская Е. К.** История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов // Рыбы Монгольской Народной Республики. М., **1983.** С. 223–227.
* **Сычевская Е. К.** Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии: Совместная Советско-монгольская палеонтологическая экспедиция. М., **1986.** 157 с. (Труды; Вып. 29).
* **Сычевская Е. К., Лебедев В. Д.** Пресноводная неогеновая ихтиофауна Котловины Больших озер // Фауна мезозоя и кайнозоя Западной Монголии. М., **1972.** С. 49–57.
* **Таранец А. Я.** Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. ЗИН АН СССР. **1936.** Т. 4. С. 483–540.
* **Тахтаджян А. Л.** Система и филогения цветковых растений. М.; Л., **1966.**
Телль Х. И. Паразитофауна рыб озера Выртсъярви: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, **1955.** 24 с.
Телль Х. И. О сезонных изменениях зараженности рыб паразитами в Эстонской ССР // Симпоз. по паразитам и болезням рыб и водн. беспозвоночным: Тез. докл. Л., **1966.** С. 27–28.
Телль Х. И. Паразиты хищных рыб оз. Выртсъярви // Гидробиол. исследов. **1974.** Вып. 6. С. 163–176.
Телль Х. И. Паразиты леща оз. Выртсъярв // Ежегод. Эст. о-ва естествоиспыт. **1976.** Т. 64. С. 234–240.
Терехов П. А. Паразиты некоторых промысловых рыб Таганрогского залива // II Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням морских животных. Калининград, **1976.** С. 60–62.
* **Тимофеев В. А.** Строение кутикулы Schistocephalus pungitii на разных фазах его развития в связи с особенностями питания цестод // Электронная и флуоресцентная микроскопия клетки. М.; Л., **1965.** С. 50–60.
Тимофеева С. В., Марасаева Е. Ф. Паразитофауна двух форм трески Кандалакшского залива Белого моря // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, **1984.** С. 62–76.
Тимофеева С. В., Марасаева Е. Ф. Паразитофауна ледовитоморской наваги Eleginus navaga (Pallas) юго-восточной части Баренцева моря // Эколого-физиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. Л., **1987.** С. 94–101. (Тр. Мурман. биол. ин-та).
Тимофеева С. В., Марасаева Е. Ф. Паразитофауна прибрежной трески и наваги Белого моря // Современные проблемы гидробиологии Баренцева моря. Апатиты, **1988.** С. 57–65.
Тимошечкина Л. Г. Динамика паразитофауны леща Горьковского водохранилища // Экология гельминтов. Ярославль, **1978.** Вып. 2. С. 72–80.
Титова С. Д. Паразиты рыб бассейна реки Томи // Тр. Томск. ун-та. Томск, **1946.** № 97. С. 137–150.
Титова С. Д. Паразитофауна лососевых рыб бассейна р. Оби // Учен. зап. Томск. ун-та. **1947.** № 6. С. 76–83.
Титова С. Д. Паразиты и болезни рыб в водоемах Томской области и меры борьбы с ними // Тр. Томск. ун-та. **1951.** № 115. С. 59–70.
Титова С. Д. Паразиты рыб реки Чулымы // Заметки по фауне и флоре Сибири. Вып. 17. Томск, **1953.** С. 35–40.
Титова С. Д. Паразиты рыб Пелецкого озера // Тр. проблемн. совещ. ЗИН АН СССР. **1954а.** Вып. 4. С. 79–84.
Титова С. Д. Паразитофауна рыб реки Бии // Учен. зап. Томск. ун-та. **1954б.** № 21. С. 87–100.
Титова С. Д. Паразитофауна карповых, акклиматизированных в Западной Сибири // 8-е совещ. по паразитол. пробл.: Тез. докл. **1955.** С. 151–152.
Титова С. Д. Паразитофауна леща озера Убинского // Изв. ВНИОРХ. **1957а.** Т. 42. С. 166–174.
Титова С. Д. Заболевания рыб водоемов Западной Сибири // Совещ. по болезням рыб, 22–27 марта 1957 г.: Тез. докл. Л., **1957б.** С. 102–103.
Титова С. Д. Паразитофауна рыб и межвидовые отношения их сочленов // Докл. совещ. по общ. вопр. биологии, посвящ. 100-летию дарвинизма. Томск, **1959.** С. 203–205.

Титова С. Д. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск, **1965.** 172 с.
Титова С. Д., Гундризер А. Н., Пронин Н. М. Зоогеографический анализ паразитофауны рыб водоема Сибирского округа Ледовитоморской провинции // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР): Тез. докл. Тюмень, **1971.** С. 69–73.
* **Трофименко В. Я.** К вопросу о генезисе гельминтофауны пресноводных рыб азиатской Субарктики // Изв. АН СССР. Сер. биол. **1969.** № 6. С. 912–918.
* **Турдаков Ф. А.** Ихтиофауна среднеазиатских нагорий и вопрос о происхождении ихтиофауны Средней Азии // Зоол. журн. **1946.** Т. 25, вып. 6. С. 543–550.
* **Турдаков Ф. А.** Рыбы Киргизии. Фрунзе, **1952.** 171 с.
* **Турдаков Ф. А.** Рыбы Киргизии. Изд. 2-е. Фрунзе, **1963.** 283 с.
Убайдуллаев К. К. Паразиты молоди основных промысловых рыб Аральского моря // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата, **1966а.** С. 134–139.
Убайдуллаев К. К. Паразитофауна молоди основных промысловых рыб Аральского моря // Рыбы и гидробиологический режим Южно-Аральского бассейна. Ташкент, **1966б.** С. 337–367.
Убайдуллаев К. К. Возрастная динамика паразитофауны молоди леща и сазана в Аббасском заливе Аральского моря в первые месяцы после выклева // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л., **1968.** С. 118–119.
Убайдуллаев К. К. Паразитофауна молоди основных промысловых рыб дельты Аму-Дарьи и юга Аральского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, **1969.** 17 с.
У Бао-хуа. Об изменении паразитофауны рыб Невской губы за четверть века // Вестн. ЛГУ. **1961.** Сер. биол. № 21, вып. 4. С. 62–72.
* **Уголев А. М.** Пристеночное (контактное) пищеварение. М.; Л., **1962.** 170 с.
* **Уголев А. М.** Мембранное пищеварение. Л., **1972.** 368 с.
* **Уголев А. М.** Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л., **1985.** 545 с.
Уразбаев А. Паразиты рыб в прудах рисосеющих совхозов Каракалпакии // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии животных. Ташкент, **1972.** Вып. 5, ч. 2. С. 55–58.
Уразбаев А. Миксоспоридии рыб в прудах Каракалпакии // Узб. биол. журн. **1973.** № 2. С. 65–70.
Успенская А. В. Биология, распространение и рыбохозяйственное значение Myxosoma cerebralis – возбудителя вертежа форели // VIII совещ. по паразитол. проблемам: Тез. докл. М.; Л., **1955а.** С. 155–156.
Успенская А. В. К биологии и распространению Myxosoma cerebralis (Hofer, 1903) Plehn, 1905 – возбудителя вертежа форели // Докл. АН СССР, **1955б.** Т. 105, № 5. С. 1132–1135.
Успенская А. В. Вертеж лососевых в хозяйствах Советского Союза и меры борьбы с ним // Совещ. по болезн. рыб 22–27 марта 1957 г.: Тез. докл. **1957а.** С. 104–105.
Успенская А. В. Экология и распространение возбудителя вертежа форелей Myxosoma cerebralis в прудовых хозяйствах Советского Союза // Изв. ВНИОРХ. **1957б.** Т. 42. С. 43–52.
Успенская А. В. Методические указания по борьбе с вертежом лососевых. Л., **1959.** 22 с.
Успенская А. В. О способах питания вегетативных стадий Myxidium lieberkuehni (Myxosporidia) // Симпоз. по паразитам и болезням рыб и водных беспозвоночных Балтийской провинции: Тез. докл. М.; Л., **1966а.** С. 28.
Успенская А. В. О способе питания вегетативных стадий Myxidium lieberkuehni // Acta Protozool. **1966б.** Vol. 4, fasc. 10. P. 81–88.
Успенская А. В. Ультратонкое строение некоторых стадий Myxidium gasterostei Noble, 1943 // Acta Protozool. **1969.** Vol. 7, fasc. 7. P. 71–79.
Успенская А. В. Ультратонкое строение некоторых видов миксоспоридий // Материалы 1-го съезда Всесоюз. о-ва протозоологов. Баку, **1971.** С. 93.
Успенская А. В. Исследования механизма действия полярных капсул миксоспоридий рыб // Науч. конф. Ин-та цитологии АН СССР „К 15-летию института": Тез. докл. Л., **1972а.** С. 94–95.
Успенская А. В. Ультраструктура стрекательного аппарата миксоспоридий Sphaeromyxa cottidarum // Цитология. **1972б.** Т. 14, № 6. С. 779–782.
Успенская А. В. Механизм действия стрекательного аппарата миксоспоридий // Немышечные формы подвижности: Тез. докл. М., **1975а.** С. 57–59.
Успенская А. В. Цитофотометрические исследования ядерного цикла миксоспоридий Sphaeromyxa elegeni // Цитология, **1975б.** Т. 17, № 2. С. 200–205.
Успенская А. Б. Ядерный цикл миксоспоридий по данным цитофотометрии // Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. Ч. 1. Киев, **1976а.** С. 140–141.
(Успенская А. В.) Uspenskaja A. V. The nuclear cycle of Myxosporidia according to cytophotometry // Acta protozool. **1976б.** Vol. 15, N 3. P. 301–313.
Успенская А. В. Механизм действия стрекательного аппарата у миксоспоридий // Немышечные формы подвижности. Пущино, **1976в.** С. 102–108.
Успенская А. В. Экструсомы беспозвоночных // Движение немышечных клеток и их компонентов. Л., **1977.** С. 73–103.

Успенская А. В. Плоидность ядер спорообразующих клеток Myxidium perniciosum // Цитология. **1978а.** Т. 20, № 11. С. 1331–1333.

Успенская А. В. Биологические особенности инвазионной стадии Myxosoma cerebralis (Myxosporidia, Myxosomatidae) // Паразитология. **1978б.** Т. 12, вып. 1. С. 15–20.

Успенская А. В. Электронно-микроскопические, цитохимические и цитофотометрические исследования представителей рода Sphaeromysa (Myxosporidia), паразитирующих: у морских рыб // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979а.** С. 111–112.

Успенская А. В. О питании вегетативных стадий Myxosoma cerebralis (Hofer, 1903) Plehn, 1905 (Myxosporidia) // Паразитология. **1979б.** Т. 13, вып. 2. С. 169–171.

(Успенская А. В.) Uspenskaja A. V. Further investigation of the nuclear cycle of Myxosporidia with aid of cytophotometry // J. Protozool. **1979в.** Vol. 26. P. 37.

Успенская А. В. Сравнение результатов цитофотометрических и электронно-микроскопических исследований спорогенеза у миксоспоридий из разных систематических групп // Цитология. **1981а.** Т. 23, № 5. С. 570–580.

(Успенская А. В.) Uspenskaja A. V. Results of cytophotometric investigations of the nuclear ploidy in Myxosporidia of different taxonomic groups // Progress in protozoology. VI Intern. congr. protozool.: Abstr. Warszawa, **1981б.** P. 377.

Успенская А. В. Изучение ультратонкого строения и цитохимических особенностей Kudoa quadratum (Thélohan, 1895) (Myxosporidia: Multivalvulea) // Симпоз. по паразитологии и патологии морск. организмов: Тез. докл. сов. участников. Л., **1981в.** С. 107–108.

Успенская А. В. Исследования ультратонкого строения поверхности, способов питания и типов обмена у плазмодиев миксоспоридий из разных мест обитания // Экологические аспекты паразитологии. Л., **1982а.** С. 46–52. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 108).

Успенская А. В. Новые данные о жизненном цикле и биологии миксоспоридий (Protozoa) // Докл. АН СССР. **1982б.** Т. 262, № 2. С. 503–507.

Успенская А. Б. Ультратонкое строение так называемых „цист" некоторых видов миксоспоридий // Паразитология. **1982в.** Т. 16, вып. 1. С. 13–18.

(Успенская А. В.) Uspenskaja A. V. New data on the life cycle and biology of Myxosporidia // Arch. Protistenk; **1982г.**, Bd 126. S. 309–338.

Успенская А. В. Цитология миксоспоридий. Л., **1984.** 145 с.

Успенская А. В. (Uspenskaya A. V.) Исследования ультраструктуры и цитохимические особенности Kudoa quadratum. Investigations of the ultrastructure and cytochemical peculiarities of Kudoa quadratum (Thelohan, 1895), (Myxosporidia, multivalvulea) // NOAA Techn. Rept NMFS. **1985а.** N 25. P. 61–62.

Успенская А. В. Жизненный цикл и физиология миксоспоридий // 8-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб, Астрахань, апр., 1985 г.: Тез. докл. Л., **1985б.** С. 145.

Успенская А. В. Особенности спорогенеза миксоспоридии Kudoa quadratum по данным электронной микроскопии // Паразитология. **1987а.** Т. 21, № 4. С. 582–585.

(Успенская А. В.) Uspenskaya A. V. Особенности паразито-хозяинных отношений у внутриклеточных миксоспоридий. Peculiarities of host–parasite relation in intracellular myxosporidia // 2nd Intern. Symp. Ichthyoparasitol.: Actual Probl. Fish Parasitol. Tihany, Sept. 27–Oct. 3. **1987б.** Abstr. S. l., s. a., 100.

Успенская А. В. Особенности паразито-хозяинных взаимоотношений при внутриклеточном паразитировании миксоспоридий // Паразитология. **1988.** Т. 22, № 3. С. 196–200.

* **Флеров К. К., Беляева Е. И., Яновская Н. М.** и др. Зоогеография палеогена Азии. М., **1974.** 275 с.

Флоринская А. А. Паразитофауна рыб Ангары в зоне будущего Усть-Илимского водохранилища // IV Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 276–279.

Флоринская А. А. Паразиты и болезни рыб Братского водохранилища // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, **1976.** С. 27–34.

Хаджийски З. Миксоспоридиози по промишлените видове риби в Атлантическия океан // Рибно стопанство. **1979.** Т. 26, № 8. С. 13–15.

Хаджийски З. Болести по някои морски риби, отглеждани в изкуствени условия // Рибно стопанство. **1980.** Т. 27, № 2. С. 28–31.

Хайбулаев К. Х., Алигаджиев А. Д., Гудов А. Х., Тагирбеков Р. В. К изучению паразитов и болезней растительноядных рыб в водоемах Дагестана // Итоги и перспективы рыбохозяйственного использования растительноядных рыб. Киев, **1977.** С. 126–127.

Ха Ки. Паразиты некоторых рыб Алольской группы озер // Паразитол. Сб. ЗИН АН СССР. **1964.** Т. 22. С. 196–206.

Ха Ки. Некоторые миксоспоридии пресноводных рыб Северного Вьетнама // Acta Protozool. Warszawa, **1971.** Vol. 8, fasc. 22. P. 283–298.

Хари Б. И. Некоторые дегидрогеназы вегетативных стадий Myxidium lieberkuehni // Современные проблемы паразитологии: Тез. докл. и сообщ. IV съезда Всесоюз. о-ва протозоологов. Л., **1987.** С. 51.

Хейсин Е. М. О системе споровиков (класс Sporozoa, тип Protozoa) // Зоол. журн. **1956.** Т. 35, вып. 9. С. 1281–1298.

* **(Хейсин Е. М., Полянский Ю. И.) Cheissin E. M., Poljansky G. I.** On the taxonomic system of Protozoa // Acta Protozool. **1963.** Vol. 1, fasc. 31. P. 328–351.

Хейсин Е. М., Шульман С. С., Винниченко Л. П. Строение спор Myxobolus // Цитология. **1961.** Т. 3, № 6. С. 662–667.

Хохлов П. П., Пугачев О. Н. О формировании паразитофауны рыб северо-востока Азии // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, **1979.** С. 43–55.

Хохлова А. Н. Паразитофауна рыб оз. Щучье Еравно–Хоргинской озерной системы // Гидробиология и гидропаразитология Прибайкалья и Забайкалья. Новосибирск, **1985.** С. 68–78.

Христов В. В. Болезни прудовых рыб Таджикистана // Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства. М., **1977.** С. 112–114.

Чаплина А. М. Паразитофауна рыб Днепровского водохранилища после его восстановления // Вестн. НИИ гидробиологии (Днепропетров. ун-т). **1955.** Т. 11. С. 147–154.

Чаплина А. М. Формирование паразитофауны и болезни рыб в малых водоемах степной зоны Украины // Проблемы паразитологии: Материалы VIII науч. конф. паразитологов УССР. Ч. 2. Киев, **1975.** С. 244–245.

Чаплина А. М., Анцышкина Л. М. Паразитофауна рыб системы среднего течения Днепра на участке Кременчуг–Днепродзержинск // Вестн. НИИ гидробиологии (Днепропетров. ун-т). **1960.** Т. 12. С. 241–252.

(Чаплина А. М., Анцышкина Л. М.) Чаплина О. М., Анцішкіна Л. М. Матеріали до паразитофауни риб малих річок північного приазовья // Допов. АН УРСР. **1961.** № 2. С. 247–250.

Чащин М. А. Динамика паразитофауны щуки в зависимости от сезона и типа водоема в бассейне реки Вятки // Тр. Киров. с.-х. ин-та. **1957.** Т. 12, № 24. С. 57–62.

* **Чепик Л. Г.** Деятельность пищеварительных ферментов карпа в различные сезоны года // Изв. АН ЛатССР. Рига, **1964а.** № 11. С. 202.

* **Чепик Л. Г.** Влияние температуры на активность пищеварительных ферментов карпа // Изв. АН ЛатССР. Рига, **1964б.** № 11. С. 208.

Чепурная А. Г. Некоторые особенности биологии Myxobolus pavlovskii у пестрого толстолобика // Сб. науч. тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., **1987.** № 50. С. 75–79.

Черенкова В. А. Паразитофауна малоценных и сорных рыб Свияжского залива Куйбышевского водохранилища // Вопросы паразитологии. Казань, **1968.** Т. 126, кн. 3. С. 112–133.

Черепанов В. В. Паразитофауна рыб, акклиматизированных в бассейне Байкала // Зоол. журн. **1962.** Т. 41, вып. 10. С. 1568–1571.

Чернова Т. Н. Материалы по паразитофауне карпа в Джапанском прудовом хозяйстве // Тр. н.-и. рыбохоз. ст. Грузии. **1962.** Т. 7. С. 26–28.

Чернова Т. Н. Паразитофауна растительноядных рыб во время карантинизации их в Грузии // Тр. н.-и. рыбохоз. ст. Грузии. **1964.** Т. 9. С. 67–72.

Чернова Т. Н. К изучению фауны слизистых споровиков рыб некоторых водоемов Западной Грузии // Тр. н.-и. рыбохоз. ст. Грузии. **1967.** Т. 12. С. 12–21.

Чернова Т. Н. Материалы по паразитофауне рыб некоторых водоемов Западной Грузии // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоиочных. Реф. докл. Л., **1968.** С. 124–125.

Чернова Т. Н. Новый вид миксоспоридий Chloromyxum colchicus Chernova sp. nov. из желчного пузыря плотвы // Сообщ. АН ГрузССР. **1969.** Т. 59, № 3. С. 731–732.

Чернова Т. Н. Новые виды слизистых споровиков (Myxosporidia) рыб некоторых водоемов Западной Грузии // Вестн. зоологии. **1970а.** № 2. С. 60–64.

Чернова Т. Н. К изучению паразитофауны рыб оз. Палеостоми // Вопросы морской паразитологии: Материалы 1-го Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням морских животных. Киев, **1970б.** С. 132–134.

Чернова Т. Н. Паразитофауна рыб некоторых водоемов Колхидско-Анатолийского участка: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1973.** 30 с.

Чернова Т. Н. Паразитофауна рыб некоторых водоемов Колхидско-Анатолийского участка // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 288–292.

Чернова Т. Н. Паразитофауна рыб озера Джапана и особенности ее формирования // 1-й Всесоюз. съезд паразитоценологов. Ч. 3. Киев, **1978.** С. 168–170.

Чернова Т. Н., Малышев И. Г., Спиранти Н. О. Паразитофауна молоди растительноядных рыб в Джапанском рыбхозе // Итоги и перспективы использования растительноядных рыб. Киев, **1977.** С. 135–136.

Чернова Т. Н., Малышев И. Г., Спиранти Н. О. Паразитофауна рыб Тхибульского водохранилища // Болезни и паразиты в тепловодном рыбном хозяйстве. Душанбе, **1987.** № 5. С. 180–182.

Черногоренко М. И., Комарова Т. И., Кулаковская О. П. Эколого-паразитологическая характеристика водных животных Килийской дельты Дуная // Лимнологические исследования Дуная. Киев, **1969.** С. 359–367.

Чернышева Н. Б. Паразитофауна молоди налима // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: Тез. докл. Л., **1968.** С. 127–128.
Чернышева Н. Б. О биологии Shaerospora cristata Schulman, 1962 у молоди налима (Lota lota) // Паразитология. **1973.** Т. 7, вып. 6. С. 485–487.
Чернышева Н. Б. Влияние некоторых факторов среды на паразитических простейших с молоди хищных рыб // Изв. ГосНИОРХ. **1975.** Т. 93. С. 117–120.
Чернышева Н. Б. Формирование паразитофауны молоди налима, щуки и окуня озера Врево // Экология паразитов рыб. Л., **1979а.** С. 108–142. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 140).
Чернышева Н. Б. Сравнительный анализ паразитофауны молоди рыб различной биологии // Экология паразитов рыб. Л., **1979б.** С. 157–163. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 140).
Чернышева Н. Б. Экологический анализ паразитофауны молоди налима, щуки и окуня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1980.** 22 с.
Чернышева Н. Б., Юнчис О. Н. Биология миксоспоридий молоди некоторых видов рыб // Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. Ч. 1. Киев, **1976.** С. 147–148.
Чечина А. С. Заболевания рыб в прудовых хозяйствах БССР // Уч. зап. Белорус. гос. ун-та. Минск, **1953.** Т. 17. С. 274–277.
Чечина А. С. Заболевания рыб и меры борьбы с ними в прудовых хозяйствах БССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. **1957.** 11 с.
Чечина А. С. Сезонные и возрастные изменения паразитофауны карпов в прудовых хозяйствах Белорусской ССР // Тр. БелНИИРХ. **1960а.** Т. 3. С. 107–118.
Чечина А. С. Паразитофауна рыб некоторых озер Белорусской ССР // Тр. БелНИИРХ, **1960б.** Т. 3. С. 197–202.
Чечина А. С. Важнейшие заболевания карпов в прудовых хозяйствах Белоруссии // Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск, **1962а.** С. 111–128.
Чечина А. С. Систематический обзор паразитов рыб в прудовых хозяйствах Белоруссии // Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск, **1962б.** С. 129–140.
Чечина А. С., Малевицкая М. А., Кононова Н. Э. Влияние акклиматизации карликового сомика на его паразитофауну // Докл. АН СССР. **1953.** Т. 88, № 1. С. 173–175.
Чиаберашвили Е. А. Паразитофауна рыб р. Риони и ее притоков // Сб. тр. Груз. зоовет. ин-та. Тбилиси, **1962.** Т. 33. С. 29–33.
Чугалинская Л. О. Паразитофауна рыб Краснодарского водохранилища // Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства. М., **1977.** С. 114–115.
Шагдуров Б. Х. К изменчивости спор миксоспоридии Henneguya psorospermica Thelohan, 1895 (Myxosporidia) – паразита рыб // Тр. Бурят. ин-та естеств. наук. **1977.** Вып. 18. С. 110–112.
Шакова Н. Д. Влияние паводков на паразитофауну рыб бассейна р. Кубани // Паразитология, **1969а.** Т. 3, вып. 3. С. 399–405.
Шакова Н. Д. Миксоспоридии нижнего и среднего течения р. Кубани // Паразитология. **1969б.** Т. 3, вып. 1. С. 92–96.
Шакова Н. Д. Паразитофауна рыб бассейна реки Кубани: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1969а.** 26 с.
Шакова Н. Д., Кабанова Р. М., Лосева Т. Г. Миксоспоридии рыб среднего течения р. Кубани // Материалы III зоол. конф. педагог. ин-тов РСФСР. Волгоград, **1967.** С. 256–259.
Шаповалова Г. И. Изменения паразитофауны рыб озера Сартлан в связи с созданием озерного хозяйства // Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства. М., **1977.** С. 115–117.
Шевченко Н. Н. Паразитофауна рыб р. Донца // 3-я экол. конф. Киев. ун-та: Тез. докл. Киев, **1954.** Т. 1. С. 292–296.
Шевченко Н. Н. Паразиты рыб реки Северного Донца в среднем течении // Тр. НИИ биологии и биол. фак. Харьков. ун-та. **1956.** № 23. С. 269–301.
Шевченко Н. Н. О весенней паразитофауне некоторых видов рыб нижнего течения Сев. Донца // Тр. НИИ биологии и биол. фак. Харьков. ун-та. **1957.** № 26. С. 5–12.
Шевченко Н. Н., Белянисова Л. К. О паразитофауне биоценоза Печенежского водохранилища на 6-й год после залития // Вестн. Харьков. ун-та. Сер. биол. **1970.** № 39. Вып. 2. С. 54–57.
* **(Шевяков В. Г.) Schewiakoff W.** Acantharia // Fauna a flora del golfo di Napoli. Roma; Berlin, **1926.** 755 S. (Monographie; N 37).
Шемчук В. Р., Сверба В. А., Остапчук А. А. Паразитофауна рыб некоторых хозяйств юга Украины // Рыбное хозяйство. Респ. межвед. темат. науч. сб. **1977.** Вып. 25. С. 71–75.
Шестаковская Е. В., Низова Г. А. Паразиты и болезни рыб в водоемах Азовского бассейна // III Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979.** С. 115–116.
Ширпов В. Я. Паразиты местных рыб и их эпизоотическое значение в озерных хозяйствах Тюменской области // Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. М., **1977.** С. 124–125.
Шишпикова Р. Л. Материалы к паразитофауне рыб озера Выртсъярв // Изв. ВНИОРХ. **1957.** Т. 42. С. 270–278.

* **Шмальгаузен И. И.** Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., **1938.** 144 с.
* **Шмальгаузен И. И.** Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л., **1939.** 230 с.
* **Шмальгаузен И. И.** Основы эволюционного процесса в свете кибернетики // Проблемы кибернетики. М., **1960.** Т. 4. С. 121–150.
* **Шмальгаузен И. И.** Кибернетические вопросы биологии // Кибернетика в монографиях // Новосибирск, **1968.** Т. 4. 223 с.
Шполянская А. Ю. Инвазии карасей и их влияние на организм рыбы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., **1953.** 16 с.
* **Штегман Б. К.** Основы орнитогеографического деления Палеарктики. М.; Л., **1938.** 164 с. (Фауна СССР. Птицы; Т. 1, вып. 2).
Шульман Б. С. К адаптации паразитов в условиях Крайнего Севера // Тез. докл. 9-й науч. конф. паразитологов УССР. Киев, **1980.** Ч. 4. С. 178–179.
Шульман Б. С. Экологические особенности паразитофауны рыб бассейна реки Туломы (Кольский полуостров) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, **1983.** 20 с.
Шульман Б. С. Сезонная и годичная динамика жизненных циклов некоторых миксоспоридий (Myxosporidia) рыб Кольского полуострова // 8-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб, Астрахань, апр., 1985 г.: Тез. докл. Л., **1985.** С. 151–152.
Шульман Б. С. Chloromyxum mitenevi sp. n. – новый вид миксоспоридий (Nyxosporidia, Sphaerosporidae) карповых рыб (Cyprinidae) // Паразитология. **1987.** Т. 21, № 2. С. 156–157.
Шульман Б. С. Жизненные циклы некоторых миксоспоридий рыб Кольского полуострова // Паразитология. **1989.** Т. 23, № 3. С. 216–221.
Шульман Б. С., Митенев Б. К. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб бассейна реки Тулома // Сб. науч. тр. ВНИИ прудо.-рыб. хоз-ва. **1987.** № 50. С. 89–98.
Шульман Р. Е. Паразитофауна пресноводных рыб Белого моря // Тр. Гельминтол. лаборатории АН СССР. **1950.** Т. 4. С. 275–278.
Шульман Р. Е. Общий анализ паразитофауны рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л., **1969.** С. 200–213.
Шульман Р. Е. О закономерностях и факторах, обусловливающих сезонную динамику заражения рыб паразитами // Экол. и эксперимент. паразитология. Л., **1979.** Вып. 2. С. 117–136.
Шульман Р. Е. Экспериментальное исследование индивидуальной восприимчивости некоторых карповых рыб к гидродактилюсам // Вестн. ЛГУ. Л., **1982.** № 3. С. 22–29.
Шульман Р. Е., Богданова Л. К. Паразитофауна локальных стад рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л., **1969.** С. 137–167.
Шульман Р. Е., Гроздилова Т. А. Изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер в следующие друг за другом годы // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л., **1969.** С. 167–200.
Шульман Р. Е., Кулемина И. В. Обзор паразитов рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л., **1969.** С. 13–59.
Шульман Р. Е., Чернышева Н. Б. Паразитофауна отдельных видов рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л., **1969.** С. 59–87.
Шульман С. С. Паразиты рыб водоемов Латвийской ССР // Тр. Гельминтол. лаборатории АН СССР. **1950.** Т. 4. С. 278–281.
Шульман С. С. Новые и малоизученные слизистые споровики Белого моря // Зоол. журн. **1953.** Т. 32, вып. 3. С. 384–393.
Шульман С. С. Значение данных по паразитам рыб для смежных дисциплин // Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР. **1954а.** Вып. 4. С. 153–162.
Шульман С. С. Обзор фауны паразитов осетровых рыб СССР // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. **1954б.** Т. 72, вып. 4. С. 190–255.
* **Шульман С. С.** О специфичности паразитов рыб // Зоол. журн. **1954в.** Т. 33, вып. 1. С. 14–25.
Шульман С. С. Паразитофауна сельди, корюшки и наваги Белого моря // Тр. Карело-финск. фил. АН СССР. **1956.** Сер. паразитол. Т. 4. С. 50–67.
Шульман С. С. Паразиты рыб восточной части Балтийского моря // Совещ. по болезням рыб, 22–27 марта 1957 г.: Тез. докл. Л., **1957а.** С. 113–114.
Шульман С. С. Паразиты рыб Жижицких озер (Великолукской обл.) // Изв. ВНИОРХ. **1957б.** Т. 42. С. 336–337.
Шульман С. С. К вопросу о патогенности слизистого споровика Myxobolus exigiis и связанных с ним эпизоотиях // Изв. ВНИОРХ. **1957в.** Т. 42. С. 328–329.
Шульман С. С. Специфичность паразитов рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. М.; Л., **1958а.** С. 109–122.
Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб СССР // Основные проблемы паразитологии рыб. Л., **1958б.** С. 184–230.
Шульман С. С. Основные направления эволюции в отряде Myxosporidia // Зоол. журн. **1959а.** Т. 3, вып. 10. С. 1481–1497.
Шульман С. С. Новая система миксоспоридий // Вопросы паразитологии Карелии. Петрозаводск, **1959б.** С. 33–47. (Тр. Карел. фил. АН СССР; Т. 14).

Шульман С. С. Паразиты рыб восточной части Балтийского моря // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. **1959в.** Вып. 9. С. 184–187.
Шульман С. С. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер // Тр. Сямозер. компл. эксп. Карел. фил. АН СССР, **1961.** № 2. С. 172–244.
Шульман С. С. Myxosporidia // Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.; Л., **1962.** С. 47–130.
(Шульман С. С.) Schulman S. S. The new system of Myxosporidia and the main dirctions of evolution in the order // Progress in Protozool., **1963.** P. 103–104. (Proc. Intern. Congr. Protozool.).
(Шульман С. С.) Schulman S. S. Evolution and Phylogeny of Myxosporidia // The first Intern. Congress of Parasitology. Leningrad, **1964.** P. 1–9.
Шульман С. С. Систематика класса Cnidosporidia // Progress in Protozoology. The second Intern. Conf. on Protozoology. Intern. congr. ser. P(e). London, **1965.** N 91. P. 204–205.
Шульман С. С. Миксоспоридии фауны СССР. М.; Л., **1966.** 507 с.
Шульман С. С. Многоклеточная природа книдоспоридий и роль полимеризации и олигомеризации в происхождении многоклеточных // Паразитология. **1968.** Т. 2, вып. 6. С. 486–494.
Шульман С. С. Жизненный цикл миксоспоридий // Тез. докл. Отчет. науч. сес. по итогам работ 1968 г. Л., **1969.** С. 24.
Шульман С. С. Перспективы исследования миксоспоридий морских рыб // Вопросы морской паразитологии. Киев, **1970.** С. 139.
Шульман С. С. Половой процесс у миксоспоридий // Отчет. науч. сес. по итогам работ 1971 г. ЗИН АН СССР: Тез. докл. Л., **1972.** С. 30–31.
Шульман С. С. Проблемы изучения миксоспоридий морских рыб // II Всесоюз. симпоз. по паразитам морских животных. Калининград, **1976а.** С. 72–73.
Шульман С. С. Многостворчатые миксоспоридии и их значение в рыбиой промышленности // Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. Ч. 1. Киев, **1976б.** С. 162–163.
Шульман С. С. Миксоспоридии рода Kudoa (Multivalvulea, Myxosporidia) Атлантики // Проблемы зоологии. Л., **1976в.** С. 89–92.
Шульман С. С. Результаты исследования многостворчатых миксоспоридий (Multivalvulea, Myxosporidia, Cnidosporidia) Тихого океана // Морфология, систематика и эволюция животных. Л., **1978а.** С. 37–39.
(Шульман С. С.) Schulman S. S. New data on the order Multivalvulea (Myxosporidia, Cnidosporidia) // ICOPA IV. Short communications. Sect. B. Warszawa, **1978б.** P. 15.
Шульман С. С. Паразитизм у одноклеточных животных // Паразито-хозяинные отношения. Л., **1984.** С. 4–18. (Протозоология; Вып. 9).
Шульман С. С. О происхождении книдоспоридий // Современные проблемы протозоологии: Тез. докл. и сообщ. IV съезда Всесоюз. о-ва протозоологов. Л., **1987.** С. 18.
Шульман С. С., Вихрова М. Н. Новый интересный вид слизистых споровиков // Учен. зап. ЛГУ. **1952.** Сер. биол. № 141, вып. 18. С. 265–268.
* **Шульман С. С., Добровольский А. А.** Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитол. сб., **1977.** Т. 27. С. 230–248.
Шульман С. С., Донец З. С. Изменчивость миксоспоридий и ее биологическое значение // Материалы 10-й конф. Укр. о-ва паразитологов, Одесса, 1986 г. Ч. 3. Киев, **1986.** С. 39.
Шульман С. С., Подлипаев С. А. Положение Cnidosporidia в системе Protozoa // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., **1980.** С. 85–102. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 94).
Шульман С. С., Рыбак В. Ф. Изменения паразитофауны рыб Пертозера и Кончезера за длительный промежуток времени // Вопросы паразитологии Карелии. Петрозаводск, **1961.** С. 24–54. (Тр. Карельск. фил. АН СССР; № 30).
Шульман С. С., Рыбак В. Ф. Итоги эколого-паразитологического исследования рыб пресноводных водоемов Карелии // К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.; Л., **1964.** С. 3–20.
(Шульман С. С., Семенович В. Н.) Schulman S. S., Semenovitch V. N. The life cycle in Myxosporidia and the taxonomic position of Cnidosporidia in the animal kingdom // Progr. in Protozool.: Abstracts. Clermont-Ferrand, **1973.** P. 368.
Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л., **1953.** 198 с.
Шульман С. С., Беренцус Ю. Н., Захарова Э. А. Паразитофауна локальных стад некоторых рыб Сямозера // Вопросы паразитологии Карелии, Петрозаводск, **1959.** С. 47–72. (Тр. Карел. фил. АН СССР; № 14).
Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л., **1974.** 107 с.
(Шульман С. С., Донец З. С., Подлипаев С. А.) Shulman S. S., Donec Z. C., Podlipaev S. A. The Use of Iodinophilous Vacuole in Taxonomy of Myxosporidia // Acta Protozool. **1978.** Vol. 17, N 1. P. 133–140.
Шульман С. С., Ковалева А. А., Дубина В. Р. Новые миксоспоридии рыб шельфов Атлантического океана у побережья Африки // Паразитология. **1979.** Т. 13, № 1. С. 71–79.

Шумило Р. П. Паразитофауна рыб низовьев реки Днестр: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса, **1953.** 17 с.
Шумило Р. П. К вопросу о паразитофауне рыб низовьев реки Днестра // Изв. Молд. фил. АН СССР. **1958.** № 8 (53). С. 31–41.
Шумило Р. П., Кулаковская О. П. Ихтиопаразитофауна реки Днестра // Паразиты животных Молдавии и вопросы краевой паразитологии. Кишинев, **1963.** С. 45–56.
* **Шутов В. А.** Лещ озера Селигер // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Горький, **1968.** 16 с.
Юнчис О. Н. Особенности паразитофауны молоди язя, плотвы, уклеи и ее зависимость от биологии хозяина и некоторых внешних факторов // Проблемы паразитологии. Киев, **1969.** Ч. 2. С. 287–290.
Юнчис О. Н. Паразитофауна молоди плотвы оз. Верхнее Врево Ленинградской области // Тр. ВНИИ прудов. и рыб. хоз-ва. **1971.** Т. 18. С. 272–276.
Юнчис О. Н. Формирование паразитофауны плотвы, уклеи и язя озера Врево в первый год жизни // Изв. ГосНИОРХ. **1972а.** Т. 80. С. 26–74.
Юнчис О. Н. Влияние погодных условий разных лет на зараженность молоди плотвы озера Врево отдельными паразитами // Изв. ГосНИОРХ. **1972б.** Т. 80. С. 75–88.
Юнчис О. Н. Некоторые особенности биологии миксоспоридий // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 306–309.
Юнчис О. Н. Миксоболез карпов в условиях Приморского края // Паразиты, болезни рыб и их профилактика. М., **1978.** С. 130–134. (Тр. ВНИИПРХ; Т. 27).
Юнчис О. Н. Морфология и биология Chloromyxum truttae (Leger) – возбудителя заболевания молоди невского лосося (Salmo salar) // Болезни рыб и борьба с ними. М., **1979а.** С. 88–95. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 23).
Юнчис О. Н. Факторы, определяющие заражение рыб миксоспоридиями и возникновение миксоспоридиозов // VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л., **1979б.** С. 121–122.
Юнчис О. Н. К вопросу о возможности влияния гормонов и других факторов на цикл развития миксоспоридии рода Chloromyxum // IX конф. Украинского паразитол. о-ва. Т. 5. Киев, **1980.** С. 119–120.
Юнчис О. Н. Некоторые особенности эпизоотологии миксоспоридиозов // Биологические основы рыбоводства: паразиты и болезни рыб. М., **1984а.** С. 78–89.
Юнчис О. Н. Взаимоотношения паразита и хозяина у миксоспоридий // Паразито-хозяинные отношения. Л., **1984б.** С. 136–143. (Протозоология; Вып. 9).
Юнчис О. Н. Взаимоотношения паразитов и хозяев у миксоспоридий и рыб // Современные проблемы протозоологии: Тез. докл. и сообщ. IV съезда Всесоюз. о-ва протозоологов. Л., **1987.** С. 231.
Юнчис О. Н., Чернышева Н. Б. Некоторые данные по биологии миксоспоридий с молоди рыб озера Врево // Изв. ГосНИОРХ. **1977.** Т. 119. С. 134–140.
Юрахно В. М. К изучению фауны миксоспоридий рыб севастопольских бухт // Аннотиров. список докл. Всесоюз. науч. конф. молод. ученых-комсомольцев в решении соврем. проблем океанологии и гидрологии. Севастополь, **1987.** С. 55.
Юрахно Б. М. Новое о миксоспоридиях рыб Черного моря // Паразитология. **1988а.** Т. 22, № 6. С. 521–524.
Юрахно В. М. О миксоспоридиях рыб Севастопольских бухт // III Всесоюз. конф. по морской биологии, Севастополь. 1988: Тез. докл. Ч. II. Киев, **1988б.** С. 91.
Юргалова Н. М., Масленникова Е. И. К вопросу о паразитофауне карпа в рыбхозах Молдавии // Тр. III науч. конф. молод. ученых Молдавии. Кишинев, **1964.** С. 227–228.
Юсупов О. К изучению паразитофауны рыб Абазского залива Аральского моря // V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л., **1968.** С. 133–139.
Юсупов О. Новые сведения о миксоспоридиях рыб Аральского моря // Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР. Нукус, **1973.** № 3. С. 18–21.
Юсупов О. Паразиты некоторых водоемов дельты Амударьи // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, **1974.** С. 123–130.
Юсупов О. Паразиты рыб озера-водохранилища Даутқуль // Паразиты рыб и водных беспозвоночных низовьев Амударьи. Ташкент, **1980а.** С. 62–79.
Юсупов О. Паразиты рыб промысловых водоемов Каракалпакии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, **1980б.** 24 с.
Юхименко С. С. Паразитофауна и болезни амурского сазана в рыбоводных хозяйствах Хабаровского края // Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск, **1973.** Вып. 11. С. 263–275.
Юхименко С. С. Возрастные изменения паразитофауны амурского сазана в реке Амур // VI Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб: Тез. докл. М., **1974.** С. 309–313.
Юхименко С. С. Новые виды миксоспоридий рода Myxobolus (Myxosporidia, Myxobolidae) от карповых рыб реки Амур // Паразитология. **1986.** Т. 20, № 5. С. 416–421.
* **Яковлев В. Н.** Пресноводные рыбы из плиоценовых отложений Иртыша // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Сер. биол. М., **1955.** Т. 60. Вып. 4. С. 73–85.

* **Яковлев В. Н.** Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиологии. **1961.** Т. 1, вып. 2 (19). С. 209–220.
* **Яковлев В. Н.** История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. **1964.** Т. 4, вып. 1 (30). С. 10–22.
Яковчук Т. А. О паразитах и болезнях растительноядных рыб в некоторых прудовых хозяйствах Краснодарского края // Тр. ВНИИПРХ. **1971.** Т. 18. С. 283–285.
Яковчук Т. А. Паразиты, инвазионные болезни рыб и меры борьбы в прудовых хозяйствах Краснодарского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1974.** 21 с.
Яковчук Т. А. Новый вид рода Myxobolus (Myxosporidia, Myxobolidae) с жаберных лепестков карпа // Паразитология. **1979.** Т. 13, вып. 6. С. 635–636.
Яковчук Т. А. О биологии Myxobolus pavlovskii (Myxosporidia, Myxobolidae) // Паразитология. **1981.** Т. 15, вып. 5. С. 473–474.
(Яковчук Т. А.) Jakovchuk T. A. On the biology of Myxobolus pavlovskii (Myxosporidia, Myxobolidae) // 2 nd Int: Symp. Ichthyoparasitol: Actual. Probl. Fish. Parasitol.: Abstr. Tihany, **1987.** P. 35.
Aguirre M., Conroy D. A., Conroy G., Torealba J. M. Black spot disease, a myxosporidiosis, affecting silver mullet (Mugil curema Val.) // Venezuela – Riv. Ital. Pisicol. Ihliopatol. **1983.** A. 18, N 2. P. 61–68.
Ahmed A. T. A. Morphology and life history of Mitraspora cyprini Fugita parasitic in the kidney of goldfich // J. Med. Sci. and Biol. **1973.** Vol. 26, N 2. P. 89–101.
Ahmed A. T. A. Kidney enlavgement disease of goldfich in Japan // Jap. J. Zool. **1974.** Vol. 17, N 2. P. 37–65.
Aisa E. Osservasioni suuna Myssoboliasi della Tinche // Parasitologia. **1972.** T. 14, fasc. 2. P. 219–225.
Alborin M. O. A new Henneguya (Myxosporidia, Protozoa) from west african Catfich Clarias lazeri, with a revew of the genus Henneguya Thelogan, 1882 // Afr. J. Trop. Hydrobiol. and Fish. **1971.** T. 1, N 2. P. 93–105.
Aldrin J. J. Sur une Myxosporidiose de la thonnine (Euthynnus alle teratus) // Rev. elev. et med. vet. pays tropic. **1962.** T. 15, N 4. P. 399–401.
Alvarez-Pellitero M. P., Gonzales-Lanza M. C. Studies on Myxobolus spp. of Barbus barbus bocagei from the river Esla (Leon, NW Spain) // Angew. Parasitol. **1985.** Bd 26, N 1. S. 3–12.
Alvarez-Pellitero M. P., Gonzalez-Lanza M. C. Ceratomyxa spp. infections in wild and cultured sea bass (dicentrarchus labrax) // 2nd Int. Symp. Ichthyoparasitol.: Actual Probl. Fish Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, 1987: Abstr. Tihany, **1987.**
Alvarez-Pellitero M. P., Pereira-Bueno J. M., Gonzalez-Lanza M. C. Myxosporidios de Carassius carassius y Cyprinus carpio eu el Rio Esla (Leon.) // Rev. iber. parasitol. **1979.** Vol. 39. P. 611–623.
Alvarez-Pellitero M. P., Pereira-Bueno J. M., Gonzalez-Lanza M. C. On the Occurence of Myxobolus tauricus Miroshnirhenko, 1979 in Barbus barbus bocagei from Leon (Ducro Basin, NW Spain) // Bull. Europ. Assoc. Fich Pathologists. **1982a.** Vol. 2, N 1. P. 1–4.
Alvarez-Pellitero M. P., Pereira-Bneno J. M., Gonzalez-Lanza M. C. On the presence of Chloromyxum truttae Leger, 1906, in Salmo trutta fario from Leon (Duero Basin, NW Spain) // Bull. Europ. Assoc. Fish Pathologists. **1982b.** Vol. 2, N 1. P. 4–8.
Alvarez-Pellitero P., Pereira-Bueno J., Gonzalez-Lanza C. Celozoic myxosporidians (Myxidium spp. and Chloromyxum spp.) of cyprinids from the river Esla (Leon, NW Spain). 1. Description of the species // Angew. Parasitol. **1983a.** Bd 24, N 1. S. 1–14.
Alvarez-Pellitero M. P., Gonzalez-Lanza M. C., Pereira-Bueno J. M. Celozic myxosporidians (Myxidium spp. and Chloromyxum spp.) of cyprinids from the river Esla (Leon, NW Spain). 2. Population dynamics // Angew. Parasitol. **1983b.** Bd 24, N 2. S. 65–71.
Amandi A., Holt R. A., Fryer J. L. Observations on Myxobolus insidiosus (Myxozoa: Myxosporea) a parasite of salmonid fishes // Fish Pathol. **1985.** Vol. 20, N 2–3. P. 287–304.
Anderson J. R., Roberts R. T., Mc Vicar A. H. The hepatorenal syndrome in cultured turbot (Scophthalmus maximus L.) // J. Fish Biol. **1976.** Vol. 8. P. 331–341.
Andrews C. Biology of the parasite fauna of perch Perca fluviatilis L. from Llyn Tegid, North Wales: Ph. D. thesis. Liverpool, **1977.**
Andrews C. The occurence of Henneguya psorospermica Thelogan, 1895 (Myxosporidia) on perch, Perca fluviatilis, from Llyn Tedig, Wales // J. Fish. Diseases. **1979.** N 2. P. 27–33.
Anonym. Situation actuel de la agricultura continental en Chile // Simposio FAO (CARPAS sobre Acuacultura en America Latina, **1974.** CARPAS (6), 74/sc, 12 p.
Aragao H. Myxobolus lutzi n. sp. // Rev. Soc. Brasil. Sci. **1919.** Vol. 3. P. 235.
Arai J., Matsumoto K. On a new Sporozoa Hexacapsula neothunnigen et sp. nov. from the muscles of yellowfin tuna Neothunnus macropterus // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. **1953.** N 18 (7). P. 292–293.
Armas G. Observations on diseases and parasites of mullet alevins Mugil cephalus L. from the Rio Moche coastal lagoon of Peru // J. Fish. Diseases. **1979.** Vol. 2, N 6. P. 543–547.
Arthur J. R. Studies on the parasites of Pacific herring (Clupea harengus pallasi) in North American waters // Ph. D. thesis. Calgary; Alta, **1978.** 206 p.
Arthur J. R., Arai H. P. Studies on the parasites of Pacific herring (Clupea harengus pallasi Valenciennes): survey results // Canad. J. of Zool. **1980a.** Vol. 58, N 1. P. 64–70.

Arthur J. R., Arai H. P. Studies on the parasites of Pacific herring (Clupea harengus pallasi Valenciennes): a preliminary evolution of parasites as indictors of geographical origin of spawning herring // Canad. J. Zool. **1980b.** Vol. 58, N 4. P. 521–527.
Arthur J. R., Arai H. P. Annotated checklist and bibliography of parasites of herring (Clupea harengus L.) // Canad. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. **1984.** Vol. 70. 26 p.
Arthur J. R., Lom J. Sphaerospora araii n. sp. (Myxosporea: Sphaerosporidae) from the kidney of a longnose skate (Raja rhina Jordan and Gilbert) from the Pacific Ocean of Canada // Canad. J. Zool. **1985.** Vol. 63, N 12. P. 2902–2906.
Arthur J. R., Margolis L. Two species of Myxobilatus (Myxosporida: Myxobilatidae) from freshwater fishes of western Canada, with description of M. yukonensis sp. nov. // Canad. J. Zool. **1975.** Vol. 53, N 11. P. 1663–1668.
Arthur F. R., Margolis L., Arai H. P. Parasites of fishes of Aishihik and Stevens Lakes, Yukon Territory and potential consfuences of their interlake transfer through a proposed water diversion for hydroelectrical purposes // J. Fish. Res. Board Canada. **1976.** Vol. 33, N 11. P. 2489–2499.
Auerbach M. Ein Myxobolus im Kopfe von Gadus aeglefinus L. // Zool. Anz. **1906.** Bd 30. S. 568–570.
Auerbach M. Weitere Mitteilungen über Myxobolus aeglefini Auerb. // Zool. Anz. **1907a.** Bd 31. S. 115–119.
Auerbach M. Ein neues Myxobolus im Brachsen (Abramis brama L.) // Zool. Anz. **1907b.** Bd 31. S. 386–391.
Auerbach M. Bemerkungen über Myxosporidien heimischer Süsswasserfische // Zool. Anz. **1907c.** Bd 32. S. 456–465.
Auerbach M. Bemerkunger über Myxosporidien // Zool. Anz. **1909a.** Bd 34. S. 65–82.
Auerbach M. Bericht über eine Studienreise nach Bergen (Norwegen) // Verhandl. Karlsruhe Vereins Naturw. **1909b.** Bd 21. S. 37–73.
Auerbach M. Biologische und morfologische Bemerkungen über Myxosporidien // Zool. Anz. **1909c.** Bd 35. S. 57–63.
Auerbach M. Die Sporenbildung von Zschokkella und die System der Myxosporidien // Zool. Anz. **1910a.** Bd 35. S. 240–256.
Auerbach M. Zwei neue Cnidosporidien aus cyprinoiden Fischen // Zool. Anz. **1910b.** Bd 36. S. 440–441.
Auerbach M. Die Cnidosporidien (Myxosporidien, Actynomyxidien, Microsporidien): Eine monographische Studie. Leipzig, **1910c.** 261 S.
Auerbach M. Cnidosporidien studien // Zool. Anz. **1910d.** Bd 35. S. 767–777.
Auerbach M. Biologische und morphologische Bemerkungen über Myxosporidien // Zool. Anz. **1910e.** Bd 35. S. 57–63.
Auerbach M. Untersuchungen über Henneguya psorospermica Thélohan // Verhandl. Karlsruhe Vereins Naturw. **1911a.** Bd 24. S. 1–25.
Auerbach M. Unsere heutigen Kenntnisse über die geographische Verbreitung der Myxosporidien // Zool. Jb. Abt. Syst. **1911b.** Bd 30. S. 471–494.
Auerbach M. Studien über Myxosporidien der norwegischen Seefische und ihre Verbreitung // Zool. Jb. Abt. Syst. **1912a.** Bd 34. S. 1–50.
Auerbach M. Bemerkungen über den Infectionmodus der Seefische mit Myxosporidien // Zool. Anz. **1912b.** Bd 39. S. 617–623.
Auerbach M. Die Sporenbildung der Myxosporidien // Zool. Anz. **1912c.** Bd 40. S. 204–207.
Auerbach M. Bemerkungen über Myxosporidien // Zool. Anz. **1917.** Bd 49. S. 145–157.
Awachie J. B. E. On the bionomica of Crepidostomum metoecus (Braun, 1900) and Crepidostomum farionis (Muller, 1784) (Trematoda, Allocreadidae) // Parasitology. **1968.** Vol. 58, N 2. P. 307–325.
Awakura T. Разжижение тканей кижуча, вызываемое микроспоридиями // Fish. Pathol. **1977.** Vol. 12, N 3. P. 179–184. (На япон. яз., рез. на англ. яз.).
Awakura T. Spinal cord Myxosporidia of Masu Salmen, Oncorhynchus masu in North Japan // Parasite and parasitic diseases of fish.: Abstr. of papers of the 1st Intern. Sympos. of Ichthyoparasitol. Praha, **1983.** P. 7.
Awakura T., Kimura T. On the milky condition in smoked coho salmon (Oncorhynchus kisutch) caused by Myxosporidian parasite // Gyobyo Kenkyu. **1977.** 12. 179–184. (Fish. Mar. Serv. Transl. Ser. 4269, p. 10).
Awakura T., Tansaki H. Studies Henneguya spp. (Protozoa : Myxosporidia) parasitic in gobiid fishes // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Hatchery, **1978.** N 33. P. 101–110.
Awakura T., Kojima H., Sugiwaka K. Studies on parasites of masu salmon, Oncorhynchus masu. II. The sporozoan parasites found in kidney // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery, Nakanoshima, Toyohira-ku. Sapporo, **1981.** N 36. P. 65–73. (На япон. яз., рез. на англ. яз.).
Awakura T., Kojima H., Sugiwaka K., Ogawa T. Studies on parasites of masu salmon Oncorhynchus masou. III. Myxobolus (Protozoa, Myxosporea) found in spinal cord // Sci. Rep. of the Hokkaido Fish Hatchery. Nakanoshima, Toyohita-ku. Sapporo. **1982.** N 37. P. 37–47. (На япон. яз., рез. на англ. яз.).
Bailey B. E. „Chalky" halibut. I. // Fish.-Res. Board Canada. Pac. Prog. Rept. **1950.** N 84. P. 68–69.
Bailey B. E. „Chalky" halibut. II. // Fish.-Res. Board Canada. Pac. Prog. Rept. **1951.** N 88. P. 61.

Bailey B. E., Margolis L. Comparison of parasite fauna of juvenile sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) from southern British Columbian and Washington State lakes // Canad. J. Zool. **1987.** Vol. 65, N 2. P. 420–431.

Bajpal R. R. N., Haldar D. P. Observation on a new species of Unicauda Davis 1944 (Myxozoa, Myxosporea) from the teleost. Rita rita (Hamilton) // Arch. Protistenk. **1981.** Bd 125, H 3/4.

Bajpal R. R. N., Haldar D. P. A new Myxosporidian, Unicauda chaudhuryi n. sp. (Myxozoa: Myxosporea) from the fish Ophicephalus punctatus Bloch // Rev. parasitol. **1982.** T 43, N 1. P. 147–152.

Baker J. R. Three new species of Myxosoma (Protozoa: Myxosporidia) from East African freshwater fish // Parasitology. **1963.** Vol. 53, N 1–2. P. 285–292.

Baker J. R. Systematics of parasitic protozoa // Parasitic Protozoa, San Francisco; London, **1977.** Vol. 1. P. 34–56.

Balbiani E. G. Sur Porganisation et la nature des psorospermies // C. r. Acad. sci. **1863.** Vol. 57. P. 158–161.

Balbiani E. G. Sur l'organisation et la nature des psorospermies // C. r. Soc. biol. Ser. 5. **1864a.** T. 5. P. 111–114.

Balbiani E. G. Sur l'organisation et la nature des psorospermies // Gaz. médical de Paris. **1864b.** T. 19. P. 146.

Balbiani E. G. Sur les Microsporidies ou psoraspermies des articules // J. Micrograph. **1882.** Vol. 7. P. 43–45, 317.

Balbiani E. G. Myxosporidies ou psorospermies des poissons // J. Micrograph. **1883.** Vol. 7. P. 143–147, 197–204, 270–281.

Balbiani E. G. Lecons sur les Sporozoaires. IV. Les psorospermies des poissons au Myxosporidies. Paris, **1884.** P. 120–168.

Ball G. U. Some considerations regarding the sporozoa // J. Protozool. **1960.** Vol. 7. P. 1–6.

Ballozet L. Myxosporidiose de Temnodon saltator // Bull. Soc. pathol. exot. **1930a.** Vol. 23. P. 181–185.

Ballozet L. Myxosporidie d'uu poissons marocain // Bull. Soc. sci. natur. Maroc. **1930b.** T. 9 (1929), N 7–8. P. 203–207.

* **Bănărescu P.** Principii si probleme de zoogeografie. Romania, **1970.** 260 p.

* **Bănărescu P.** Principles and problems of zoogeografie. Romania, **1975.** 270 p.

Bangham R. V. Parasites from fishes of Buecklye Lake Ohio // Ohio J. Sci. **1941a.** Vol. 41. P. 441–448.

Bangham R. V. Parasites of freshwater fish of Southern Floride // Proc. Flor. Acad. Sci. **1941b.** Vol. 5. P. 289–307.

Bangham R. V. Parasites of fish of Algonquin Park Lakes // Trans. Amer. Fish. Soc. **1941c.** Vol. 70. P. 161–171.

Bangham R. V. Parasites of northern Wiskonsin fishes // Trans. Wiskonsin Acad. Sci. **1944.** Vol. 36. P. 291–325.

Bangham R. V. Parasites of fish in the Upper Snake River Drainage and in Yellowstone Lake, Wyoming // Zool. Sci. contrib. N. Y. Zool. Soc. **1951.** Vol. 36, N 3. P. 10–16.

Bangham R. V. Studies on fish parasites of Lake Huron and Manitoulin Island // Amer. Midl and Natur. **1955.** Vol. 53, N 1. P. 183–194.

Bangham R. V., Adams J. R. A survey of the parasite of freshwater fishes from the Mainland of British Columbia // J. Fish. Res. Board Canada. **1954.** Vol. 11, N 6. P. 673–708.

Bangham R. V., Hunter G. W. Studies on fish parasites of Lake Erie. Distribution studies // Zool. Sci. contrib. N. Y. Zool. Soc. **1939.** Vol. 24. P. 385–448.

Bangham R. V., Venard C. F. Studies on parasites of Reelfoot Lake fish. IV. Distribution studies and checklist // J. Tennessee Acad. Sci. **1942.** Vol. 17. P. 22–38.

Banning P. van, Veen J. F. de, Leeuwen P. J. The myxosporidian parasite Myxobolus aeglefini Auerbach, 1906, and its use as parasitological tag for plaice of the Western North Sea // Int. Coumc. Expeor. Sea. C. M./g. **1978.** P. 48.

Bartholomew J. L., Rohovec J. S., Fryer J. L. Development, characterization, and use of monoclonal and polyclonal antibodies against the myxosporean, Ceratomyxa shasta // J. Protozool. **1989a.** Vol. 36. P. 397–401.

Bartholomew J. L., Smith C. E., Rohovec J. S., Fryer J. L. Characterization of a host response to the myxosporean parasite, Ceratomyxa shasta (Noble), by histology, scanning electron microscopy and immunological techniques // J. Fish Dis. **1989b.** Vol. 12. P. 509.

Bartholomew J. L., Fryer J. L., Rohovec J. S. Ceratomyxa shasta infections of salmonid fish // Proc. of the Oji Intern. Symp. of Salmonid Diseases, Sapporo, Japan, 21–25 October 1991 / Ed. by T. Kimura. Sapporo, **1992.** P. 267–275.

Baska F., Molnar K. Blood stages of Spaherospora spp. (Myxosporea) in Cyprinid fishes // Dis. Aquat. Org. **1988.** Vol. 5 (1). P. 23–28.

Bauer G. Die Histologie der Harnblase von Esox lucius und die histologisch-patologischen Veränderungen derselben, hervorgerufen durch Myxidium lieberkühni (Bütschli) // Zool. Jb. Abt. Anat. **1921.** Bd 43. S. 150–170.

Bedell G. W. Eradicating Ceratomyxa shasta from infected water by chlorination and ultraviolet irradiation // Prog. Fish Cult. **1971.** Vol. 33. P. 51–54.

Belăr K. Die Formwechsel der Protistenkerne // Ergeb. fortschr. Zool. **1926.** Bd 6. S. 235–254.

Belding D. L. Fish disease epidemies // Trans. Amer. Fish. Soc. **1927.** Vol. 57. P. 217–222.

Bell G. R., Margolis L. The fish health program and the occurrence of fish diseases in the Pacific region of Canada // Fish. Pathol. **1976.** N 10. P. 115–122.

Bell G. R., Traxler G. S. First record of viral erythrocytic necrosis and Ceratomyxa shasta Noble, 1950 (Myxozoa: Myxosporea) in feral pink salmon (Oncorhynchus gorbuscha Wolbaum) // J. Wildlife Diseases. **1985.** Vol. 21, N 2. P. 169–171.

Bentham T. Some Protozoa from Fishes occuring in the vicinity of Cullercoats. Northumberland // Ann. and Mag. Natur. History. **1915.** Vol. 8, N 16. P. 381–392.

Berrebi P. Biologie d'une Myxosporidie parasite des barbeaux (poissons, cyprinides) du versant Atlantique du Maroc // Bull. Inst. sci. **1983.** N 7. P. 171–176.

Beumer J. P., Ashburner L. D., Burbury M. E., Jette E., Latham D. J. A checklist of the parasites of fishes from Australia and its adjacent Antarctic territories // Tech. Communication 48. Common Wealth Agr. Bur. Slough. England. **1983.** 99 p.

Bhatia B. L. Protozoa. Sporozoa. London, **1938.** 497 p. (Fauna Brit. Ind.; Vol. 2).

Bhatt V. S., Siddifui W. A. Four new species of Myxosporidia from fresh water fish Ophiocephalus punctatus Bloch. // J. Parasitol. **1964.** Vol. 11. P. 314–316.

Bilinski E. N. P., Boyce R. E. E. Characterization of protease from the myxosporean salmon parasite, Henneguya salmonicola // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. **1984.** Vol. 41, N 2. P. 371–376.

Bocchia T. Sulla flora batterica e sulla fauna protozoica di alcuni Pesci teleostei d'acqua dolce // Parma Boll. sci. med. **1910.** T. 3. P. 69–80.

Bodenheimer F. S. Prodromus faunae palestinae (II. Catalogues faunae palestinae. Fauna parasitica) // Med. Inst. Egypte. **1937.** Vol. 33. P. 255–258.

Bond F. F. Myxosoma grandis Kudo in fish from the Hudson River drainage system // J. Parasitol. **1937a.** Vol. 23. P. 231–232.

Bond F. F. Host specifity of the Myxosporidia of Fundulus heteroclitus L. // J. Parasitol. **1937b.** Vol. 23. P. 540–542.

Bond F. F. A probable constituent of the spore coat of Myxosporidian spores // J. Parasitol. **1937c.** Vol. 23. P. 542–543.

Bond F. F. Cnidosporidia from Fundulus heteroclitus (Linn.) // Trans. Amer. Microsc. Soc. **1938a.** Vol. 57, N 1. P. 107–122.

Bond F. F. Resistance of Myxosporidian spores to conditions outside of the hoste // J. Parasitol. **1938b.** Vol. 24. P. 470–471.

Bond F. F. The seasonal incidence of Myxosporidian parasites infecting Fundulus heteroclitus (Linn.) // Trans. Amer. Microsc. Soc. **1939a.** Vol. 58, N 2. P. 156–163.

Bond F. F. Experimental studies on myxosporidiosis of Fundulus heteroclitus (Linn.) and F. diaphanus (Le Sueur) // Trans. Amer. Microsc. Soc. **1939b.** Vol. 58, N 2. P. 164–170.

Bond F. F. Myxosporidia of fishes of the genus Esox // J. Parasitol. **1939c.** Vol. 25. P. 377–381.

Bond F. F. Glycogenous material in myxosporidian spores // J. Parasitol. **1940.** Vol. 26. Suppl. P. 29.

Booker O. J., Current W. L. Ultrastructure of Myxobilatus sp. (Myxosporida) in the largemouth bass // J. Ala Acad. Sci. **1980.** Vol. 51, N 3. P. 184.

Booker O. J., Current W. L. Myxobilatus mictospora (Kudo, 1920) (Myxozoa: Myxosporea) in the largemouth baas (Micropterus salmoides Lacépède): plasmodium morphology and fine structure // J. Parasitol. **1981.** Vol. 67. P. 859–865.

Bootsma R., Benders M. L., Dijkshoorn J. M., Zikken N. A. Draaiziekte bij forellen // Tijdschr. diergeneesk. **1970.** Bd 95, H. 19. S. 987–990.

Bosanuet W. C. Brief notes on two Myxosporidian organisms (Pleistophora hippoglossoides and Myxidium maklei n. sp.) // Zool. Anz. **1910.** Bd 35. S. 434–438.

Bower S. M. Ceratomyxa shasta (Myxozoa: Myxosporea) in juvenile chinook salmon (Oncorhynchus tshawytscha): experimental transmission and natural infections in the Fraser River, British Columbia // Canad. J. Zool. **1985.** Vol. 63, N 7. P. 1737–1740.

Bowser Paul R., Conroy James D. Histopathology of gill lesions in channel catfish with Henneguya // J. Wildlife Diseases. **1985.** Vol. 21, N 2. P. 177–179.

Boyce N. P. Ultrasound imaging used to detectcysts of Henneguya salminicola (Protozoa: Myxozoa) in the flesh of whole pacific salmon // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. **1985.** Vol. 42, N 7. P. 1312–1314.

Boyce N. P., Kabata Z., Margolis L. Investigations of the distribution, detection and biology of Henneguya salminicola (Protozoa, Myxozoa), a parasite of the flesh of Pacific salmon // Canad. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. **1985.** Vol. 1405. P. 55.

Boyd J. W., Tomlinson N. Myxosporidian parasite from salmon // J. Fish. Res. Board Canada. **1965.** Vol. 22, N 3. P. 849–850.

Braun M. Bericht über tierische Parasiten // Zentrbl. Bakteriol. **1893.** Bd 13. S. 59–68, 92–101.

Braun M. Die tierischen Parasiten des Menschen: T. 1. Naturgeschichte der tierischen Parasiten des Menschen. Leipzig, **1925.** 608 p.

Bremer H. Bemerkungen zur multiplikative Vermehrung von Myxidium lieberkühni // Zool. Anz. **1922.** Bd 54. S. 268–273.

Buchanan D. V., Sanders G. E. Relative susceptibility of four strains of summer steelhead to infection by Ceratomyxa shasta // Trans. Amer. Fish. Soc. **1983.** Vol. 11, N 4. P. 541–543.

Bucsek J., Csaba J. Ultrastructural observations on a carp blood parasite of uncertain taxonomic position // Fifh, pathogens and environment in European polyculture. Proc. Jnt. Sem. Szazuas Hungary, 1981. Budapest, **1981.** P. 210–221.

Burn P. R. The parasites of smooth flounder, Liopsetta putmani (Gill), from the Great Bay Estuary, New Hampshire // J. Parasitol. **1980.** Vol. 66, N 3. P. 532–541.

Burtle N. R., Harrison L. R., Styer E. L. Detection of a tractinomyxid myxozoan in an oligochaete from ponds with proliferative gill disease of channel catfish // J. Aquat. Anim. Health. **1991.** N 3. P. 281–287.

Bütschli O. Myxosporidien // Zool. Jb. **1881a.** (1880). Bd 1. S. 162–164.

Bütschli O. Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien // Biol. Zentrbl. **1881b.** Bd 1. S. 294–297.

Bütschli O. Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien // Ztschr. wiss. Zool. **1881c.** Bd 35. S. 629–651.

Bütschli O. Myxosporidia // Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vol. 1: Protozoa. **1882.** P. 590–603.

Buza L., Hámory G., Sziklai F. Sphaerospora – a new parasite of gill in carp fingerlings // Halaszat. **1971.** T. 17. P. 152.

Cai Xiao-hogn, Wu Bao-hua. Три новых вида паразитических миксоспоридий от пресноводных рыб в р. Каойе, провинция Чжэцзян // Acta zootaxon. sinica. **1985.** Vol. 10, N 3. P. 229–233. (На кит. яз.).

Campbell A. D. The parasites of fish in Loch Leven // Proc. Roy. Soc. Edinb. **1974.** Ser. B. Vol. 74. P. 347–364.

Canning E. U. The evolutionary and taxonomic relationships of Microspora and Myxozoa // Parasite – their world and ours. Amsterdam, New York, **1982.** P. 175–178.

Canning E. U., Vavra J. Microspora and Myxospora // Proc. of the 5th Intern. Congr. of Protozool. New York, **1977.** P. 42–50.

Carini A. Myxidium lindoyense n. sp. parasita de vesicula biliar de batrachios do Brasil // Rev. Biol. Hyg. S. Paulo. **1932.** Vol. 3. P. 80.

Carlos A., Lom J., Corral L. Ultrastructural aspects of Myxidium giardi (Myxozoa, Myxosporea), parasite of the European eel Anguilla anguilla // Dis. Aquat. Org. **1989.** Vol. 6 (1). P. 55–61.

Carvajal H., Gonzalez M. A. Henneguya sp. (Myxosoa: Myxobolidae) parasito de la sardina Astyanax fasciatus (Pisces: Characidae) // Actual. biol. **1984.** Vol. 13, N 47. P. 9–12.

Caulleri M., Mesnil P. Phenomenes de sexualite dans le developpement des Actinomyxidies // C. r. Soc. biol. Paris, **1905.** T. 58. P. 889–891.

Cépède C. Myxosporidies des poissons des Alpes francaises // C. r. Ass. fr. avans. sci. **1905.** T. 33. P. 905–913.

Cépède C. Sur la prétendue immunite des Cobitis a l'egard des infections myxosporidiennes // C. r. Soc. biol. **1906a.** T. 60. P. 15–16.

Cépède C. Myxidium giardi Cépède et la pretendue immunite des Anguilles a l'egard des infections myxosporidiennes // C. r. Soc. biol. **1906b.** T. 60. P. 170–173.

Cépède C. A propos de le déhisceuse des spores des Myxosporidies // C. r. Soc. biol. **1907.** T. 62. P. 135–137.

Cépède C. La Myxosporidiose des Anguilles daus les eaux douces, saumatres et salées du Boulonnais // Feuille jeunes net. **1908.** T. 4, N 38. P. 93–95.

Cépède C. Existence de la plasmotomie hivernale chez Henneguya legeri Cépède // Arch. Parasitenk. **1913.** Bd 16. S. 302–305.

Chakravarty M. Studie on Myxosporidia from the fishes of Beogal with a note on the myxosporidian infection in aquaria fishes // Arch. Protistenk. **1939.** Bd 92. S. 169–178.

Chakravarty M. Observation on two Myxosporidians Zschokkella lissemysi n. sp. from the gallbladder of the tortois Lissemys punctata and Zsch. auerbachi from the gallbladder of Bufo melanosticus with a note of the genus Zschokkella // J. Asiat. Soc. Bengal. Sci. **1940.** Vol. 6, N 2. P. 60–76.

Chakravarty M. Studies on Myxosporidia from the common food-fishes of Bengal // Proc. Indian Sci. Congr. **1941.** Vol. 27, N 3. P. 150.

Chakravarty M. Studies on Myxosporidia from the common foed fishes of Bengal // Proc. Indian Acad. Sci. **1943.** Vol. 18, Sed. B, N 2. P. 21–35.

Chakravarty M., Basu S. P. Observation on some Myxosporidiens in fishes, with on account of nuclear cycles in one of them // Proc. Zool. Soc. Bengal. **1948.** Vol. 1, N 1. P. 23–33.

Chakravarty M. M., Maity P. K., Ray H. N. Observation on the nucleic acids in myxosporidian spores // Proc. Zool. Soc. Calcutta. **1962.** Vol. 15, N 7. P. 91–96.

Chapell L. H., Owen R. W. A reference list of parasites species recorded in freshwater fish from Great Britan and Ireland. 7 // Natur. Hist. **1969.** Vol. 3. P. 197–216.

* **Chapman G. B., Tilney L. G.** Cytological studies on the nematocysts of hydra. I. Desmosomes isorhizas, cnidocils and supporting structures // J. Biophys., Biochem., Cytol. **1959.** Vol. 5. P. 69–78.

Chapman P. Occurrence of the noninfective stage of Ceratomyxa shasta in mature summer chinook salmon in the South Fork Salmon River, Idaho // Progr. Fish-Cult. **1986.** Vol. 48. N 4. P. 304–306.

Chaudhuri S. R., Chakravarty M. M. Studies on Myxosporidia (Protozoa, Sporozoa) from the food fishes of Bengal. I. Three new species of Ophiocephalus punctatus Bloch. // Acta protozool. **1970.** Vol. 8, f. 12. P. 167–173.

Chen Chih-leu. 2. The protozoon parasites of Mylopharyngodon piceus // Acta hydrobiol. sinica. **1956.** Vol. 1. P. 19–42.

Chen Chih-leu, Hsieh Shing-ren. Studies on Sporozoa from the freshwater fishes Ophiocephallus maculatus and O. argus of China // Acta hydrobiol. sinica. **1960.** Vol. 2. P. 171–196.

Chen Chih-leu, Hsieh Shing-ren. Новый род и 2 новых вида сем. Myxobolidae от пресноводных рыб Китая // Дунъу фэньлэй сюэбао. Acta zootaxon. sinica. **1984.** Vol. 9, N 2. P. 113–117.

Cheung P. J. S-capsuled Myxosporian // Fish nelf Section News letter. **1981.** Vol. 9, N 4.

Cheung P. J., Nigrelli R. F., Ruggieri G. D. Pentacapsula muscularis sp. nov. (Myxosporea, Pentacapsulidae), a histozoic parasite of butterflyfish, Chaetodon collare Bloch. // J. Fish Diseases. **1983.** Vol. 6, N 4. P. 393–395.

Ching Hilda Lei. Comparative resistance of Oregon (Big Creek) and British Columbia (Capilano) juvenile chinook salmon to the myxozoan pathogen, Ceratomyxa shasta, after laboratory exposure to Fraser River water // Canad. J. Zool. **1984.** Vol. 62, N 7. P. 1423–1424.

Ching Hilda Lei, Mundy D. R. Geographic and seasonal distribution of the infections stage of Ceratomyxa shasta Noble, 1950, a myxozoan salmonid pathogen in the Fraser river system // Canad. J. Zool. **1984a.** Vol. 62, N 6. P. 1075–1080.

Ching Hilda Lei, Mundy D. R. Susceptobility of six Fraser chinook salmon stocks to Ceratomyxa shasta and the effects of salinity on ceratomyxosis // Canad. J. Zool. **1984b.** Vol. 62, N 6. P. 1081–1083.

Ching H. L., Parker L. Experimental exposure of trout and salmon from 12 British Columbian stocks to the myxozoan parasite Ceratomyxa shasta // J. Aquat. Animal. Health. **1989.** Vol. 1. P. 205–208.

Chiriac E. Parasites et maladies parasitaires des poissons de la mer Noire // Biologie des eaux saumatres de la mer Noire. **1977.** P. 165–172.

Choudhyry A., Nandi N. C. Studies on myxosporidian parasites (Protozoa) from estuarine gobiid fish of West Bengal // Proc. Zool. Soc. Calcutta. **1973.** Vol. 26. P. 45–55.

Christensen N. O. Maladies des poissons. Paris, **1966.** 297 p.

Christensen N. O. Whiring diseases (myxosomasis) Salmonides // Symp. on the major communicable diseases in Europe and their control. Tech. Pap. **1971.** N 17. Suppl. 2. FAO of the United Nation, Rome. P. 218–233.

Christensen N. O. Some diseases of trout in Denmark // Deseases of fish Symp. Zool. Soc. London. **1972.** N 30. P. 83–88.

Christensen N. O., Ellemann G. Henneguya systeforekomst hos importerede stillhavs laks (Onchorhynchus spp.) // Dan. Veterihaertidsskr. **1976.** Bd 59. S. 1057–1061.

Christensen N. O., Jensen M., Rasmussen C. J. Fishdiseases in Denmark // Bull. offic. int. epiz. **1963.** Vol. 59, N 1–2. P. 51–60.

Chubb J. C. On the characterization of the parasite fauna of fish of Llyn Tegid // Proc. Zool. Soc. London. **1963.** Vol. 141, N 3. P. 609–621.

Chubb J. C. The parasite fauna of British freshwater fish // Aspects of Fish Parasitol., Blackwell Sci. Publ. **1970.** Vol. 8. P. 119–143.

Chubb J. C. A review of the parasite fauna of the fishes of the River Dee system, wales in relation to the proposed severndee water transfer scheme // Parasitology. **1977.** Vol. 75, N 2. P. XXIII–XXIV.

Cirkovic M. Thelohanellus hovorkai Achmerov, 1960 and ubiquitarian parasite of the common carp fry // 2nd Int. Symp. Ichthyoparasitol., Actual Probl. Fish. Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, 1987: Abstr. Tihany, **1987.** P. 9.

Cirkovic M., Jovanovic B. Artificial infection experements of carp fry with a myxozoa parasites Thelohanellus nikolskii // 2nd Int. Symp. Ichthyoparasitol., Actual Probl. Fish. Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, 1987: Abstr. Tihany, **1987.** P. 10.

Cirkovic M., Petrovitch Z., Jovanovic B. Thelohanellosis of Carp Co on the territory of Jugoclavia // Parasites and parasitic Diseases of Fish: Abstr. of the Ist Int. Symp. Ichthyoparasitol. Praha, **1983.** P. 16.

Claparede A. Notice sur les psorospermies des poissons // Lunel's Hist. nat. des poissons du bassin du Léman. Genéve, **1847.** P. 113–114.

Clark J. G., Shoemaker J. R. Ericea bilineata (Green) the two lined Salamandra, a new host of Myxidium serotinum Kudo and Sprague 1940 (Myxosporidia, Myxidiidae) // J. Protozool. **1973.** Vol. 20, N 3. P. 365–366.

Cohn L. Ueber die Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis: Inaugural-Dissert. Königsberg, **1895.** 44 p.

Cohn L. Ueber die Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis // Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog. **1896.** Bd 9. S. 227–272.

Cohn L. Zur Kenntniss der Myxosporidien // Zentrbl. Bakteriol. Parasitol. 1 Orig. **1902.** Bd 32. S. 628–632.

Coley T. C., Chacko A. J., Klontz G. W. Development of a la lavage technique for sampling Ceratomyxa shasta in adult salmonids // J. Fish Diseases. **1983.** Vol. 6, N 3. P. 317–319.

Collard S. B. Some aspects of host-parasite relationships in mesopelagic fishes // Symp. Diseases Fishes and Shellfishes. Washington, D. C. **1970.** P. 41–56.
Cone D. K. Henneguya door Guilford 1963 (Myxosporida) of Perca flavesceus in New Brunswick // Canad. J. Zool. **1979.** Vol. 57, N 9. P. 1785–1788.
Cone D. K., Anderson R. C. Parasites of pumpkinseed (Lepomis gibbosus L.) from Ryan Lake, Algonfuin Park, Ontario // Canad. J. Zool. **1977a.** Vol. 55, N 9. P. 1410–1423.
Cone D. K., Anderson R. C. Myxosporidian parasites of pumpkinseed (Lepomis gibbosus L.) from Ontario // J. Parasitol. **1977b.** Vol. 63, N 4, Sec. 1. P. 657–666.
Cone D. K., Wiles M. Trophozoite morphology and development site of two species of Myxobolus (Myxozoa) parasiting. Catostomus commersoni and Notemigonus crysoleacias in Atlantic Canada // Canad. J. Zool. **1985.** Vol. 63, N 12. P. 2919–2923.
Conrad J. F., Decew M. First report of Ceratomyxa in juvenile Salmonids in Oregon // Progr. Fish. Cult. **1966.** N 28. P. 238.
Conroy D. A. The importance of fish diseases in relation to the development of Salmonid culture in South America // Riv. Ital. piscicol. ittiop. **1981.** Vol. A16. P. 57–68.
Conroy D. A., Aguirre M. Black spot diseases of mullet // Special Meeting on Disease of Commercialy Important Marine Fishes and Shelfishes. Copenhagen, **1980.** 4 p.
Conroy D. A., Morales J., Perdomo C., Ruitz R. A., Santacana J. A. Prelimineri observations on ornamental fish diseases in nothern South America // Riv. ital. piscicol. ittiop. **1981.** Vol. A16. P. 86–104.
Contos N., Rothenbacher H. An efficient concentration and purification method for spores of Myxosoma cerebralis // Progr. Fish-Cult. **1974.** Vol. 36, N 2. P. 101–102.
Copland J. W. The occurence and distribution of Myxidium giardi Cepède, 1906 in wild and cultured eels, Anguilla anguilla L., in England // J. Fish Diseases. **1981.** Vol. 4, N 3. P. 231–242.
Copland J. W. Myxobolus dermatobia (Ishii, 1915) infection of wild eels Anguilla anguilla L. in England // J. Fish Diseases. **1982.** Vol. 5, N 6. P. 549–552.
Copland J. W. The pathology of Myxidium giardi Cépède, 1906 infections in wild and cultured eels Anguilla anguilla // J. Fish Diseases. **1983.** Vol. 6, N 5. P. 451–461.
Corbel M. J. The immune response in fish: a revew // J. Fish Biol. **1975.** N 7. P. 539–563.
Cordero del Campillo M., Alvarez Pellitero M. P. Problemas ictiopatalogicos en Espana con referencia a la truchicultura, y medicas para su control // An. Fac. vet. Leon. **1973.** Vol. 19, N 1. P. 65–80.
Cordero del Campillo M., Alvarez Pellitero M. P. Les parasitos de las truchas en Espana // An. Fac. vet. Leon. **1976.** Vol. 22, N 2. P. 77–93.
Cordero del Campillo M., Escudero Diez A., Alvarez Pellitero M. P., Rojo Vazfuez F. A. Torneo de la Trucha (Myxosomosis): Revision // Bull. inform. consijo general de Colegios vet. Espana. **1975.** N 201. P. 5–28.
Cordero E. H. Cystodiscus immersus Lutz. Myxosporidie de los batracios del Uruguay // Phys. Rev. Soc. Agr. Sci. Nat. **1919.** T. 4. P. 403–419.
Corliss J. O. Comments on the Sistematics and Phylogeny of the Protozoa // Syst. Zool. **1959.** Vol. 8, N 4. P. 169–190.
Corliss J. O. Consideration of taxonomic-nomenclatural problems posed by report of myxosporidians with a two-host life cycle // J. Protozool. **1985.** Vol. 32, N 4. P. 589–591.
Cox P. Investigation of a disease of the herring (Clupea harengus) in the Gulf of St. Lawrence in 1914 // Contrib. Canad. Biol. **1914–1915.** P. 81–85.
Creplin J. C. H. Beschreibung der Psorospermien des Kaulbarsches nebst sinigen Bemerkungen über die der Plötze und anders // Arch. Naturg. **1842.** Bd 8. S. 61–66.
Cross S. A study of the fish parasite relationships in the Trout Lake region on Wisconsin // Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts Lett. **1938.** Vol. 31. P. 439–456.
Csaba J. An unidentifiable extracellular sporozoan parasite from the blood of the carp // Parasitol. Hung. **1976.** T. 9. P. 21–24.
Csaba J., Bucsek J. Сравнительное изучение „простейшего крови С", вызывающего воспаление плавательного пузыря мальков. Ческе-Будеевице, **1983.** С. 44.
Csaba G., Kovács-Gayer E., Bekesi L., Bucsek M., Szakolczai J. Studies into the possible protozoan aetiology of swimbladder inflammation in carp fry // J. Fish Diseases. **1984.** Vol. 7. P. 39–56.
Cunha A. M. da, Fonseca O. da. Sobre os Myxosporidios des Peixes brasileiros // Brasil Med. **1917.** Anno 31, N 38. P. 321; **1918.** Anno 32, N 49. P. 385; N 50. P. 393; N 51. P. 401; N 52. P. 414.
Cunha A. M. da, Fonseca O. da. Sobre os Neosporideos parasitos dos peixes do Brazil. 6 nota previa // Brasil. Med. **1919.** Anno 33, N 11. P. 81.
Cunha A. M. da, Fonseca O. da. Estudos sobre os Myxosporideos dos peixes do Brasil // Ann. 8° Congr. Brasil. Med. **1925.** N 1. P. 691–694.
Current W. L. Henneguya adiposa Minchevin the channel catfish ultrastructure of the plasmodium wall and sporogenesis // J. Parasitol. **1979a.** Vol. 26. P. 209–217.
Current W. L. Myxosoma funduli Kudo (Myxosporida) in Fundulus kansae: ultrastructure of the plasmodium wall and sporogenesis // J. Ala Acad. Sci. **1979b.** Vol. 50, N 3. P. 108.
Current W. L., Janovy J. Ultrastructure of intralamellar Henneguya exilis in the channel catfish // J. Parasitol. **1976.** Vol. 62. P. 975–981.

Current W. L., Janovy J. Sporogenesis in Henneguya exilis infecting the channel catfish: an ultrastructure study // Protozoologica. **1977.** T. 13, f. 2. P. 157–167.
Current W. L., Janovy J. Comparative study of ultrastructure of intralamellar and interlamellar types of Henneguya exilis Kudo from channel catfish // J. Protozool. **1978.** Vol. 25, N 1. P. 56–65.
Current W. L., Janovy J. J., Knight A. A. Myxosoma funduli Kudo (Myxosporida) in Fundulus kansae: ultrastructure of the plasmodial wall and sporogenesis // J. Protozool. **1979.** Vol. 26, N 4. P. 574–583.
Dana D. The biology of transmission of Myxobolus neurobius Schubert and Schröder, 1905 a myxosporean parasite of salmonid fishes // M. Sc. thesis, Dep. of Biol. Sci. Burnaby, B. C. **1982.**
Daniels S. B., Herman R. L., Burke C. N. Fine structure of an unidentified protozoon in the epithelium of rainbow trout exposed to water with Myxosoma cerebralis // J. Parasitol. **1976.** Vol. 3, N 3. P. 402–409.
Das M. K., Haldar D. P. Studies on protozoan parasites fishes: two new species of the genus Neothelohanellus n. gen. (Myxosporidia) // Arch. Protistenk. **1986.** Bd 132, N 1–2. S. 125–130.
Davies A. J. Zschokkella russelli Tripathi (Myxozoa: Mysoxporea) from the five-bearded rockling, Ciliata mustela L. (Teleostei: Gadidae) in Wales // J. Fish Diseases. **1985.** Vol. 8, N 3. P. 299–308.
Davies A. J., Sienkowski J. K. Further studies on Zschokkella russelli Tripathi (Myxozoa: Myxosporea) from Ciliata mustela L. (Teleostei: Gadidae) with emphasis on ultrastructural pathology and sporogenesis // J. Fish Diseases. **1988.** Vol. 11. P. 325–336.
Davies E. H. Observations on the Myxosporidia of the river Lugg // Parasitology. **1967.** Vol. 57, N 6.
Davies E. H. Myxosporidian parasites from the fishes of the river Lugg // J. Parasitol. **1968.** Vol. 15, N 3. P. 471–480.
Davies R., Beyers E. A protozoal disease of South African trawled fish and its routlined detection by fluorescense // Nature. **1947.** N 159. P. 714.
Davis H. S. The structure and development of a Myxosporidian parasite of the squeteague, Cynoscion regalis // J. Morphol. **1916.** Vol. 27. P. 333–337.
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.
Davis H. S. A new myxosporidian parasite of the channel catfish, Ictalurus punctatus // J. Parasitol. **1922.** Vol. 8. P. 118–122.
Davis H. S. Studies on sporulation and development of the cysts in a new species of myxosporidia Lentospora ovalis // J. Morphol. **1923.** Vol. 37. P. 425–455.
Davis H. S. A new myxosporidian parasite of the cause of wormy halibut // Rep. U. S. Comm. Fish. **1924.** (1923). N 8. (Doc. 957). P. 1–5.
Davis H. S. Care and diseases of trout (Parasitic Protozoa) // Rep. U. S. Com. Fish. Washington. **1929.** P. 119.
Davis H. S. Care and diseases of trout // U. S. Dep. Commerce. Washington, Investig. Rep. **1937.** Vol. 35, N 1. P. 1–76.
Davis H. S. A revision of the genus Henneguya (Myxosporidia) with description of two new species // Trans. Amer. Microsc. Soc. **1944.** Vol. 63, N 4. P. 311–321.
Davis H. S. Studies of the protozoa parasites of freshwater fishes // Fish Bull. U. S. **1945.** N 41. P. 51–66.
Davis H. S. Care and diseases of trout // Fish and Wildlife Serv. **1946.** Vol. 12. P. 1–98.
Davis H. S. Studies of protozoa parasites of freshwater fishes // U. S. Fish. Wildlife Serv. **1947.** Vol. 41. P. 1–29.
(Davis H. S.) Дэвис Х. С. Паразиты и болезни промысловых рыб / Пер. с англ. Г. К. Петрушевского. М., **1958.** 110 с.
Debaisieux P. Note sur le Myxidium lieberkühni Bütschli // Cellule. **1920.** T. 30. P. 279–290.
Debaisieux P. Auto-infection par les Myxobolus // C. R. Soc. Biol. **1922.** T. 86. P. 279–281.
Debaisieux P. Spaheromyxa sabrazesi Laveran et Mesnile // Cellule. **1924.** T. 35. P. 267–301.
Debaisieux P. Etudes sur les Myxosporidies. III. Myxobolus notatus Mavor // Arch. Zool. Exp. et Gen. **1925a.** T. 64. P. 353–385.
Debaisieux P. Le Myxidium giardi et le Sinuolinea Gilson deux Myxosporidies de l'Anguille // Ann. Soc. Sci. **1925b.** T. 44. P. 374–379.
De Beer G. R. Embryos and ancestors. Oxford, **1958.**
Dechthiar A. O. Parasites of fish from Lake of the Woods, Ontario // J. Fish. Res. Board. Canad. **1972a.** Vol. 29. P. 275–283.
Dechthiar A. O. New parasite records from lake Erie fish. Great Lakes fish // Comm. Tech. Rep. **1972b.** N 17. 20 p.
Delisle C. Henneguya sp. (Sporozoa: Myxosporida) as a probable cause of death of Esox niger in Brome lake, Quebec // Canad. J. Zool. **1972.** Vol. 50. P. 1499–1500.
Delvinquier B. L. J. Myxidium immersum (Protozoa: Myxosporea) of the cane toad, Bufo marinus, in Australian anura, with a synopsis of the genus in amphibians // Austral. J. Zool. **1986.** Vol. 34, N 6. P. 843–853.
Desportes I., Theodorides J. Données ultrastructurales surla sporogenése de deux myxosporidies rapportées aux genres Leptotheca et Ceratomyxa parasites de Merluccius merluccius (L.)

(Teleostèen, Merluciidae) // Protistologica. 1982. Vol. 18. N 4. P. 533–557.
Desser S. S., Paterson M. B. Morphology of the spores of Myxosoma notropis Fantham, Porter and Richardson, 1939 // Canad. J. Zool. 1978a. Vol. 56, N 2. P. 311–314.
Desser S. S., Paterson M. B. Ultrastructural and cytochemical observations on sporogenesis of Myxobolus sp. from the common shiner Notropis cornutus // J. Protozool. 1978b. Vol. 25, N 3. P. 314–326.
Desser S. S., Molnar K., Horvath L. An ultrastructural study on the myxosporea Sphaerospora angulata and Sphaerospora carassii, in the common carp Cyprinus carpio // J. Protozool. 1983a. Vol. 30, N 2. P. 415–422.
Desser S. S., Molnar K., Weller I. Ultrastructure of sporogenesis of Thelohanellus nikolskii Achmerov, 1955 (Myxospozoa: Myxosporea) from the common carp Cyprinus carpio // J. Parasitol. 1983b. Vol. 69, N 3. P. 504–518.
Desser Sh. S., Lom J., Dyková I. Developmental stages of Sphaerospora ohlmacheri (Whinery, 1893) n. comb. (Myxozoa: Myxosporea) in the renal tubules of bullfrog tadpoles, Rana catesbiana, from lake of Two Rivers, Algonquin Park, Ontario // Canad. J. Zool. 1986. Vol. 64, N 10. P. 2213–2217.
Diamant A., Paperna I. The development and ultrastructure of Nosema ceratomixae sp. nov., a Microsporidian hyperparasite of the myxosporean Ceratomyxa sp. from Red Sea rabbitfish (Siganidae) // Protistologica. 1985. Vol. 21, N 2. P. 249–258.
Diamant A., Paperna I. Cytopathology of Ceratomyxa sp. (Myxosporea) hyperparasitized with the microsporidian Nosema ceratomyxae // Dis. Aquat. Org. 1989. Vol. 6 (1). P. 75–79.
Doflein F. Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien // Zool. Jb., Anat. 1898. Bd 11. S. 281–350.
Doflein F. Fortschritte auf dem Gebiete der Myxosporidienkunde. Zusammenfassende Uebersicht // Zool. Zentrbl. 1899. Bd 6. S. 361–379.
Doflein F. Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. Jena, 1901. XIII + 274 p.
Doflein F. Das System der Protozoen // Arch. Protistenk. 1902. Bd 1. S. 169–192.
Doflein F. Das Lehrbuch der Protozoenkunde. 2. Aufl. Jena, 1909. X + 914 S.
Doflein F. Das Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena, 1911. XII + 1043 S.
Doflein F., Reichenow E. Das Lehrbuch der Protozoenkunde. 6. Aufl. Jena, 1953. IV + 1213 S.
Dollfus R. Ph. Cnidosporidie chez un thon, Thynnus thynnus (L.) de l'Atlantique marocain // Soc. Nat. Phys. du Maroc. 1955. T. 5. P. 92–95.
Dollfus R. Ph. Liste des parasites animoux du horeng de l'Atlantique Nord et de la Baltique // Cons. perm. int. explor. mer. 1956. Vol. 22, N 1. P. 58–65.
Dornesco G. T., Miscalenco D. Contribution l'étude des branchies de la carpe (Cyprinus carpio L.) // Gegenb. morphol. Jb. 1964. Vol. 105, N 4. P. 554–570.
Drew G. Some notes of parasitic and other diseases of fish (2d ser.) // Parasitology. 1910. Vol. 3. P. 54–61.
Drouin de Bouville R. Maladie des abces du Barbeau („Mysoboliasis tuberosa") // Nancy Bull. soc. sci. Nat. Ser. 3. 1908. N 9. P. 525–548.
Duhamel G. E., Kent M. L., Dybdal N. O., Hedrick R. P. Henneguya exilis Kudo associated with granulomatous branchitis of channel catfish Ictalurus punctatus (Rafinesque) // Vet. Pathol. 1986. Vol. 23. P. 354–361.
Dujardin M. F. Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris, 1845. 644 p.
Dulin M. P. Diseases of aquarium Fishes. New York, 1976. 128 p.
Dumitrescu E. La parasitation des éspèces Macruronus magellanicus et Merluccius spp. de la zone des Iles Falkland // Cerc. Mar. 1979. N 12. P. 233–238.
Dunkerly J. S. Agarella gracilis a new genus and species of myxosporidian parasitic in Lepidosiren paradoxy // Proc. Roy. Phys. Soc. 1915. Vol. 19. P. 213–219.
Dunkerly J. S. Fish myxosporidia from Plimouth // Parasitology. 1921. Vol. 12. P. 328–333.
Dunkerly J. S. The development and relationships of the myxosporidia // Quart. J. Microsc. Sci. 1925. New ser., N 274. Vol. 60. P. 185–216.
Dyk V. Mené známi parasiti jhomorakskych ryb. I // Casop. Narodn. mus. 1952. R. 121.
Dyk V. Mené známi parasiti jhomoravskych ryb. II // Casop. Narodn. mus. 1953. R. 122, c. 1. P. 23–27.
Dyk V. Mené známi parasiti jhomoravskych ryb. III // Casop. Narodn. mus. 1954a. R. 123, c. 1. P. 39–45.
Dyk V. Nemoci nasich ryb. Praha, 1954b. 392 p.
Dyk V. Dosavadni vysledku vyzkumu cizopasuiku moravskoslezsky ryb // Zool. a entomol. listy. 1954c. R. 3, c. 4. P. 275–287.
Dyk V. Dalsi nalezy cizopasniku ryb moravskoslezskych vod // Zool. a entomol. listy. 1955. R. 4, c. 2. P. 165–166.
Dyk V., Lucky Z. Parasitofauna ryb reky Moravice // Prirodoved. sbor. Ostravskeho Kraje. 1956. R. 17, c. 4. P. 571–580.
Dyk V., Lucky Z. Rybomorka Henneguya oviperda ve vajecnicica naich stik // Vet. casop. 1957. R. 6, c. 3. P. 393–399.
Dykova I., Lom J. Histopathological changes in fish gills infected with the myxosporidian parasites of the genus Henneguya // J. Fish Biol. 1978. N 12. P. 197–202.

Dykova I., Lom J. Sphaerospora renicola n. sp., a myxosporean from carp kidney and its pathogenecity // Ztschr. Parasitenk. 1982. Bd 68. S. 259–268.
Dykova I., Lom J. Hoferellus cyrpini Doflein, 1898; a real myxosporean species or a blind development alley? // Parasites and parasitic disease of fish: Abstr. of the 1st intern. Symp. Ichthyoparasitol. Praha, 1983. P. 17.
Dykova I., Lom J. Host cell hypertrophy induced by contact with trophozoites of Thelohanellus pyriformis (Myxozoa: Myxosporea) // Arch. Protistenk. 1987. Bd 133, N 3–4. S. 285–293.
Dykova I., Lom J. Chloromyxum reticulatum (Myxozoa, Myxosporea) in the liver of burbot (Lota lota L.) and its migration to the final site of infection // Eur. J. Protistol. 1988a. Vol. 23, N 3. P. 258–261.
Dykova I., Lom J. Review of pathogenic myxosporeans in intensive culture of carp (Cyprinus carpio) in Europe // Folia parasitol. 1988b. T. 35, N 4. P. 289–307.
Dykova I., Lom J., Crupcheva G. Pathogenicity and some structural featires of Myxidium rhobei (Myxozoa: Myxosporea) from the kidney of the roach Rutilus rutilus // Dis. Aquat. Org. 1987. Vol 2. P. 109–115.
Edwin S. A new myxosporidian, Myxosoma squamalis, of some salmonoid fisches // J. Parasitol. 1954. Vol. 40. P. 397–401.
Egusa S. Disease problems in Japanese yellowtail, Seriola quinqueradiata, culture: a review // Rapp. et proc.-verb. réun. Cons. perm. int. explor. mer. 1983. Vol. 182. P. 10–18.
Egusa S. Myxobolus buri sp. n. (Myxosporea: Bivalvulida) parasitic in the brain of Seriola quinqueradiata Temminck et Schlegel // Fish. Pathol. 1985. Vol. 19, N 4. P. 239–244.
Egusa S. A myxosporean of the order Multivalvulida from the brains of Lateolabrax japonicus and some other marine fishes // Fish. Pathol. 1986. Vol. 21, N 4. P. 233–238.
Egusa S., Nakajama K. Kudoasis of cutured yellow-tail // Fish. Pathol. 1978. Vol. 13. P. 1–7.
Egusa S., Nakajama K. Kudoa amamiensis n. sp. (Myxosporea: Multivalvulea) found in cultured yellowtails and wild damselfishes from Amami-Ohshima and Okinawa, Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1980. Vol. 46, N 10. P. 1193–1198.
Egusa S., Nakajama K. A new myxozoa Thelohanellus kitanei, the cause of intestinal giant cystic disease of carp // Fish. Pathol. 1981. Vol. 15, N 3–4. P. 213–218.
Egusa S., Schiomitzu T. Two new species of the genus Kudoa (Myxosporea: Multivalvulida) from marine cultured fishes in Japan // Fish. Pathology. 1983. Vol. 18, N 3. P. 163–171.
Egusa S., Wakabayshi H., Oka H., Ohue A. Diagnostic manuel of eel diseases occuring under cultured conditions in Japan, 1974 North Carolina, USA, 1978. 32 p.
* Eichler Wd. Korrelation in der Stammentwicklung von Wirten und Parasiten // Ztschr. Parasitenk. 1940. Bd 12. S. 94.
Ellis M. F. Investigation of the protozoan fish-parasites of the St. Andrew's region // Proc. N. S. Inst. Sci., Halifax. 1930. Vol. 17. P. 268–275.
El-Matbouli M. Untersuchungen zum Entwicklungszyklus von Myxobolus cerebralis und Myxobolus cotti – Übertragung sowie licht- und elektronenmikroskopische Befunde // Thesis University of Munich.
El-Matbouli M., Hoffman R. Experimental transmission of two Myxobolus spp. developing bisporogeny via tubificid worms // Parasitol. Res. 1989. Vol. 75, N 6. P. 461–464.
El-Matbouli M., Hoffmann R. W. Transmissionsversuche mit Myxobolus cerebralis und M. pavlovskii und ihre Entwicklung in Tubificiden // Fischerei-Forschung. Rostock, 1991. Bd 29. S. 70–75.
El-Matbouli M., Fischer-Scherl Th., Hoffmann R. W. Light- and electronmicroscopical studies on Myxobolus cotti El-Matbouli M., Hoffmann R. 1987, infecting central nervous system of bullhead (Cottus gobio) // 2nd Intern. Symp. Ichthyoparasitol.: Actual. Probl. Fish Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, 1987: Abstr. 1987. P. 16.
El-Matbouli M., Fischer-Scherl Th., Hoffmann R. W. Transmission of Hoferellus carassi Achmerov, 1960 to goldfish Carassius auratus via aquatic oligochaete // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol., 1992. N 12. P. 54–56.
Emery C. Myxosporidia sono protozoi // Monitore zool. ital. 1909. T. 20. P. 247–249.
Erdmann R. Zur Lebensgeschichte von Chloromyxum leydigi Th. I // Arch. Protistenk. 1911. Bd 24. S. 149–162.
Erdmann R. Chloromyxum leydigi und seine Beziehungen zu anderen Myxosporidien. Th. II // Arch. Protistenk. 1917a. Bd 37. S. 276–326.
Erdmann R. New facts and views concerning the occurence of sexual process in the myxosporidian life cycle // Amer. Nat. 1917b. Vol. 51. P. 719–739.
Ergens R. Parazitofauna ryb reky Osoblahy // Ceskosl. Parasitol. 1965. Vol. 12. P. 145–152.
Ergens R., Lom J. Pudovci parasitarnich nemoci ryb. Praha, 1970. 383 p.
Ergens R., Gussev A. V., Izyumova N. A., Molnar K. Parasite fauna of fishes of the Tisa River Basin. Praha, 1975. 117 p.
Espinoza V. Diaz Hungria. Presencia de la efermedad del „Torneo" en peces de Venzuela. Proyecto MAC/FAO, Facultad de Ciencias Vet. Univ. de zulia. 1970. 10 p.
Evermann B. W. A report upon investigation made in Texas in 1891 // Bull. U. S. Fish. Comm. 1893. Vol. 11. P. 76.

Faisal M., Shalaby S. I. Myxosoma tilapiae as a new species (Myxosoma: Myxosporea) in wild Oreochromis niloticus in Lower Egupt // Egupt. J. Vet. Sci. **1987** (1988). Vol. 24, N 1. P. 73–86.
Fantham H. B. Some parasitic protozoa found in South American fishes and amphibians (abstr.) // South Afr. J. Sci. **1918.** Vol. 15. P. 337–338.
Fantham H. B. Some parasitic protozoa found in South Africa. II. // South Afr. J. Sci. **1919.** Vol. 16. P. 185–191.
Fantham H. B., Cantab M. A., Lond O. S. Some parasitic protozoa found in South Africa. XIII // South. Afr. J. Sci. **1930.** Vol. 27. P. 376–390.
Fantham H. B., Porter A. Some effects of the occurrence of Myxosporidia in the gall-bladder of fishes // Ann. Trop. Med. **1912.** Vol. 5. P. 467–481.
Fantham H. B., Porter A. Some minute animal parasites or unseen foes in animal worid. London, **1914.**
Fantham H. B., Porter A. Some effects of invasion by myxosporidia on certain Canadian fishes // J. Parasitol. **1937.** Vol. 23, N 6. P. 565.
Fantham H. B., Porter A. On a myxosporidia Sphaerospora periophthalmi n. sp., found in African and Indian mudskippers (Pisces) and its possible significance // Proc. Zool. Soc., London. **1943.** Vol. 112, N 3/4. P. 113–119.
Fantham H. B., Porter A. The parasitic fauna of vertebrates in certain Canadian waters, with some remarks on their ecology, structure and importance // Proc. Zool. Soc., London. **1947.** Vol. 117. P. 609, 649.
Fantham H. B., Porter A., Richardson L. R. Some myxosporidia found in certain freshwater fishes in Quebec Province Canada // Parasitology. **1939.** Vol. 31, N 1. P. 1–77.
Fantham H. B., Porter A., Richardson L. R. Some more myxosporidia observed in Canadian fishes // Parasitology. **1940.** Vol. 32, N 3. P. 333–353.
Ferguson H. W., Lom J., Smith I. Intra-axonal parasites in the fish Notropis cornutus (Mitchill) // Vet. Pathol. **1985.** Vol. 22, N 2. P. 194–196.
Fermor X. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise von S. Awerinzew in die Tropen Afrikas // Zool. Anz. **1913.** Bd 42. S. 196–199.
Ferris J. F. Contributions tovard a monograph of the sucking lice // Univ. Publ. ser. biol. sci. Stanford, **1932.** Vol. 2, N 5. P. 273–413.
Fiebiger J. Ueber Protozoen als Parasiten der Fische // Wien. Verh. Zool.-Bot. Ges. **1909.** Bd 59. S. 32–48.
Fiebiger J., Kahls O. Über Masseninfektion mit Myxosporidien bei Fischen // Zentrbl. Bacteriol. 1. Abt. Orig. **1929.** Bd 113, H. 1/2. S. 8–19.
Fickert K. Ueber die Barbenseuche // Ztschr. Fischer. **1895.** Bd 3. S. 209–214.
Fischthal J. H. Parasites of Northwest Wisconsin fishes // Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts. a. Lett. **1950.** Vol. 40. P. 87–113.
Fischthal J. H. Parasites of Northwest Wisconsin fishes. IV. Summary and limnological relationships // Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts. a. Lett. **1953.** Vol. 42. P. 83–108.
Fish F. Notes on Myxobolus inornatus n. sp., a myxosporidian, parasitic in the black bass (Huro floridiana Le sueur) // Trans. Amer. Fish. Soc. **1938** (1939). Vol. 68. P. 173–177.
Fish F. Observation on Henneguya salmincola Ward, a myxosporidia in Pacific Salmon // J. Parasitol. **1939.** Vol. 25. P. 169–172.
Fletcher A. W. On a myxosporidium infesting Australlan frogs // Rep. Austr. Ass. Adv. Sci. **1888.** 337 p.
Fletcher L. L., Hadkiss W., Soawan J. M. The milkness of Moaueretanean Hake and its probable cause // Fishing News. **1951.** N 2007. P. 11.
Fomena A., Bouix G. Contribution a l'étude des Myxosporidies des poissons d'eau douce du Cameronn. III. Espèces nouvelles des genres Henneguya Thelohan, 1894 et Thelohanellus Kudo, 1933 // Rev. zool. afr. **1987.** Vol. 101, N 1. P. 43–53.
Forrester C. R. The relation of stock density to „milkness" of lemon sole // Fish. Res. Board. Canada, Pac. Prog. Rept. **1956.** N 105. P. 11.
Forsslund K. H. Studier över det lägre Djurlivet i nordsvensk. = Studien über die Tierwelt des Nordschwedischen Waldbodens // Middel. Fr. Stat. Skogsförsöksanstalt. **1943.** Bd 34, N 1. S. 1–283.
Frimeth Jack P. A survey of the parasites of nonanadromous and anadromous brook charr (Salvelinus fontinalis) in the Tabusintac River, New Brunswick, Canada // Canad. J. Zool. **1987.** Vol. 65, N 6. P. 1354–1362.
Fritsch A. J. (= Fric.) Ueber Lebensweise, Nahrung und Parasiten der Fische der Elbe // Arch. naturv. Landesforsch. Prag. **1902.** Bd 11 (N 3).
Fryer J. L. Ceratomyxa in salmonids // F. A. O. Agricult. Bull. **1971.** N 3. P. 12–13.
Fryer J. L., Sanders J. E. Investigation of Ceratomyxa shasta, a protozoan parasite of salmonid fish // J. Parasitol. **1970.** Vol. 56. P. 422–423.
Fujita T. Notes on new sporozoan, parasites of fishes // Zool. Anz. **1912.** Bd 39, N 7. P. 259–262.
Fujita T. On a new species of Chloromyxum from the gall bladder of the carp // Annot. Zool. Jap. Tokyo. **1913.** Vol. 8. P. 257–259.
Fujita T. Myxosporidia parasitic in pleuronectidy of Hokkaido // Dobutz. Zassni Tokyo. **1915.** Vol. 27. P. 487–491.

Fujita T. Studies on myxosporidia of Japan // J. Coll. Agr. Hokkaido. Imp. Univ. **1923.** Vol. 10, pt 7. P. 190–253.
Fujita T. Studies on myxosporidian infection of the crucian carp // Jap. J. Zool. Tokyo. **1924.** Vol. 1. P. 43–57.
Fujita T. On two new species of Chloromyxum found in the freshwater fishes in Sapporo // Annot. Zool. Jap. Tokyo. **1925.** Vol. 10. P. 277–280.
Fujita T. Studies on myxosporidia of Japan. 5. On myxosporidia in fishes of lake // J. Coll. Agr. Hokkaido. Imp. Univ. **1927a.** Vol. 15. P. 229–249.
Fujita T. Studies on myxosporidia in fishes of Lake Biva // J. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ. **1927b.** Vol. 16. P. 220–247.
Fujita T. The skin-disease of the eel // Annot. Zool. Jap. Tokyo. **1929.** Vol. 12. P. 245–250.
Fujita T. On the new myxosporidia Chloromyxum bora nov. sp. in the muscles of the Gray-Mullet // Dibitsugaku zasshi, Tokyo. **1930.** Vol. 42. P. 45–48.
Fujita T. On the parasites of fishes // Bot. and Zool. Tokyo. **1935.** Vol. 3. P. 2139–2148.
Fujita T. Notes on some myxosporidia in freshwater fishes // Zool. Mag. Jap. Tokyo. **1936.** Vol. 48. P. 595–601.
Fuhrmann O. Sur les Myxosporidies des Coregones du lac de Neuchatel // Arch. sci. phys. nat. **1902.** T. 14. P. 172–173.
Fuhrmann O. Ueber eine Krankheit der weiblichen Geschlechtorgane des Hechtes // Allg. Fischereiz. **1904.** Bd 29. S. 469–471.
Furhan T. M. Fish parasitology in rag // Basrah Natur. Hist. Mus. **1980.** N 3. P. 45.
Gabriel B. Ueber die in der Harnblase des Hechtes sich findenden parasitischen Gebilde // Vers. dtsch. Naturf. Arzt. in Casse. **1878.** S. 50–51.
Gabriel B. Ueber die in der Harnblase des Hechtes sich findenden parasitischen Gebilde // Ber. Tätigk. naturw. Sect. Schles. Ges. **1879a.** S. 26–28.
Gabriel B. Ueber die Fisch-Psorospermien // Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Kultur. Breslau, **1879b.** Bd 56. S. 26–33.
Gabriel B. Ueber die in der Harnblase des Hechtes sich findenden parasitischen Gebilde // Sitzungsber. Schles. Ges. vaterl. Kultur. Breslau, **1880.** Bd 57. S. 188–195.
Galinsky D., Meglitsch P. Notes on the effect of pretreatment of spores on the iodinophilous vacuole of Henneguya exilis // Proc. Jowa Acad. Sci. **1970.** Vol. 76. P. 431–435.
Ganapati P. N. A new species of Myxosporidian from the heart of a marine fish Otolithus ruber // Curr. Sci. Bangalore. **1936.** N 5. P. 204.
Ganapati P. N. On a new Myxosporidian Henneguya otolithi (Abstracts) // Proc. Ind. Sci. Congr. **1938.** P. 155.
Ganapati P. N. On a new Myxosporidian Henneguya otolithi n. sp. a tissue parasite from the bulbus anteriosus of two species of fishes of the genus Otolithus // Proc. Ind. Acad. Sci. **1941.** P. 135–150.
Ganowiak Z., Gajewska A., Lipka E. Biological and chemical investigations of meat of Falkland blue whiting Micromesistius australis infested with parasitic protozoans Kudoa alliaria // Bul. Morsk. Inst. Rybastego. **1986.** N 1–2 (93–94). P. 38–43.
Gaschen H., Matthey G. Parasitologie des poissons du lac Leman. II. Protozoaire parasite des perches // Arch. Turheihk. **1955.** T. 97, N 8. P. 368–370.
Gattaponi P. Osserwazioni sulla parassitosi da Thelohanellus pyriformis (Thel., 1892) in Tinca tinca // Parasitologia. **1972.** T. 14. P. 311–316.
Ganthier M. Endoparasites de la truite indigane, T. fario L. en Dauphine // C. R. ass. fr. avanc. sci. **1926.** T. 49. P. 442–444.
Gelormini N. Un nuevo parasito de la merluza // Univ. Buenos Aires. Rev. Fac. Agron. Inst. **1944.** T. 10, N 3. P. 458–463.
Georgévitch J. Sur le cycle évolutif chez les myxosporidies // C. r. Acad. sci. **1914a.** Vol. 158. P. 190–192.
Georgévitch J. Etude du cycle évolutif chez les Myxosporidies // Arch. Zool. Exp. et Gen. **1914b.** T. 54. P. 387–409.
Georgévitch J. Note sur les myxosporidies receuillies a Roscoff // Bull. Soc. Zool. **1916a.** Vol. 41. P. 86–95.
Georgévitch J. Sur le cycle évolutif de Ceratomyxa herauardi Georgévitch // C. r. Acad. sci. **1916b.** Vol. 163. P. 983–985.
Georgévitch J. Note sur les Myxosporidie des poissons de la Baie de Villefranche et de Monaco // Bull. Inst. Ocean. Monaco. **1916c.** P. 322.
Georgévitch J. Sur les diverses formes de Ceratomyxa herauardi Georg // C. r. Acad. sci. **1916d.** Vol. 163. P. 717–719.
Georgévitch J. Esquisses protistologiques // Bull. Inst. Ocean. Monaco. **1917a.** P. 328.
Georgévitch J. Recherches sur le developpement de Ceratomyxa herauardi Georg // Arch. Zool. Exp. et Gen. **1917b.** T. 56. P. 375–399.
Georgévitch J. Esquisses protistologique // Bull. Soc. Zool. France. **1917c.** T. 42. P. 99–107.
Georgévitch J. Sur le cycle évolutif de Myxidium gadi Georgévitch // C. r. Acad. sci. **1917d.** Vol. 165. P. 797–799.

Georgévitch J. Esquisses protistologiques. III. Sur Chloromyxum leudigi // **Bull. Soc. Zool. France. 1918.** T. 42. P. 182–189.
Georgévitch J. Etudes sur le développement de Myxidium gadi Georgévitch // **Arch. Zool. Exp. et Gen. 1919.** T. 58. P. 251–289.
Georgévitch J. Sur les phénomènes de sexualité chez Myxobolus pfeifferi // **C. r. Soc. biol. Belgrad. 1923.** T. 89. P. 3–6.
Georgévitch J. Essai d'un cycle évolutif general chez les Myxosporidies // **C. r. Soc. biol. Belgrad. 1924.** T. 90. P. 1085–1087.
Georgévitch J. Protistologica. III. Sur la Coccomyxa de la sardina // **Arch. Zool. Exp. et Gen. 1926.** T. 65, N 3. P. 57–63.
Georgévitch J. Etude du developpement de Ceratomyxa maenae n. sp. // **Glas. srpska Kfalj. Acad. Belgradu. 1928.** T. 131. P. 1–31.
Georgévitch J. Recherches sur Ceratomyxa maenae nov. sp. // **Arch. Protistenk. 1929.** Bd 65. S. 106–123.
Georgévitch J. Über Diplo- und Haplophase im Entwicklungskreise der Myxosporidien // **Arch. Protistenk. 1935a.** Bd 84. S. 419–428.
(Georgévitch J.) Ђорђевић Ж. Нова проучава а миксоспорида. 1–6 // Српска Кралевска. Акад. Белград, **1935b.** Глас 166, разр. 1.
Georgévitch J. Ueber Diplo- und Haplophase im Entwicklungskreise des Myxosporids Zschokkella rovigensis Nemeczek // **Arch. Protistenk. 1936a.** Bd 87. S. 151–154.
(Georgévitch J.) Ђорђевић Ж. Нова проучавна а миксоспорида. 7. О дипло- и хаплофази у развоју миксоспорида Zschokkella rovignensis Nemeczek // Српска Кралевска Акад. Белград, **1936b.** Глас. 172, разр. 1. Б. Природн. науке.
Georgévitch J. Nouvelle études sur les Myxosporidies. I–VI // **Bull. Acad. Sci. (B), Belgrad. 1937a.** Vol. 3. P. 87–153.
Georgévitch J. Recherches sur un hyperparasite: Leishmania esocis n. sp. // **Bull. Acad. Sci. (B), Belgrad. 1937b.** Vol. 3. P. 155–162.
Georgévitch J. Contribution à l'etude des Myxosporidies des poissons du lac d'Orchid // **Bull. Acad. serb. sci. Sci. Nat. Nov. ser. 1950.** P. 55–61.
Georgévitch J. Contribution to the knoledge of Ceratomyxa smaris n. sp. // **Glas. srpska. Acad. Belgradu. Nov. ser. 1951.** T. 200, N 4. P. 109–119.
Georgévitch J. Contribution àla connaissance de Ceratomyxa smaris nov. spec // **Bull. Acad. serb. sci. nat. Nov. ser. 1952.** T. 4, N 2. P. 173–181.
* **Gessner F.** Hydrobotanik. Bd 1. Energiehaushalt. Berlin, **1955.** 517 S. (Hochschulbücher; Biologie, Bd 3).
Ghittino P. Lentosporiasis branchiale in Cavedani (Leuciscus caphelus cabeda) pescoti nella acqua del bacino del Po // **Riv. parassitol. 1962.** T. 23, N 4. P. 241–248.
Ghittino P. Present status of whirling disease in Italian trout forms // **Riv. ital. piscicol. ittiopatol. 1970a.** A 5. P. 89–92.
Ghittino P. Present status of whirling disease in Italien trout farms // **Proc. Sec. Intern. Congr. Parasitol.: Abstr. 1970b.** Pt 4, 894. P. 14–15.
Ghittino P. Piscicocoltura e ittiopathologia // Ittiopathologia, Ed. Riv. Zootechnia, Milano, **1970c.** Vol. 12. 380 p.
Ghittino P. Note sulla situazione sanitaria della troticolture italiane nel 1975 // **Riv. ital. piscicol. ittiopathol. 1976a.** Vol. A11. P. 89–93.
Ghittino P. Ruolo degli uccelli ittiopatagi nel transmettere malattie del pesci in piscicoltura // **Riv. ital. piscicol. ittiopatol. 1976b.** Vol. A11. P. 101.
Ghittino P., Mezzani A. Mortality by Gill Disease associated with dermocystiosis in elvers (Anguilla anguilla) intensly raised // **Riv. ital. piscicol. ittiopatol. 1981.** Vol. A16. P. 32–35.
Ghittino P., Pneumaticatos G. Statoattuale possibilita e problemi sahltari della piscicoltura greca 1977 // **Riv. ital. piscicol. ittiopatol. 1977.** Vol. A12, N 4. P. 101–107.
Ghittino P., Vigliani E. La myxosomiasi della Trota: una vecchia parassitosi d'importanza attuale // **Riv. ital. piscicol. ittiopathol. 1978.** Vol. A13, N 1. P. 15–25; N 2. P. 49–58.
Ghittino P., Smith F. G., Glenn J. S. A case report of Myxosporidia (Myxidium giardi) in the dermis of an american eel (Anguilla rostata) // **Riv. ital. piscicol. ittiopatol. 1974.** Vol. A9. P. 13–17.
Ghittino P., Vigliani E., Andruetto A. Caso di ittero della trota fario in Italia // **Riv. ital. piscicol. ittiopatol. 1978.** Vol. A13. P. 465–472.
Gilchrist J. D. A protozoal parasite (Chloromyxum thyrsites sp. n.) of the cape seafish, the „snoek" (Thyrsites atun Euph.) // **Trans. Roy. Soc. S. Afr. 1924a.** Vol. 11. P. 263–273.
Gilchrist J. D. Note on a disease in the snoek (Thyrsites arun) // **Trans. Roy. Soc. S. Afr. 1924b.** Vol. 12. P. 956.
Gill B. On the occurence of ganglioneuronema and cysts of Henneguya ophiocephali Chakravarty 1938 in a fish // **J. Wildlife Diseases. 1975.** Vol. 11. P. 314–317.
Gillepsie D. C., Evelyn T. P. T., Erantsi C., McKelvie R. M., Neufeld N. Methods for detection of certain pathogens of salmonoid fishes // **Misc. Spec. Publ. 23. Dept. Envir. Fish. Mar. Serv. Ottawa, 1974.** 20 p.
Giudice Lo P. Studi sui Cnidosporidi. I. Ricerche sulla morfologia e biologia del Myxobolus ellipsoides // **Riv. mens. Pesca Pavia. 1912a.** Vol. 7 (14). P. 57–72, 113–128.

Giudice Lo P. Studi sui Cnidosporidi II Ricerche sulla Coccomyxoides tincae gen. n. sp. n. // **Riv. mens. Pesca Pavia. 1912b.** Vol. 7 (14). P. 169–184.
Giudice Lo P. Studi sui Cnidosporidi. **Pavia, 1912c.** 91 p.
Gluge C. Beobachtungen zahlreicher Balggeschwulste als epidemische Krankheit bei Fischen // **Anat. Mikrosc. Unters. allgem. u. spec. Pathol. 1841.** Bd 2. S. 202–204.
M'Gonigle R. H., Leim A. H. Jellied swordfish // **Atlant. Biol. St. notes. 1937.** Vol. 53. P. 3–5.
Gonzalez-Lanza M. C., Alvarez-Pellitero M. P. Parasitic Protozoa of Salmo trutta m fario from the river Porma (Diero basin, NW, Spain) // Parasites and Parasitic diseases of Fish: Abstr. of the 1st Intern. Sympos. Ichthyoparasitol. Praha, **1983.** P. 29–30.
Gonzalez-Lanza M. C., Alvarez-Pellitero M. P. Myxobolus farionis n. sp. and M. ibericus n. sp. of Salmo trutta f. fario from the Duero basin (NW Spain). Description and population dynamics // **Angew. Parasitol. 1984.** Bd 25, N 4. S. 181–189.
Gonzalez-Lanza M. C., Alvarez-Pellitero M. P. Myxobolus spp. of varions cyprinids from the river Esla (Leon, NW Spain). Description and population dynamics // **Angew. Parasitol. 1985.** Bd 26, N 2. S. 71–83.
Gottschalk C. Die Amoebosporidien. Eine vergleichende Betrachtung ihrer Entwicklungszyklen unter Berücksichtigung ihrer sistematischen Stellung im Tierreich // **Ztschr. wiss. Zool. 1957.** Bd 160, H. 1/2. S. 1–38.
Gottschalk C. Zum Aufteten von Protozoen bei Fischen // **Angew. Parasitol. 1984.** Bd 25, N 3. S. 174.
Grabda E., Grabda J. Studies on Myxobolus sandrae Reuss., 1906 (Myxosporidia, Myxobolidae) – pike perch parasite (Lucioperca lucioperca) // **Poland-Roczn. Nauk. Rolniczych. 1971.** T. 93, N 2. P. 13–30.
Grabda E., Grabda J. Preliminary note on some protozoan species of the genus Kudoa (Myxosporidia) parasiting codfishes (Gadidae) muscles // 2nd Europ. multicolloquim of parasitology: Summaries. Belgrad, **1975.** P. 89–90.
Grabda J. Pasozyty kraglous tych i ryb. **Warszawa; Wroclaw, 1971.** S. 304.
Grabda J. Studies on parasitic infestation of blue whiting (Micromesistius sp. sp.) with respect the fish utilization for consumption // **Acta Ichthyol. et pisca-toria. 1978.** Vol. 8, f. 1. P. 28–41.
Grabda-Kazubska E. Persistence of fish parasites in polluted water reservoirs // 2nd Int. Symp. Ichthyoparasitol.: Actual Probl. Fish. Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3: Abstr. Tihany, **1987.**
Granata L. II. Giclo cromosomico negli sporosoi e la teoria cromosomica dell'eridita // **Riv. biol. Roma. 1925.** Vol. 7. P. 556–560.
Granata L. Obserwazioni sullo sviluppo e sulle affinita dei Cnidosporidi // Atti Soc. tosc. Sci. Nat. (Proc. verb.). **1927.** T. 36. P. 82–87.
Grassé P. P. Traité de zoologie. Anatomique sistématique, biologique. T. 1. Protozoaires. Fasc. 2 / P. O. Grassé. Paris, **1953.** 1088 p.
Grassé P. P. Les myxosporidies sont des organismes pluricellilaires // **C. r. Acad. sci. 1960.** Vol. 251, N 23. P. 2638–2640.
Grassé P. P., Lavette A. La myxosporidie Sphaeromyxa sabrazesi etle nouvel embranchement des Myxozoaires (Myxozoa), Recherches sur l'etat pluricellulaire primitif et considerations phylogenetiq ues // **Ann. sci. natur. Zool. et biol. anim. 1978a.** T. 20, N 3. P. 193–285.
Grassé P. P., Lavette A. Sur la reproduction des Myxosporidies et la valeur des cellules dites germinales // **C. r. Acad. sci. 1978b.** D286, N 10. P. 757–759.
Grassé P. P., Poisson R. A., Tuzet O. Zoologie. T. I. Invértébrés. Paris, **1961.** 919 p.
Grelle K. G. Protozoologie. Berlin; New York, **1973.** 652 S.
Greven U. Ein Beitrag zum Verhalten von Myxosporidien in den Kiemen einiger Süßwasserfische // **Ztschr. Fisch. 1956.** Bd 5 (N. F.) H. 1/2. S. 101–115.
Griffin B. R., Davis E. D. Myxosoma cerebralis Detection of circulating antibodies in infected rainbow trout (Salmo garadneri) // **J. Fish. Res. Board. Canad. 1978.** Vol. 35, N 9. P. 1186–1190.
Groff J. M., McDowell T., Hedrick R. P. Sphaerospores observed in the kidney of channel catfish (Ictalurus punctatus) // **Fish Health Sec/Am. Fish. Soc. Newsletter. 1989.** Vol. 7 (1). P. 5.
Grossheider G., Korting W. First evidence that Hoferellus cyprini (Doflein, 1898) is transmitted by Nais sp. // **Bull. Europ. Assoc. Fish. Pathol. 1992.** N 12. P. 17–20.
Guberlet J. E. Recent advance in our knowledge of the parasites of the marine fishes of the Pacific // **Proc. South. Pacific Sci. Congress (Canada), 1933. 1934.** N 5. P. 4165–4169.
Guilford G. New species of Myxosporidia in Percid Fishes from green Baye (Lake Michigan) // **J. Parasitol. 1963.** Vol. 49. P. 474–478.
Guilford H. G. New species of Myxosporidia from Green Bay (Michigan Lake) // **Trans. Amer. Micr. Soc. 1965.** Vol. 84, N 4. P. 566–573.
Guilford G. H. Myxosoma pendula n. sp. (Protozoa, Myxosporidia) from the Creak Chub-Semotilus atromanculatus // **J. Protozool. 1967.** Vol. 14, N 2. P. 196–198.
Guimaraes J. R. A. Myxosporideos da ichtiofauna brasileira // **Dissertation. 1931.** P. 1–50.
Guimaraes J. R., Bergamin F. Om novo myxosporideo parasito de peixis de agua doce // **Rev. Biol. Hyg. S. Paulo. 1933.** N 4. P. 41–42.

Guimaraes J. R., Bergamin F. Sobre um novo myxosporideo parasito de peixe de agua doce Myxobolus kudoi sp. n. // Rev. industr. Anim. S. Paulo (nov. ser.). **1938.** N 1. P. 65–67.

Gunther H. Myxoboliden als Gewebsparasiten des Zander (Lucioperca sandra) // Zeitschr. Fischerei u. Hilfe wissensch. **1940.** Bd 38. S. 261–268.

Gupta S., Khera S. On new myxosporean parasite (Myxozoa), Lomosporus indicus gen. et sp. n. from the freshwater fish, Labeo calbasu (Hamilton) // Acta protozool. **1988a.** Vol. 27, N 2. P. 171–175.

Gupta S., Khera S. On a new species, Myxidium labeonis from freshwater fishes of Punjab, India // Gupta Sushma, Knera S. Arch. Protistenk. **1988b.** Vol. 136, N 4. P. 393–396.

Gurley R. R. On the classification of the Myxosporidia a group of Protozoon parasites infesting Fishes // Bull U. S. Fish. Comm. **1893.** Vol. 11 (1891). P. 402–407.

Gurley R. R. The Myxosporidia or Psorosperms of fishes and the epidemies produced by them // Rep. U. S. Fish. Comm. **1894.** Vol. 26 (1892). P. 65–304.

Gutierrez ell., Drake P. Mêtodo de coloracion de dapsulas y filamentos de Myxobolus sp. y Kudoa sp., protozoos parasitos de peces marinos // Invest. pesq. **1980.** T. 44, N 1. P. 55–57.

Guyenot E., Naville A. Zur une Myxosporidie (Myxobolus ranae n. sp.) et Microsporidia parasites de Rana temporaria // Rev. Suisse Zool. **1922.** Vol. 29. P. 413–425.

Hacmanjek M. Telohaneloza – sve ucestalija bolest u nasim ribnjacima // Ribar. Jugosl. **1985.** Vol. 40, N 4–6. P. 94–96.

Hahn C. W. Sporozoan parasites of certain fishes in the vicinity of Woods Hall, Massachusetts // Bull. U. S. Fish. Comm. **1913.** Vol. 33. P. 193–214.

Hahn C. W. On the Sporozoan parasites of the fishes of Woods Hole and vicinity. I. Further observation on Myxobolus musculi from Fundulus // J. Parasitol. **1917a.** Vol. 3, N 3. P. 91–104.

Hahn C. W. On the Sporozoan parasites of the fishes of Woods Hole and vicinity. II. Additional observation upon Myxobolus musculi of Fundulus and a nearly related species, M. pleuronectidae, of Pseudopleuronectes americanus // J. Parasitol. **1917b.** Vol. 3, N 4. P. 150–162.

Hahn C. W. On the Sporozoan parasites of the fishen of Wood Hole and vicinity. III. On the Chloromyxum clupeidae of Clupea harengus (Young), Pomolobus pseudoharengus (Young) and P. aestivalis (Young) // J. Parasitol. **1917c.** Bd 4, N 1. S. 13–20.

Haldar D. P. Incidence of protozoan parasites in the cyprinid fishes of intensive fishculture ponds // Parasites and parasitic Diseases of Fish. Abstr. of the ist Intern. Sympos. Ichthyoparasitol. **1983.** P. 33.

Haldar D. P., Mukherjee M. Variation of spore morphology in Myxobolus punctatus (Myxobolidae, Protozoa) due to invasion in various organs ina teleoste Fish // 4th Intern. Congr. Parasitol., Short commun. Sec. B. Warszawa. **1978.** P. 15–16.

Haldar D. P., Mukherjee M. An annotated list of protozoan parasites from Ophicephalus punctatus Bloch, a common food-fish // Arch. Protistenk. **1979.** Vol. 121, N 4. P. 392–400.

Haldar D. P., Mukherjee M. Studies on Bivalvulida (Myxozoa: Myxosporea): observations on two new species of Henneguya from Food fishes of West Bengal, India // Arch. Protistenk. **1985.** Vol. 130, N 4. P. 419–425.

Hall L., Land D., Iversen E. S. Henneguya lagodon, a new species of Myxosporidian, parasitiny the pinnfish Lagodon rhomboides // Bull. Marin. Sci. **1967.** Vol. 17. P. 274–279.

Halliday M. M. Studies on Myxosoma cerebralis a parasite of Salmonids I. The diagnosis of the infection // Nord Veterinaermed. **1973a.** Vol. 25, N 7–8. P. 345–348.

Halliday M. M. Studies on Myxosoma cerebralis, a parasites of salmonides. II. The development and pathology of Myxosoma cerebralis in exsperimentally infected rain bow trout (Salmo gardneri) fry reared at different water temperature // Nord. Ve crinaermed. **1973b.** Vol. 25, N 7–8. P. 349–358.

Halliday M. M. Studies on Myxosoma cerebralis, a parasites of salmonids. IV. A preliminary immunofluorexent investigation of the spores of Myxosoma cerebralis // Nord. Veterinaermed. **1974.** Vol. 26. P. 173–179.

Halliday M. M. The biology of Myxosoma cerebralis – the causative organism of whirling disease of salmonids // J. Fish. biol. **1976.** Vol. 9, N 4. P. 339–357.

Hamilton R. C. Ultrastructure of a Sphaerospora sp. (Myxosporida) in goldfish kidney // Micron. **1980a.** Vol. 11. P. 499–500.

Hamilton R. C. Ultrastructure of a Sphaerospora sp. (Myxosporidia) in goldfish kidney // Micron (special issue). **1980b.** N 11. P. 499–500.

Hamilton A. J., Canning E. U. Studies on proposed role of Tubifex tubifex (Muller) as an intermediate host in the life cycle of Myxosoma cerebralis (Hofer, 1903) // J. Fish. Dis. **1987.** N 10. P. 145–150.

Haniory. Molnàr K. A protozoan dosease of the fry in fish forms // Madyar Allatorvosok, Lapja. **1972.** T. 27, N 7. P. 358–360.

Hanek G., Molnar K. Parasites of freshwater and anadromous fishes from Matamek River system, Quebec // J. Fish. Res. Board. Canada. **1974.** Vol. 31. P. 1135–1139.

Hare G. M., Burt D. B. Abundance and population dynamics of parasites infecting Atlantic salmon (Salmo salar) in Trout Brook // New Brunswick; Canada. J. Fish. Res. Board. Canada. **1975.** Vol. 32, N 11. P. 2069–2074.

Harrell L. W., Scott T. M. Kudoa thyrsitis (Gilchrist) (Myxosporea: Multivalvulida) in atlantic salmon, Salmo salar L. // J. Fish Diseases. **1985.** Vol. 8, N 3. P. 329–332.

Hartmann M. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungspoblem // Arch. Protistenk. **1909.** Bd 14. S. 286–292.

Hartmann M. Sporozoa // Handb. d. Zoologie von Rükenthal-Krumbach. Bd 1. Berlin; Leipzig, **1923/25.** P. 186–192.

Hartmann M., Schilling Cl. Die pathogenen Protozoen und die durch sie verursachten Krankheiten; zugleich eine Einführung in die allgemeine Protozoenlehre. Berlin, **1917.** X + 462 p.

Hass G. Myxoboliden als Gewebsparasiten des Zanders (Lucioperca sandra) // Ztschr. Fisch. **1940.** Bd 38, H. 2. S. 261–268.

Heckel J., Kner R. Die Süsswasserfische der Oestereichischen Monarche mit Rücksicht auf die angrenzenden Länder. Leipzig, **1858.** 388 p.

Heckmann R. A. The histopathology and prevalence of Henneguya sebasta and Kudoa clupeidae // J. Wildlife Diseases. **1978.** Vol. 14, N 2. P. 259–262.

Heckmann R. A., Jensen L. A. The histopathology and prevalence of Henneguya sebasta and Kudoa clupiedae // J. Wildlife Diseases. **1979.** Vol. 14, N 2. P. 259–262.

Heckmann R. A., Kumball A. K., Short J. A. Parasites of mottled sculpin, Cottus bairdi Giard, from five locations in Utah and Wasatch counties, Utah // Great Basin Natur. **1987.** Vol. 47, N 1. P. 13–21.

Hedrick R. P., Kent M. L., Toth R. J. Myxosporeans detected in nonsalmonid fishes from waters enzootic for proliferative kidney disease (PKD) // Bull. European Assoc. Fish Pathol. **1986.** Vol. 6 (2). P. 32–35.

Hedrick R. P., Kent M. L., Toth R. J., Morrison J. K. Fish infected with Sphaerospora spp. Thelohan (Myxosporea) from waters enzootic for proliferative kidney disease of salmonids // J. Protozool. **1988.** Vol. 35, N 1. P. 13–18.

Hedrick R. P., Wishkovsky A., Groff J. M., McDowell T. Transmission trails with three myxosporeans of salmonid fish // Diseases of fish and Shellfish: Proc. of 4th Europ. Assoc. of fish Pathology Conf. Santiago de Compostela, Spein, 24–28 September, 1989. **1989.** P. 38.

Hedrick R. P., McDowell T., Groff J. M. Sphaerospora ictaluri n. sp. (Myxosporea: Sphaerosporidae) observer in the kidney of channel catfish, Ictalurus punctatus Rafinesque // J. Protozool. **1990.** N 37. P. 107–112.

Hedrick R. P., Monge D., de Kinkelin P. Transmission of PKX, the causitive agent of proliferative kidney disease (PKD), of rainbow trout Oncorhynchus mykiss following filtration of water and sediment // Dis. Aquat. Org. **1992.** N 14. P. 237–240.

* **Heider J.** Monographie der Familie Urceolaridae (Ciliata, Peritricha, Mobilia) mit Berücksichtungen der: im süddeutschen Raum vorkommenden Arten // Parasitol. Schriftenreihe. Jena, **1964.** Bd 17. 251 S.

Hemmingsen A. R., Holt R. A., Ewing R. D. Susceptibility of progeny from crosses among three stocks of coho salmon to infection by Ceratomyxa shasta // Trans. Amer. Fish. Soc. **1986.** Vol. 115. P. 492–495.

Hendrickson G. L., Carleton A., Manser D. Geographic and seasonal distribution of the infective stage of Ceratomyxa shasta (Myxozoa) in Northern California // Dis. Aquat. Organ. **1989.** Vol. 7. P. 165–169.

Hermanns W., Körting W. Sphaerospora tincae Plehn, 1925 in tench, Tinca tinca L., fry // J. Fish Diseasea. **1985a.** Vol. 8, N 3. P. 281–288.

Hermanns W., Körting W. Ein verbessertes Verfahren zum Nachbei der Drehkrankheit (Myxosoma cerebralis, Hofer 1903) bei der Regenbogenforelle // Berlin. und Münch. tierärztl. Wochenschr. **1985b.** Vol. 98, N 4. P. 126–129.

Herrick J. A. Two species of Myxobolus from fishes of Lake Erie // Trans. Amer. Micr. Soc. **1936.** Vol. 55. P. 194–198.

Herrick J. A. Some Myxosporidian parasites of Lake Erie fishes // Trans. Amer. Micr. Soc. **1941.** Vol. 60. P. 163–170.

Heuschmann O. Ueber die Ausbreitung der Drehkrankheiten in Süddeutschland // Allg. Fisch. Zeit. **1940.** Bd 65, H. 3. S. 17–19.

Heuschmann O. Die Drehkrankheit der Salmoniden // Allg. Fisch. Zeit. **1949.** Bd 74, H. 12. S. 216–219.

Hewitt G. C., Hine P. M. Check list of Parasites of New Zealand fishes and of other hosts // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. **1971.** Vol. 6. P. 69–114.

Hewitt G. C., Little R. W. Whirling disease in New Zealand trout, cauzed by Myxosoma cerebralis (Hofer, 1903) (Protozoa, Myxosporida) // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. **1972.** Vol. 6, N 1–2. P. 1–10.

Higgins M. J. The potential of Myxidium salvelini (Myxozoa, Myxosporea) as a biological tag for sockeye salmon, Oncorhynchus nerka (Walbaum) // M. Sc. Thesis. Simon Fraser University, Burnaby, B. C. **1990.**

Hine P. M. Three new species of Myxidium (Protozoa: Myxosporidia) parasitic in Anguilla australis Richardson, 1848 and A. dieffenbachi, Gray, 1842 in New Zealand // J. R. Soc. New Zealand. **1975.** Vol. 5, N 2. P. 153–161.

Hine P. M. Myxobolus incundus n. sp. (Sporozoa: Myxosporidea), parasitic in Galaxias maculatus (Jenyns, 1842) in New Zealand // J. R. Soc. New Zealand. **1977.** Vol. 7, N 2. P. 157–161.
Hine P. M. Variations in the spores of Myxidium zealandicum Hine, 1975 (Protozoa; Myxosporidea) // N. Z. J. Mar. and Freshwater. Res. **1978a.** Vol. 12, N 2. P. 189–195.
Hine P. M. Distribution of some parasites of freshwater eels in New Zealand // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. **1978b.** Vol. 12, N 2. P. 179–188.
Hine P. M. Factors affecting the size of spores of Myxidium zealandicum Hine, 1975 (Protozoa: Myxosporida) // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. **1979.** Vol. 13, N 2. P. 215–223.
Hine P. M. A review of some species of Myxidium Bütscli 1882 (Myxosporea from eels (Anguilla anguilla) // J. Parasitol. **1980.** Vol. 27. P. 260–267.
Hine P. M., Boustead N. C. A guide to diseases in eel farms // Fish. Res. Division. Occasional Publ. 6. N. Z. Ministry of Agriculture and Fisheries. Wellington, **1974.** 28 p.
Hnath J. G. Whirling diseas in the State of Michigan // J. Parasitol. **1970.** Vol. 51, N 4. P. 149–150.
Hofer B. Ueber Fischkrankheiten // Zeits. Fisch. **1895.** Bd 3. S. 179–209.
Hofer B. Die sogenannte Pockenkrankheit der Karpfen // Allg. Fisch. Zeits. **1896a.** Bd 21. S. 2–18.
Hofer B. Die infection der Fische mit Myxosporidien // Allg. Fisch. Zeits. **1896b.** Bd 21. S. 38–39.
Hofer B. Die sogenannte Pockenkrankheit der Karpfen // Allgem. Fischrei-Ztg. **1896c.** Bd 21.
Hofer B. Ueber die Drehkrankheit der Regenbogenforelle // Allg. Fisch. Zeits. **1903.** Bd 23, H. 18. S. 7–8.
Hofer B. Handbuch der Fischkrankheiten. Stuttgart, **1904.** 359 S.
Hoffman G. L. Parasites of NA freshwater fishes // Univ. of Calif. Press. **1967.** 486 p.
Hoffman G. L. Whirling disease of trout and salmon cause by Myxosoma cerebralis in the United States of America // Piscicultura et ichtiopathologia. **1970a.** Anno V, N 2. P. 29–31.
Hoffman G. L. Intercontinental and transcontinental dissemination of fish parasites with emphasis on whirling disease (Myxosoma cerebralis). A symposium on the diseases of fishes and shellfishes // Am. Fish. Soc. **1970b.** N 5. P. 69–81.
(Hoffman G. L.) Гоффман Г. Л. Вертеж форели и лосося, вызываемый Myxosoma cerebralis (Myxosporidia, Myxosomatidae) в Соединенных Штатах Америки // Паразитология. **1971a.** Т. 5, вып. 2. С. 182–185.
Hoffman G. L. Redescription of spores of the whirling disease agent, Myxosoma cerebralis // J. Parasitol. **1971b.** Vol. 57. P. 1302–1308.
Hoffman G. L. The effect of certain parasites on freshwater fishes // Verh. Internat. Limnol. (Leningrad). **1973a.** Vol. 18. P. 1622–1627.
Hoffman G. L. Parasites of Laboratory Fishes. Part 3 // Flynn R. J. (ed.). Parasites of Laboratory Animals. Iowa State Univ. Press. Ames. **1973b.** P. 643–768.
Hoffman G. L. The effect of certain parasites on North American fresh water fishes // Vern. Internat. Verein. Limnol. **1973c.** Vol. 18. P. 1622–1627.
Hoffman G. L. Fish Age as Related to Susceptibility to Myxosoma cerebralis, Cause of Whirling Disease // Progr. Fish.-Gult. **1974a.** Vol. 36, N 3. P. 151.
Hoffman G. L. Disinfection of contaminated water by ultraviolet irradiation, with emphasis on whirling diasease (Myxosoma cerebralis) and its effect of fish // Trans. Amer. Fish. Soc. **1974b.** Vol. 103, N 3. P. 541–550.
Hoffman G. L. Whirling disease (Myxosoma cerebralis): control with ultraviolet irradiation and effect on fish // J. Wildlife Diseases. **1975a.** Vol. 11, N 4. P. 505–507.
Hoffman G. L. Protozoan disease of freshwater fishes, advances and needs // Proceedings of the Third International Disease Conference, Wild Life Disease Association, Munich. Germany, Aug, 25–30. **1975b.** M., 1976. C. 51.
Hoffman G. L. Fish Diseases and Parasites in Relation to the Environment // Fish Pathology. **1976a.** Vol. 10, N 2. P. 123–128.
Hoffman G. L. Whirling disease of trout // Fish Disease Leoflet. **1976b.** N 47. P. 2–10.
Hoffman G. L. Parasitic diseases of laboratory fishes and their control // Synarse. **1980.** Vol. 3, N 3. P. 16–20.
Hoffman G. L. Exotic Parasites of Baltfishes // Proc. Joint Meeint 5th annual Fish. Health Seet. Amer. Fish. Soc. and 6th ann. Eastern Fish. Aealth. Workspop, Mississipi, State Univers. July 21–23, **1981a.** P. 31–32.
Hoffman G. L. Two fish pathogens, Parvicapsula sp. and Mitraspora cyprini (Myxosporea), new to North America // Fish, pathogens and environment in European polycultura, Szarvas, Hungary. **1981b.** P. 184–197.
Hoffman G. L. Phynogenetical Relationships among Protozoa: Phylum Myxosoma // Progress in Protozoology. Abstr. VI Intern. congr. Protozool. Warszawa. **1981c.** P. 141.
Hoffman G. L. Preventation and control of parasitic diseases in fishes // Parasites and Parasitic Diseases of Fish. A Abstr. of the ist Ihern. Sympos. Ichthyoparasitol. **1983.** P. 38–39.
Hoffman G. L. Two fish pathogens, Parvicapsula sp. and Mitraspora cyprini (Myxosporea) new to North America // Fish, Pathog. and Environ. Eur. Polycult. Budapest, **1984.** P. 127–135.
Hoffman G. L., sen., Hoffman G. L., jr. Studies on the control of whirling disease (Myxosoma cerebralis). I. The effect of Chemicals on spores in vitro and of calcium oxide as a disinfectant in simulated ponds // J. Wildlife Disease. **1972.** Vol. 8. P. 49–53.

Hoffman G. L., Markiw M. E. Control of whirling disease (Myxosoma cerebralis): use of methylene blue staining as a possible indicator of effect of heat on spores // J. Fish. Biol. **1977.** Vol. 10. P. 181–183.
Hoffman G. L., Meyer E. P. Parasites of freshwater fishes. A rewiew of their control and treatment. Neptune City, T. F. N. Public. 1974. N 7. 224 p.
Hoffman G. L., Mitchell A. J. Fish. disease diagnosis and control // The Commercial Fish. Farmer. **1978a.** Vol. 4, N 4. P. 20–23.
Hoffman G. L., Mitchell A. J. Diagnosis services avaible // The Commercial Fish. Farmer. **1978b.** Vol. 5, N 3. P. 37–39.
Hoffman G. L., Mitchell A. J. Exotic Mitraspora cyprini and Sphaerospora carrassii (Protozoa: Myxosporidia) of Goldfish now in the U. S. // Proceedings of the 1980 Meeting of Amer. Soc. of Parasitologists. San Francisco. **1980.** Vol. A223. P. 82.
Hoffman G. L., O'Grodnick. Control of whirling disease (Myxosoma cerebralis): effect of drying, and disinfection with hydrated lime or chlorine // J. Fish. Biol. **1977.** Vol. 10. P. 175–179.
Hoffman G. L., Putz R. E. Development of Myxosoma sp. in the cartilage of fish // J. Parasitol. **1965.** Vol. 49. P. 30.
Hoffman G. L., Putz R. E. Host susceptibility and the effect of aging, freezing, heat, and chemical on spores of Myxosoma cerebralis // Progr. Fish. Cult. **1969.** Vol. 31, N 1. P. 35–37.
Hoffman G. L., Putz R. E. Problems and reasearch on Myxosoma cerebralis // J. Parasitol. **1970.** Vol. 5, N 4, Sect. II. P. 158.
Hoffman G. L., Putz R. E. Effect of freezing and aging on the spores of Myxosoma cerebralis – the casual agent of salmonid whirling disease // Progr. Fish. Cult. **1971.** Vol. 33, N 3. P. 95–98.
Hoffman G. L., Schubert G. Some parasites of exotic fishes // Distribution, Biology and management of Exotic Fishes / Eds W. R. Courthey, J. R. Stauffer. Baltimore; Maryland, **1984.** P. 233–261.
Hoffman G. L., Walker L. A new myxosporidian, Dicauda átherinoidi n. g., n. sp., of the minnow, Notropis atherinoides Rafinesque // J. Fish. Diseases. **1978.** N 1. P. 343–349.
Hoffman G. L., Dunbar C. E., Bradford. Whirling disease of trouts caused by Myxosoma cerebralis in the United states // Spec. Sci. Rep. Fish. **1962.** N 27. P. 1–13.
Hoffman G. L., Putz R. E., Dunbar C. E. Studies on Myxosoma cartilaginis n. sp. (Protozoa: Myxosporidia) of Centrarchid Fish and a Sinopsis of the Myxosoma of North American freshwater fishes // G. Protozool. **1965.** Vol. 12, N 3. P. 319–332.
Hoffman G. L., Snieszko S. F., Wolf K. Approoved procedure for determining absence of viral hemorrhagic septimia and whirling disease in certain fish and fish products // U. S. Dep. Inter., Fish Disease Leaflet-9. **1968.** P. 1–7.
Hoffman G. L., Markiw M., Pauley G., Wolf K. On the life cycle and latest diagnostic methods for Myxosoma cerebralis (Protozoa) cause of Whirling disease of trout and salmon // III Intern. Congr. Parasitol. München. **1974.** Vol. 3. P. 1609.
Hoffmaster J. L., Sanders J. E., Rohovec J. S., Fryer J. L., Stevens D. G. Geographic distribution of the myxosporean parasite, Ceratomyxa shasta Noble, 1950, in the columbia River basin, USA // J. Fish. Dis. **1988.** Vol. 11. P. 97–100.
Honigberg B. M., Balamuth W., Bovee E. C., Corliss J. O., Goidics M., Hall R. P., Kudo R. R., Levine N. D., Loeblich A. R., Weiser R. J., Wenrich D. H. A revised classification on the phyllum Protozoa // J. Protozool. **1964.** Vol. 11, N 1. P. 7–20.
Hora S. L. Zoological research in relation to development of fisheries // Current. Sci. Bangalore. **1944.** N 13. P. 95–97.
Hornbeek F. K., Sawyer P. J., Sawyer E. S. Growth of winter flounder (Pseudopleuronectes americanus) and smooth flounder (Liopsetta putnami) in heated and unheated water // Aquaculture. **1982.** Vol. 28. P. 363–373.
Horsch C. M. A case history of whirling deseasein a drainage system: Battle Creek drainage of the upper Sacramento river basin, California, USA // J. Fish Diseases. **1987.** Vol. 10, N 6. P. 453–460.
Hoshina T. Notes on some Myxosporidian Parasite on Fishes of Japan // J. Tokyo Univ. Fisheries. **1952.** Vol. 39, N 1. P. 69–89.
Hoshina T., Hosoda S. On a new Myxosporidian species Thelohanellus cyprini n. sp. parasitic in the fin of Cyprinus carpio // J. Tokyo Univ. Fish. **1957.** Vol. 43, N 1. P. 71–73.
Hoskins G. E., Hulstein L. P. Annual Report of the diagnostic service of the Fisheries and Marine Service, Pacific Region for 1975 // Fish. Mar. Serv. Res. Dev. Tech. **1977.** Rep. 707. 35 p.
Hoskins G. E., Bell G. R., Evelyn T. P. T. The occurrence, distribution and significance of infectious diseases and neoplasms obserwed in fish in the Pacific Region up to the end of 1974 // Fish. Mar. Serv. Res. Dev. Tech. Rep. **1976.** N 609. 37 p.
Hsieh Shing-ren. Seasonal dynamics of myxosporidian in Leiocassis longitostris and Sourogobia dabryi in middle (Tuanfeng section) Changjiang river // 2nd Int. Symp. Ichthyparasitol.: Actual Probl. Fish Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, 1987: Abstr. **1987a.** S. l., s. a. P. 31–32.
Hsieh Shing-ren. Myxosporidiasis of freshwater fishes of China // 2nd Int. Symp. Ichthyoparasitol.: Actual Probl. Fish Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, 1987: Abstr. **1987b.** S. l., s. a. P. 29–30.
Hsieh Shing-ren, Chen Chih-leu. Миксоспоридия Septemcapsula yasunagai g. n. sp. n., представитель нового семейства класса Myxosporea // Дунъу фэньлэй сюэбао; Acta zootazon. sin. **1984a.** Vol. 9, N 3. C. 225–227. (На кит. яз.).

Hsieh Shing-ren, Chen Chih-leu. Новый вид миксоспоридий от пресноводных рыб Китая // Дунъу фэньлэй сюэбао, Acta zootaxon. sin. **1984b.** Vol. 9, N 4. P. 337–339. (На кит. яз.).
(Hsieh Shing-ren et al.) Се Син-жень, Чен Чи-лю, Ян Цу-чжи, Чен Инь-хун, Чжау Хань-ци, У Хуей-шень. Распространение болезней мальков „лин" в провинции Гуандун и опыты по их профилактике // Гидробиология Зап. Китая. **1959.** № 4. С. 419–428. (На кит. яз.).
Hsü F. S., Chang M. Histopathology of Myxodium matsuii infection in the skin of eels // J. C. R. R. Fish. Ser. **1977.** N 29. P. 47–49.
(Hua D.) Хуа Динкэ. Заболевания Cirrhinus molitorella // Дунъусюэ цзачжи, Dongwuxue zarhi. **1979.** № 12. С. 43–47. (На кит. яз.).
Huang C. C., Lo C. F., Wang C. H., Huber R. F. A histopathological and histochemical study on a Myxidium in the eel kidney // J. C. R. R. Fish Ser. **1977.** N 29. P. 7–13.
Huber J. C. Ueber Piesbergens Fischsporospermien // Zentrlbl. Bakteriol. u. Parasitenk., **1888.** Bd 3. S. 663–664.
Hulbert W. C., Komourdjan M. P., Moon T. W., Fenwick J. C. The fine structure of sporogony in Myxidium zealandicum (Protozoa: Myxosporidia) // Can J. Zool. **1977.** Vol. 55. P. 438–447.
Humason G. L. Animal tissue techniques. San Francisco, **1979.**
Hunter G. W. Studies on the parasites of fresh–water fishes of Connecticut // Bull. Conn. geol. nat. Hist. Surv. **1942.** Vol. 63. P. 228–335.
Hyman S. H. The Invertebrates Protozoa through Coelenterata. New York; London, **1940.** XII + 728 p.
Ingram K. M., Mitchell L. G. Pancreatic infections of Myxobolus osburni Herrick (Myxozoa, Myxosporea) in the pumkinseed Lepomis gibbosus (Linnaeus) in Iowa // J. Wild Life Disease. **1982.** Vol. 18, N 1. P.75–79.
Ishii S. Nihon. san unagi no nen-eki-hoshichyu byo. Dobuts. Zasshi Tokyo. **1915a.** Vol. 27. P. 372–382.
Ishii S. Unagi no hifu ni kiseisuru Lentospora. Dobuts. Zassni Tokyo. **1915b.** Vol. 27. P. 471–474.
Ishizaki H. Note on Myxosporidian parasites of fishen // Bull. Fukoka Gakugli Univ. (Nat. Sci.) **1957.** N 7. P. 107–112.
Ivanic M. Die sekundäre Sporenkeimung als die Ursache der echten Autoinfektion bei Myxosporidien // Zool. Anz. **1925.** Bd 63. S. 65–68.
Ivanic M. Ein neuer Beitrag zur Kenntnis der echten Autoinfection bei Sporozoen // Zool. Anz. **1926.** Bd 65. S. 183–187.
Iversen E. S. A new Myxosporidian, Myxosoma squamalis, parasite of some Salmonoid fisches // J. Parasitol. **1954.** Vol. 40, N 4. P. 397–405.
Iversen E. S., Van Meter N. N. A new myxosporidian (Sporozoa) infecting the Spanish mackerel // Bull. Marine Sci. **1967.** Vol. 17, N 2. P. 268–273.
Iversen E. S., Yokel B. A myxosporidian (Sporozoan) parasite in the red drum, Sciaenops ocellatus // Bull. Marine Sci. **1963.** Vol. 13, N 3. P. 449–453.
Iversen E. S., Chitty N., Van Meter N. Some Myxosporidia from marine fishes of South Florida // J. Protozool. **1971.** Vol. 18, N 1. P. 82–86.
Iwata K. Observations on the parasitism of the myxosporidian spores of Myxidium sp. found in the gills of wild eels // Fish Patholog. **1972.** Vol. 7. P. 77–78.
Jääskeläinen. Über die Nahrung und die Parasiten der Fische im Ladoga See. // Ann. Acad. Sci. Fennic. ser. A. **1921.** Vol. 14, N 3. P. 1–55.
Jaczo I. Beitrage zur Kenntnis der Myxosporidien der Balaton Fische I // Arbeiten des Ungarischen biologischen Forschungs institutes. **1940.** Bd 12. S. 277–289.
Jaczo I. Myxosporidia–cystak O_2-Fogyasztast, csökkentö hatasa a sügeren (Perca fluviatilis) // Magyar Biol. Kut. Munk. **1942.** köt. 14. S. 90–94.
Jakowska S., Nigrelli R. F. Myxosporidian in the electric eel, Electrophorus electricus // Proc. Amer. Soc. Protozool. **1950.** N 1. P. 9.
Jakowska S., Nigrelli R. F. The pathology of Myxosporidiosis the electric Eal, Electrophorus electricus (L.), caused by Henneguya visceralis and H. electrica spp. n. // Zoologica. **1953.** Vol. 38, N 4. P. 183–192.
Jakowska S., Nigrelli R. F., Alperin A. A new Henneguya in the North Atlantic weakfish, Cinoscion regalis // J. Parasitol. **1954.** Vol. 1 (Suppl.). P. 13.
Jameson A. P. A note on some Myxosporidia collected at Monaco // Bul. Ins. Ocean. Monaco. **1913.** N 273. P. 1–4.
Jameson A. P. Myxosporidia from Californian fishes // J. Parasitol. **1929.** Vol. 16. P. 59–68.
Jameson A. P. Note on California Myxosporidia // J. Parasitol. **1931.** Vol. 18. P. 59–68.
* **Janiszewska J.** Actinomyxidia: Morphologe, ecolory, history of invastigations systematics development // Acta. Parasitol. Polon (Warszawa). **1955.** T. 21, N 11. F. 30. S. 406–440.
* **Janiszewska J.** Actinomyxidia: New Systematics, sexual cycle description of new genera and species // Zoolog. Polon. **1957.** T. 8, F. 1. S. 3–34.
Janovy J. L., Hardin E. L. Diversity of the parasite assemblage of Fundulus zebrinus in the Platte River of Nebraska // J. Parasitol. **1988.** Vol. 64, N 2. P. 207–213.
Jauasri M., Hoffman G. L. Review of Myxidium (Protozoa: Myxozoa: Myxosporea) // Protozoological Abstracts. **1982.** Vol. 6, N 4. P. 61–91.

Jeney G. The Occurence of Thelohanellus dogieli Achmerov, 1955 (Myxosporidia) on Carp (Cyprinus carpio) in Fish Ponds in Hungary // Parasit. Hung. **1979.** N 12. P. 19–20.
Jenni W. Zur Kenntniss der Fischparasiten des Zürichsees (Myxosporidia) // Vyschr. naturf. Ges. Zürich. **1945.** Bd 90, H. 4. S. 271–275.
Jensen L. A., Heckmann R. A., Moser M., Daily M. D. Parasites of Bocaccio, Sebastes paucispinus, from Sathern and Central California // Proc. Helminthol. Soc. Wash. **1982.** Vol. 49, N 2. P. 314–317.
Jensen L. A., Moser M., Heckmann R. A. The parasites of the California Lizardfish, Synodus ducioceps // Proc. Helminthol. Soc. Wash. **1979.** Vol. 46, F. 2. P. 281–284.
* **Jessner F.** Hydrobotanik. Bd 1. Energiehaushalt. Berlin, 1955. 517 S. (Hochschulbücher; Biologie, Bd 3).
Jirovec O. Myxosporidia cizopasicivnasich rybach // Vest. cs. král spol. nauk. **1942.** T. 2, N 22. S. 1–10.
Jirovec O., Schäferna K., Scorpie F. Sporozoan tincae, a pathogenic parasite of the tench // Parasitology. **1947.** Vol. 38, N 3. P. 145–148.
Jirovec O., Wenig K., Fott B., Bartos E., Weiser J., Sramek-Husek R. // Protozoology. Praha. **1953.** 648 p.
Johnson K. A. Host susceptibility, histopathologic and transmission studies on Ceratomyxa shasta, a myxosporidan parasite of salmonid fish // Tëbë кюнкю. Fish Pathol. **1980.** Vol. 14, N 4. P. 183–184.
Johnson K. A., Sanders J. E., Eryer J. L. Ceratomyxa shasta in salmonids // U. S. Fish und Wildl. Serv., Fish Dis. Leaj. **1979.** Vol. 58. P. 1–11.
Johnston C. A. A redescription of Myxidium chelonarum Johnston, 1969 (Cnidospora, Myxididae) from various North American turtles // J. Protozool. **1969a.** Vol. 16, N 4. P. 700–702.
Johnston C. A. Myxidium chelonarum n. sp. (Cnidospora, Myxosporida) from various North America turtles // Am. S. E. Biol. Bull. **1969b.** N 16. P. 56.
Johnston T. H., Bancroff M. J. A parasite, Myxobolus hylae sp., nov., of the reproductive organs of the golden swamp frog, Hyla aurea // Austral. Zoologist. **1918.** Vol. 1. P. 171–175.
Johnston T. H., Bancroff M. J. Some new Sporozoon parasites of Queensland freshwater fish // Sydney J. Roy., Doc., NSW. **1919.** Vol. 52. P. 520–528.
Johnstone J. Note on a sporozoan parasite of the Plaice (Pleuronectes platessa) // Rep. for 1900 Lancash. Fish. Labor. Herdmann. **1900.** P. 59–62.
Johnstone J. Internal parasites and diseased conditious of Fishes // Proc. Liverp. biol. soc. **1905.** Vol. 19. P. 278–300.
Johnstone J. On myxosporidian infection of Gadus esmarkii (with a note on identification of the parasite by H. M. Woodcock) // Rep. Lanes. **1906.**
Johnstone J. Diseases and Parasites of Fishes // Proc. Trans. Liverpool. Biol. Soc. **1922.** Vol. 36. P. 286–301.
Johnstone J., Woodcook H. M. On a Myxosporidian infection of Gadus esmarki with a note on the identification of the parasite // Proc. Trans. Biol. Soc. **1907.** Vol. 21. P. 304–308.
Joseph H. Chloromyxum protei n. sp. // Zool. Anz. **1905.** Bd 29. S. 450–451.
Joseph H. Chloromyxum protei n. sp., ein in der Niere des Grottenolms parasitierendes Myxosporidium // Arch. Protistenk. **1907.** Bd 8. S. 398–412.
Joy G. E. A new species of Kudoa (Myxosporidea: Chloromyxidae) from the spot, Leiostomus xanthurus Lacépède, in Clear Lake, Texas // J. Protozool. **1972a.** Vol. 19, N 2. P. 264–265.
Joy G. E. A new species of Henneuya (Myxosporidea: Myxobolidae) from the black drum Pogonias cromis in Clear Lake, Texas // J. Protozool. **1972b.** Vol. 19, N 1. P. 126–128.
Joy G. E., Tarter D. C., Franklin H. Gill parasites Octomacrum spinum (Trematoda: Monogenea) and Unicauda sp. (Protozoa: Myxosporidia) from the stoneroller minnow (Campostoma anomalum) in West Virginia // Trans. Amer. Microsc. Soc. **1978.** Vol. 97, N 1. P. 27–32.
Jurine L. L. Histoire des poissons du lec Leman // Soc. phys. hist. nat. **1825.** Vol. 3.
Kabata Z. Note on a new host of Myxobolus aeglefini // Parasitol. **1957.** Vol. 47, N 1–2. P. 165–168.
Kabata Z. On two Myxosporidian parasites of marine fishes, including one new species (Ceratomyxa tenuispora) // Ann. Magaz. Nat. Hist. **1960.** Vol. 9, 13 ser., N 29. P. 306–308.
Kabata Z. Five new species of Myxosporidia from marine fishes // Parasitol. **1962.** Vol. 52. P. 177–186.
Kabata Z. Parasites as Biological Tags. International Fisheries Special. Publication N 4 (6). Dartmouth. **1963.** P. 31–37.
Kabata Z. Whiting stocks and their gall bladder parasites in British waters // Marine Res. **1967.** Vol. 2. P. 1–11.
Kabata Z., Whitaker D. J. Two species of Merlucius productes (Agres, 1856) in the Canadian Pacific // Can. J. Zool. **1981.** Vol. 59, N 11. P. 2085–2091.
Kabata Z., Whitaker D. J. Distribution of two species of Kudoa (Myxozoa: Multivalvulida) in the offchore population of the Pacific hake, Merluccius productus (Ayres, 1855) // Can. J. Zool. **1986.** Vol. 64, N 10. P. 2103–2110.
Kabata Z., Whitaker D. J., Bagshaw J. W. Kudoa Thyrsitis (Gilchrist) (Myxosporea: Multivalvulida) in coho salmon, Oncorhynchus kisutch (Walbaum) // Can. J. Zool. **1986.** Vol. 64, N 4. P. 1038–1040.
Kalavati C. Histopathological observation in Myxosporidia infection // Progress in Protozool. Abstr. VI Intern. Congr. Protozool. Warszawa. **1981a.** P. 166.
Kalavati C., Narasimhamurti C. C. Unicauda andhrae n. sp. (Myxosporidia) in the mucus on the gills of Ophicephalus gachua // Z. Parasitenk. **1981b.** Bd 65, N 1. S. 89–93.
Kalavati C., Narasimhamurti C. C. Anew myxosporidian, Rudicapsula esomi n. gen. n. sp., from the

freshwater fish, Esomus sp. // Z. Parasitenk. **1983.** Vol. 70, N 1. P. 21–27.

Kalavati C., Narasimhamurti C. C. Two new species of Myxosporidians, Chloromyxum tripathii sp. n. and Chloromyxum mitchelli sp. n. from fish. Therapon jarbua (Forsskal) // Acta Protozool. **1984.** Vol. 23, N 2. P. 135–144.

Kalavati C., Narasimhamurti C. C. Histopathological changes in the gills of Channa punctatus Bl. infected with Henneguya waltairensis // Arch. Protistenk. **1985.** Vol. 129, N 1–4. P. 199–202.

Kalavati C., Narasimhamurti C. C. A new myxosporidian, Parazchokkella melanosticti gen. n., sp. n. parasitic in the gall bladder of the toad, Bufo melanostictus. // Acta protozool. **1987.** Vol. 26, N 2. P. 189–194.

Kalavati C., Sandeep B. V., Narasimhamurti C. C. Two new species of myxosporidians, Myxosoma channai n. sp. and Myxobolus tripathii n. sp. from fresh water fishes of Andhra Pradesh // Proc. Indian Acad. Sci. Anim. Sci. **1981.** Vol. 90, N 1. P. 61–78.

Kalenscher H. Studien zur Jugendgeschichte von Leptotheca macrospora, eines disporen Myxosporidie // Arch. Protistenk. **1926.** Bd 56, H. 3. S. 357–396.

* **Kayser R.** Lehrbuch der Geologischen Formationskunde. Stuttgart, **1908.** 741 S.

Kennedy C. R. A checklist of British and Irish freshwater fish parasites with note of their distribution // J. Fish. Biol. **1974.** Vol. 6. P. 613–644.

Kent Michael L., Hedrick Ronald P. PKX, the causative agent of proliferative kidney disease (PKD) in pacific salmonid fishes and its affinities with the Myxozoa // J. Protozool. **1985.** Vol. 32, N 2. P. 254–260.

Kent Michael L., Hedrick Ronald P. Effects of cortisol implants on the PKX myxosporean causing proliferative kidney disease in raindow trout, Salmo Gairdneri // J. Parasitol. **1987.** Vol. 73, N 3. P. 454–461.

Kent M. L., Hoffman G. L. Two new species of Myxozoa, Myxobolus inaequus sp. n. and Nenneguya theca sp. n. from the brain of a South American knife fish Eigemannia virescens (V) // J. Protozool. **1984.** Vol. 31, N 1. P. 91–94.

Kent M. L., Duhamel G. E., Foott J. S., Hedrick R. P. Chronic Bronchitis (Hamburger Gill Disease) of channel catfish in California and its possible myxosporean etiology // Calif. Dept. Fish Game. **1973.** Vol. 73. P. 99–105.

Kent M. L., Whitaker D. J. and Margolis L. Experimental transmission of the myxosporean Myxobolus arcticus to sockeye salmon using an aquatic oligachaete, Eclipidrilus sp. (Lumbriculidae) // Amer. Fish. Soc., Fish Health Newsl. **1990.** N 18 (4). P. 4–5.

Kent M. L., Whitaker D. J., Margolis L. Transmission of Myxobolus arcticus (=neurobius) with tubificid worms // Amer. Fish. Soc., Fish Health Newsl. **1991.**

Kent M. L., Whitaker D. J., Margolis L. Transmission of Myxobolus arcticus Pugachev and Khokhlov, 1979, a myxosporean parasite of Pacific salmon, via a triactinomyxon from the aquatic oligochaeta Stylodrilus heringianus (Lumbriculidae) // Can. J. Zool. **1993.** N 71, P. 1207–1211.

Keysselitz G. Entwicklung von Myxobolus pfeifferi Th. Teil I u. II // Arch. Protistenk. **1908a.** Bd 11. S. 252–308.

Keysselitz G. Ueber durch Sporozoan (Myxosporidien) hervorgerufene pathologische Verhandlungen // Verh. Ges. deutsch. Naturforsch. u. Ärztl. Vers. **1908b.** Bd 79. S. 452–453.

Khan R. A., Bowering W. R., Burgeois C., Lear H., Pippy J. H. Myxosporean parasites of the marine fish from the continental shelf off Newfoundland and Labrador // Can. J. Zool. **1986.** Vol. 64, N 10. P. 2218–2226.

Kniep H. Sexualität der niederen Pflanzen, Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Thallophyten. Fischer. Jena, **1928.** 544 p.

Knight S. A., Ianovy J., Current W. L. Myxosoma funduli Kudo, 1918 (Protozoa, Myxosporidia) in Fundulus kansae: summer epizootiology // J. Parasitol. **1977.** Vol. 63, N 5. P. 892–897.

Knight S. A., Ianovy J., Current W. L. Myxosoma funduli Kudo 1918 (Protozoa: Myxosporidia) in Fundulus kansae (Pisces: Cyprinodontidae) annual prevalence and geographic distribution // J. Parasitol. **1980.** Vol. 66, N 5. P. 806–810.

Kocylowsky B. Chvoroby i ich knalkanie // Gespodarka rybna. **1953.** Vol. 5, N 1. P. 24–26.

Kocylowsky B. Experimentelle Untersuchungen über die ansteckende Baohwasserzucht der Karpfen und die Massnahmen zur Bekämpfung dieser Krankheit in der Polnischen Volksrepublik // Ztschr. f. Fisch. deren Hilfswissensch. **1958.** Bd 3–6. S. 439–446.

Kocylowsky B., Miaczynki T. Chvoroby ryb i rakow. Warszawa, **1960.** V + 418 p.

Komourdjan M. P., Hulbert W. C., Fenwick J. C., Monn T. W. Description and first occurrence of Myxidium zealandicum (Protozoa: Myxosporidia) in the North American cel Anguilla rostrata Le Sueur // Can. J. Zool. **1977.** Vol. 55. P. 52–59.

Konagaya S. Ielification and protease activity of yellofin sole muscles in association with myxosporidian parasite // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. **1980.** Vol. 46, N 8. P. 1019–1026.

Körting W. Protozoan parasites associated with swimbladder inflammation (SBI) in yonng carp // Bull. Fur. Ass. Fish Pathol. **1982.** Vol. 2. P. 25–28.

Körting W., Hermanns W. Myxosporidien-Infektionen in der Niere des Karpfens (Cyprinus carpio L.) aus niedersächsischen Teichwirtschaften // Berlin. und münch. tierärztl. Wochenschr. **1984.** Vol. 97, N 7. P. 255–259.

Körting W., Hermanns W. Mitraspora cyprini Fujita, 1912 (Protozoa Myxosporea Butschli, 1881) in der Niere der Karpfen in niedersachsischen Teichwirtschaften // Berlin. und Münch. tierärztl. Wochenschr. **1985.** Bd 98, N 2. S. 63–64.

Körting W., Hoffmann R., Nekirch M, Furmann H. Myxosporidienbedingte Schwimmblasenentzündung bei Karpfenbrut // Berl.-Münch. tierärztl. Wochenschr. **1987.** Vol. 97. P. 99–104.

Kovács-Gayer É., Molnaf K. Studies on the biology and pathology of the common carp parasite Myxobolus basilamellaris Lom et Molnár, 1983 (Myxozoa: Myxosporea) // Acta vet. hung. **1983.** Vol. 31, N 1. P. 91–102.

Kovács-Gayer É., Rátz F. Prevalence of Myxidium lieberkühni (Bütschli, 1882) in pike in Hungary // 2nd Int. Symp. Ichthyoparasitol.: Actual Probl. Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, 1987: Abstr. **1987.** S. l., s. a. P. 48.

Kovács-Gayer É., Rátz F., Basca F., Molnar K. Light and electron microscopic studies on varios developmental stages of Hoferellus cyprini (Daflein, 1898) // Eur. J. Prot. stol. **1988.** Vol. 23, N 2. P. 185–192.

Koze T. R., Lott M., Taylor R. E. Isolation of Myxosoma cerebralis (Whirling disease) spores from infected fish by use of a physical separation technique // Can. J. Fish Aquatic Sci. **1980.** Vol. 37, N 6. P. 1032–1035.

Kozicka I. Parasites of fishes of Druzno Lake. (Parasitofauna of the biocenosis – of Druzno Lake – part VIII) // Acta Parasitol. Polonica. **1959.** Vol. 7. P. 1–72.

Krieg A. Über Infectionskrankheiten bei Engerlingen von Melolontha spec. unter besonderer Berücksichtung einer Microsporidien Erkrankung // Zentrbl. Bakt. **1955.** Bd 108. S. 535–538.

Kudo R. Koi yori etaru ichi shin nen–eki–hoshichu ni tsuite // Dobut. Zasshi, Tokyo. **1915.** Vol. 27. P. 517–523.

Kudo R. Contributions to the Study of Parasitic Protozoa. III. Note on Myxosporidia found in some freshwater fishes of Japan, with the description of 3 new species // J. Parasitol. **1916.** Vol. 3, N 3. P. 3–9.

Kudo R. Contributions to the study of parasitic protozoa. II. Myxobolus toyamai nov. spec., a new Myxosporidian parasite in Cyprinus carpio L. // J. Parasitol. **1917.** Vol. 3. N 3. P. 163–170.

Kudo R. Experiments on the extursion of polar filaments in Cnidosporidian spores // J. Parasitol. **1918a.** Vol. 4. P. 141–147.

Kudo R. Contributions to the study of parasitic Protozoa. IV. Note on some Myxosporidia from certain fish in the vicinity of Woode Hole // J. Parasitol. **1918b.** Vol. 5. P. 11–16.

Kudo R. Studies on Myxosporidia. A synopais on genera and species of Myxosporidia // Ill. Biol. Monogr. **1919** (1920). Vol. 5, N 3–4. 265 p.

Kudo R. Cnidosporidia in the vicinity of Urbana // Trans. Illinois State Acad. Sci. **1920.** N 13. P. 298.

Kudo R. On some Protozoa parasites in fresh water fishes of New York // J. Parasitol. **1921a.** Vol. 7. P. 166–174.

Kudo R. On the effect of some fixatives upon Myxosporidian spores // Trans. Amer. Micr. Soc. **1921b.** Vol. 11, N 2. P. 59–74.

Kudo R. On the nature of structure characteristic of Cnidosporidian spores // Trans. Amer. Micr. Soc. **1921c.** Vol. 11, N 2. P. 59–74.

Kudo R. On the morphology and life history of a Myxosporidian Leptothaca olmacheri parasitic in Rana clamitans and R. pipiens // Parasitol. **1922.** Vol. 14, N 3–4. P. 221–240.

Kudo R. Development of a Myxosporidian, Myxosoma catostomi nov. sp. // Anat. Rec. **1923.** N 24 (Abstr.). P. 369.

Kudo R. On Myxosoma catostomi Kudo 1923, a Myxosporidian parasite of the Sucker, Catostommus commersonii // Arch. Protistenk. **1926.** Bd 56. S. 90–115.

Kudo R. Histozoic Myxosporidia found in fresh water fishes of Illinois, USA // Arch. Protistenk. **1929.** Bd 65. S. 364–378.

Kudo R. Myxosporidia // Problems and Methods of research in Protozoology. New York. **1930.** P. 303–324.

Kudo R. Handbook of Protozoology. London. **1931.** 451 p.

Kudo R. Note on Myxosporidia (Abstr.) // J. Parasitol. **1932.** Vol. 19. P. 169.

Kudo R. A taxonomic conoideration of Myxosporidia // Trans. Amer. Micr. Soc. **1933.** Vol. 52. P. 195–216.

Kudo R. Studies on some protozoon parasites of fishes of Illinois // Illinois Biol. Monogr. **1934.** Vol. 13, N 1. P. 1–44.

Kudo R. Further observation on the protozoan Myxidium serotinum, inhabiting the gall bladder of Morth America Salientia // J. Morph. **1943.** Vol. 72. P. 263–277.

Kudo R. Morphology and development of Nosema notabilis Kudo, parasite in Sphaerospora polymorpha Davis, a Parasite of Opsanus taa and O. bets // Illinois Biol. Monogr. **1944.** Vol. 20, N 2. P. 1–59.

Kudo R. Protozoology. 3 ed. Springfield, Illinois. **1946.** XIV + 778 p.

Kudo R. Pelomyxa carolinensis Wilson III Further observations on plasmogamy // J. Morph. **1949.** Vol. 85. P. 163–176.

Kudo R. Protozoology. 4th edit. Ch. C. Thomas, Springfeld, Illinois. **1954.** 850 p.

Kudo R. R. Protozoology. 5th edit. Ch. C. Thomas, Springfields, Illinois. **1971.** 1174 p.

Kudo R., Daniels E. An electron microscope study of the spore of microsporidian Thelohania californica // J. Parasitol. **1963.** Vol. 10, N 1. P. 112–120.

Kudo R., Sprague V. On Myxidium immersum (Lutz) and M. serotinum n. sp., two Myxosporidian parasites of Salientia of South and North America // Rev. Med. trop. Havana. **1940.** Vol. 6, N 2. P. 65–73.

Kumari L. On a new species of Henneguya (Protozoa, Myxosporidia) from an indian fresh water fish Ophicephalus gachua // Rivista Parasitol. **1965.** Vol. 26, N 2. P. 79–84.

Kumari L. Oa a new species Myxobolus seshadrii (Protozoa: Myxosporidia) from an indian fresh water fish – Labeo fimbriatus // Rivista Parasitol. **1968.** Vol. 29, N 3. P. 161–164.

Kumari L. Studies on parasitic Protozoa (Myxosporidia) of fresh water fishes of Andhrea Pradesh, India // Rivista Parasitol. **1969.** Vol. 30. P. 153–226.

Kundu T. K. Myxosoma indirae sp. n. (Myxozoa: Myxosomatidae) from the head cartilage, scale and tail fin of Cirrhina mrigala (Hamilton) // Acta protozool. **1895.** Vol. 24, N 3–4. P. 333–337.

Labbé A. Sporozoa. Das Tierreich. Bd 5. **1899.** XX + 180 p.

Lahav M. The occorence and Control of parasites infesting Mugilidae from fish ponds of Israel // Bamidgeh. **1974.** Vol. 26. P. 99–109.

Laird M. Henneguya vitiensis sp. n. a Myxosporirian from a fijian marine fish Leiognathus fasciatus // J. Parasitol. **1950.** Vol. 36, N 4. P. 285.

Laird M. The Protozoa of New Zealand intertidal zone fishes // Trans. Roy Soc. New Zealand. **1953.** Vol. 81, pt 1. P. 79–143.

Laird M., Bullok L. B. Marine fish haemotozoa from new Brunswick and New Eugland // J. Fish. Res. Board Canada. **1969.** Vol. 26, N 4. P. 1075–1102.

Landolt M. Myxosoma cerebralis: isolation and cocentration from fish sceletal elements I. Trypsin digestion Method // J. Fish. Res. Board Canada. **1973.** Vol. 30, N 11. P. 1713–1716.

Landsberg J. Preliminary report on the occurence of Myxidium giardi Cepede, 1906 in cultured elvers Anguilla anguilla (L) // Bamidgeh. Quarterly on aquaculture in Israel. **1983.** Vol. 35, N 1. P. 18–27.

Langdon J. S. Spinal curvatures and an encephalotropic myxosporean, Triangula percae sp. nov. (Myxozoa: Ortholineidae), Enzootic in redfin perch, Perca Fluviatilis L., in Australia // J. Fish. Dis. **1987.** Vol. 10. P. 425–434.

Landsberg J. H. Myxosporean infections in cultured tilapias in Israel // Protozool. **1985.** Vol. 32, N 1. P. 194–201.

Landsberg J. H. Myxosporean parasites of the catfish, Clarias Lazera (Valenciennes) // Syst. parasitol. **1987.** Vol. 9 (1). P. 73–81.

Lannan C. N. Diagnosis of parasite diseases: whirlingdisease and ceratomyxosis // Proc. from a conference of disease inspection and certification of fish and fish eggs, Oreg. State. **1979.** P. 29–31.

Larsson Ronny. Myxozoa – flercelliga protozoer? // Fauna och. flora. **1985.** Vol. 80, N 1. P. 11–29.

Laveran A. Sur une Myxosporidie des reins de la tortue // C. r. Soc. biol. **1897.** T. 49. P. 725–726.

Laveran A. Sur le Myxidium danilewskyi // C. r. Soc. biol. **1898a.** T. 50. P. 27–30.

Laveran A. Au sujet de Coccidium Metschnikowi et de ses rapports avec Myxobolus oviformis // C. r. Soc. biol. **1898b.** T. 10, N 5. P. 1038–1041.

Laveran A., Mesnil F. Sur une Myxosporidie des voies biliaires de l'Hippocampe (Sphaeromyxa sabrazesi nov. sp.) // C. r. Soc. biol. **1900.** T. 52. P. 380–382.

Laveran A., Mesnil F. Sur la multiplication endogéne des Myxosporidie // C. r. Soc. biol. **1902.** T. 54. P. 469–472.

Lebzelter V. Ueber Protozoen aus der Gallenblase von Thymallus thymallus L. // Zool. Anz. **1912.** Bd 40. S. 295–297.

Léger L. Deux nouvelles Myxosporidies parasites des poissons d'eau douce // Bull. ass. fr. avanc. sci. **1905.** P. 330.

Léger L. Myxosporidies nouvelles, parasites des poissons // Ann. Univ. Grenoble. **1906a.** T. 18. P. 267–272.

Léger L. Sur une nouvelle maladie myxosporidienne de la truite indigéne (Chloromyxum truttae n. sp.) // C. r. Acad. sci. **1906b.** Vol. 142. P. 665–666.

Léger L. II. Zur une nouvelle Myxosporidie de la tanche commune // C. r. Acad. sci. **1906c.** Vol. 142. P. 1097–1098.

Léger L. Sur la multiplication endogene de Chloromyxum truttae Léger, Myxosporidie billaire de la truite // C. R. Acad. Sci. **1920.** Vol. 171. P. 973–975.

Léger L. Sphaerospora pernicialis n. sp. nouvelle myxosporidie pathogène pour la tanche // C. r. Acad. sci. **1930a.** Vol. 190. P. 849–851.

Léger L. Une nouvelle Maladie parasitaire funeste aux élevages de Tanche „la sphérosporose" // Trav. abor. Hydrobiol. Pisciculture (Univ. Grenoble). **1930b.** N 21. P. 7–13.

Léger L. Myxosporidies nouvelles ou peux connues du genre „Myxidium" chez les poissons d'eau douces // Trav. Labor. **1931a** (1930). N 22. P. 231–242.

Léger L. A propos de la sphaerosporose des jeune tanches // Trav. Labor. Hydrobiol. Pisciculture (Univ. Grenoble). **1931b** (1930). N 22. P. 245–247.

Léger L., Hesse E. Sur la structure de la paroi sporale des Myxosporidies // C. r. Acad. sci. **1906.** Vol. 142. P. 720–722.

Léger L., Hesse E. Sur une nouvelle Myxosporidie parasite de la sardine // C. r. Acad. sci. **1907.** Vol. 145. P. 85–87.

Lester R. J. G. Parasites of Gasterosteus aculeatus near Vancuover, British Columbia // Syesis. **1974.** N 7. P. 195–200.

Lester R. J. G. Unicapsula seriolae n. sp. (Myxosporea, Multivalvulida) from Australian Yellowtail Kungfish Seriola lalandi // J. Protozool. **1982.** Vol. 29, N 4. P. 584–587.

Leuckart R. Psorospermien // Göttingische gelehrte Anz. **1847.** Bd 2. S. 1032–1033.

Leuckart R. Parasitismus und Parasiten // Arch. physiol. Heilkunde. **1852.** Bd 11. S. 434–436.

Leuckart R. Die menzchlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Leipzig, 1. Aufl. **1863.** VIII + 766 S.

Leuckart R. Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. I. Leipzig, Heidelberg. 2. Aufl. **1879.** XVIII + 1000 S.

Leuckart R. Parasites of Man Protozoa and Cestoda. Edinburgh, **1886.** XXVI + 771 S.

Levander K. M. Sik och muika angripna af Myxosporidier. Helsingf // Fisk Tidskr. Fine. **1914.** Bd 21. S. 173–176.

Levander K. M. Om en myxosporidies jukdom hosmujna och sik // Helsingf. Medd. Soc. Fauna et Flora Fenn. **1915.** Bd 41. S. 14–17.

Levander K. M., Palmen I. A., Luther A. Förekomsten af en Myxosporidium-art i muskulaturen hos sikar // Helsingf. Medd. Soc. Fauna et Flora Fenn. **1901.** Vol. 24, N 43. P. 187.

Levine N. D. Systematic of Sporozoa // J. Protozool. **1961.** Vol. 8, N 4. P. 442–452.

Levine N. D., Corliss J. O., Cox F. E. G., Deroux G., Crain J., Honigberg B. M., Leedale G. F., Loeblich A. R., Lom J., Lynn D., Mexinfeld E. G., Page F. C., Poljansky G., Sprague V., Vavra J., Wallace F. G., Weiser J. A new revised classification of the Protozoa // J. Protozool. **1980.** Vol. 27. P. 37–58.

Lewis Sue D. Myxobolus argentens sp. n. (Protozoa, Myxosporidia), a parasite of the Golden shiner // J. Parasitol. **1968.** Vol. 54, N 5. P. 1034–1037.

Lewis W. M., Lewis R. S. A Myxosporidian Myxobolus notomigoni n. sp., a parasite of the golden shiner // J. Parasitol. **1964.** Vol. 50, N 3. P. 386–389.

Leydig F. Ueber Psorospermien und Gregarinen // Arch. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. **1851.** Bd 18. S. 221–234.

Leydig F. Einige Bemerkungen über Psorospermien und Gregarinen // Frorieps Tagesber. Fortschr. Natur. u. Heilkunde, Abb. Zool. **1852.** Bd 305. S. 73–74.

Leydig F. Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger (Cobitis fosilis) // Arch. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. **1853.** Bd 20. S. 3–8.

Leydig F. Zur Anatomie von Coccus hesperidum // Ztschr. wissensch. Zool. **1854.** Bd 5. S. 1–12.

Leydig F. Evolution des Gregarines // Mém. cour. et mém. sav. etrang. Acad. Roy. Sci. Belg. **1855.** Bd 26. S. 36–38.

Leydig F. Ueber Parassiten niederer Tiere // Arch. pathol. Anat. **1858.** Bd 13. S. 280.

Li L., Desser S. S. The protozoan parasites of fish from two lakes in Algonquin Park, Ontario // Can. J. Zool. **1985.** Vol. 63, N 8. P. 1846–1858.

Lieberkühn L. Notice sur les psorospermies // Bull. Acad. Roy. Belg. **1854a.** T. 21. P. 21–23.

Lieberkühn L. Sur les Psorospermies // Bull. Acad. Roy. Belg. **1854b.** T. 21. P. 160–168.

Lieberkühn L. Les psorospermies des poissons // Mém. cour. et mém. sav. etrang. Acad. Roy. Belg. **1855.** T. 26. P. 36–38.

Linton E. On certain wart-like excrescences. occuring on the short minnow, Cyprinodon variegatus, due to psorosperms // Bull. U. S. Fish. Comm. **1891a.** Vol. 9. P. 99–102.

Linton E. Notice of the occurrence of protozoan parasites (psorosperms) on Cyprinoid fishes in Ohio // Bull. U. S. Fish. Comm. **1891b.** Vol. 9. P. 359–361.

Linton E. Parasite of Fishes of the Woods Hole region // Bull. U. S. Fish. Comm. **1901** (1899). Vol. 19. P. 407–492.

Listeberger J. K., Mitchell L. G. Scanning electron microscopy of spores of the myxosporidans Chloromyxum trijugum Kudo and Chloromyxum catostomi Kudo // J. Protozool. **1980.** Vol. 27, N 2. P. 155–159.

Listeberger J. K., Mitchell L. G. Plasmodial ultrastructure and cytochemistry of the myxozoan Chloromyxum trijugum // Progress in Protozool. Abstr. VI Intern. Congr. Protozool. Warszawa, **1981.** P. 219.

Lom J. Prispevek k poznani parasitichych provoku nasich ryb I. Myxoxporidia, Suctoria // Zool. listy. Folia zool. **1961.** Roc. 10 (24), c. 1. P. 45–57.

Lom J. Notes on the extrusion aud some other features of Myxosporidian spores // Acta Protozool. **1964.** Vol. 2, f. 32. P. 321–327.

Lom J. Demonstration: caractere tazonomique nouveau chez les spores des Myxosporidies et la distribution de Rhabdospora thelohani chez les poissons d'eau douce // Adaptations des Protozoaires a la vie parasitaire. Res. commun. Reunion protozool. Prague, **1968.**

Lom J. Notes on the ultrastructure and sporoblast development in fish parasiting Myxosporidia of the genus Sphaeromyxa // Z. Zellforsh. **1969a.** Bd 97. S. 416–437.

Lom J. On a new taxonomic character in Myxosporidia, as demonstrated in descriptions of two new species of Myxobolus // Folia parasitol. **1969b.** Vol. 16, N 2. P. 97–183.

Lom J. Myxobolus undulatus sp. n. a new Myxosporidian from minnows (Phoxinus phoxinus) // Folia parasitol. **1969c.** Vol. 16, N 4. P. 296.

Lom J. Cold blooded vertebrate immunity to Protozoa // Immunity to Parasitic Animals, vol. 1 (ed. Jackson G. J., Hermann R., Singer I.). Amsterdam, **1969d.** P. 249–265.
Lom J. Protozoa / Ed. Novak (Evolution of organisms). Academia, Publ. House Czechoslovak Acad. Sci. Prague. **1969e.** P. 363–386. (In Czech).
Lom J. Protozoa causing diseases in marine fishes // S. F. Sniezko, ed. A symposium on diseases of fishes and Schelfishes. Amer. Fish. Soc. Special publ., N 5. Washington, **1970a.** P. 101–123.
Lom J. Some aspects of the host-parasites relation in myxosporidians of the genus Henneguya // J. Parasitol. **1970b.** Vol. 56. P. 442.
Lom J. Current status of Myxo- and Microsporidia // Progress in Protozoology. Abstr. Fourth Int. Congr. Protozool. Clermond; Ferrand, **1973.** P. 54.
Lom J. A capillary tube method for storage of myxosporidian and microsporidian spores // Folia parasitol. **1975.** Vol. 22, N 3. P. 275–277.
Lom J. Myxosporidian ultrastructure. Anattempt at a synthesis // Progress in Protozoology: Abstr. V Intern. Congr. Protozool. New York, **1977.** P. 271.
Lom J. Hoferellus cyprini (Doflein, 1898) Berg, 1898 (Syn. Mitraspora cyprini Fujita, 1912), Myxobilatus nostalgicus sp. n. and related species: partial revision of two myxosporean genera // Folia parasitol. **1986.** Vol. 33, N 4. P. 289–296.
Lom J. Myxosporea: a new look at long-known parasites of fish // Parasitol. Today. **1987.** N 3. P. 327–332.
Lom J. Phylum Myxozoa // Handbook of Ptotoctista / Ed. by L. Margolis, J. O. Corliss, M. Melkonian and D. J. Champan. Boston, **1989.** P. 36–52.
Lom J., Arthur J. R. A guideline for the preparation of species descriptions in Myxosporea // J. Fish. Dis. **1989.** Vol. 12. P. 151–156.
Lom J., Dykova I. Biological and morphological of two Myxozoans of the genera Sphaeromyxa and Mitrospora, infecting carps // Progress in Protozoology: Abstr. VI Intern. Congr. Protozool. Warszawa, **1981a.** P. 222.
Lom J., Dykova I. Pathogenecity of some protozoau parasites of cyprinid fishes // Fish, pathogens and environment in european polyculture. **1981b.** P. 146–167.
Lom J., Dykova I. Fine structure of Kudoa sp. from scaldfish (Arnoglossus spp.): novel Peatures in myxosporean morphogenesis // J. Protozool. **1982.** Vol. 29. P. 507.
Lom J., Dykova I. Pathogenicity of some protozoan parasites of cyprinid fishes // Fish, Pathog. and Environ. Eur. Pollycult. **1984.** P. 99–118.
Lom J., Dykova I. Hoferellus cyprini Doflein, 1985 from carp kidney: a well established myxosporean species or a sequence in the developmental cycle of Sphaerispora renicola dyková and lom, 1982? // Protistologica. **1985.** Vol. 21, N 2. P. 195–206.
Lom J., Dykova I. Brain myxosporeoses in fish // 2nd Int. Symp. Ichthyoparasitol.: Actual Probl. Fish Parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, 1987. Abstr. **1987a.** S. l., s. a. P. 53.
(Lom J., Dykova I.) Лом И., Дыкова И. Паразитические простейшие карпа Cyprinus carpio в ЧССР // „Болезни и паразиты в тепловод. рыб. хоз-ве". Душанбе, 1987b. С. 43–49.
Lom J., Dykova I. Sporogenesis and spore structure in Kudoa linuta (Myxosporea, Multivalvulida) // Parasitol. Res. **1988.** Vol. 74, N 6. P. 521–530.
Lom J., Hoffman G. L. Redescription of the spores of Myxobolus cerebrales // J. Parasitol. **1970.** Vol. 56, N 4, Sect. II. P. 213.
Lom J., Hoffman G. L. Morphology of the spores of Myxosoma cerebralis (Hofer, 1903) and M. cartilaginus (Hoffman. Putz and Dunbar, 1965) // J. Parasitol. **1971.** Vol. 57. P. 1302–1308.
Lom J., Molnar K. Myxobolus basilamenaris sp. n. (Myxozoa; Myxosporea), a parasite of gills of common carp (Cyprinus carpio L.) // Folia parasitol. **1983.** Vol. 30, N 1. P. 1–3.
Lom J., Noble E. R. Revised classification of the class Myxosporea Butschli, 1881 // Folia Parasitologica (Praha). **1984.** Vol. 31. P. 193–205.
Lom J., de Puytorac P. Studies on the myxosporidian ultrastructure and polar capsule development // Protozoologica. **1965a.** T. 1, f. 1. P. 53–65.
Lom J., de Puytorac P. Electron microscopic studies on myxosporidian morphogenesis // Progr. in Protozool., Abstr. paper read at the Second Intern. Confer. on Protozool. Intern. Congr. ser. 91. **1965b.** P. 205–206.
Lom J., de Puytorac P. Observations sur l'ultrastructure des trophozoites des Myxosporidies // C. R. Acad. Sci. Paris, **1965c.** T. 260. P. 2588–2590.
Lom J., Vavra J. A Proposal to the classification within the Subhylum Chidospora // Syst. Zool. **1962.** Vol. 2, N 1–4. P. 172–175.
Lom J., Vavra J. Mucous envelopes of spores of the subphylum Cnidospora (Doflein 1901) // Vest. Csl. zool. Spol. **1963a.** Sv. 27, f. 1. P. 4–6.
Lom J., Vavra J. The mode of sporoplasm extrusion in microsporidian spores // Acta Protozool. **1963b.** Vol. 1, f. 10. P. 81–89.
Lom J., Vavra J. Parallel features in the development of myxosporidian polar capsules and coelenterate nematocyst // Proc. in Europ. Reg. Conf. El. Micr. Pragua, **1964.** P. 191–192.
Lom J., Vavra J. Note on the morphogenesis of the polar filament in Henneguya (Protozoa, Cnidospora) // Acta Protozool. **1965.** Vol. 3, N 1. P. 57–60.

Lom J., Noble E., Laird M. Myxosporida from the deep-sea fish Macrourus berglax, off Newfoundland and Iceland // Folia protozool. **1975.** Vol. 22. P. 105–109.
Lom J., Golemansky V., Grupcheva G. Protozoan parasites of carp (Cyprinus carpio L.): A comparative study of their occurence in Bulgaria and Czechoslovakia, with the description of Trichodina perforata sp. n. // Folia parasitol. **1976.** Vol. 23. P. 289–300.
Lom J., Sprague V., Noble E. R. Phylum Myxospora // Review of advances in Parasitology: Proceed. IVth Intern. Congr. of Parasitol. (Icopa IV), held in Warszawa 1978. Warszawa, **1981.** P. 285–288.
Lom J., Dykova I., Lhotakova S. Fine Structure of Sphaerospora renicola Dykova and Lom, 1982, a myxosporean from carp kidneys and comments on the original of Pansporoblast // Protozoologica. **1982.** T. 23, f. 4. P. 489–502.
Lom J., Dykova I., Lhotakova S. Kudoa lunata n. sp. (Myxozoa, Myxosporea) and notes on the nature of muscular „cysts" of the genus Kudoa // Arch. Protistenk. **1983a.** Vol. 127. P. 387–397.
Lom J., Dykova I., Pavlaskova M. The presence of Myxosporean life cycle appearing as „unindentifide blood organism" in cyprinid fish // Parasites and Parasitic Diseases of Fishes. Abstr. of thelst. Intern. Symp. Ichthyoparasitol. **1983b.** P. 33.
Lom J., Dykova I., Pavlaskova M., Grupcheva G. Sphaerospora molnari sp. nov. (Myxozoa: Myxosporea), an agent of gill, skin and blood sphaerosporiasis of common carp in Europe // Parasitol. **1983c.** Vol. 86. P. 529–535.
Lom J., Dykova I., Pavlaskova M. Übersicht über die wichtigsten Protozoen-Erkrankungen der Karpfen (Cyprinus caprio L.) // Fisch. und Umwelt. **1983d.** N 12. P. 39–46.
Lom., Pavlaskova M., Dykova I. Notes on kidney-infecting species of the genus Sphaerospora Thélohan (Myxosporea), including a new species S. gobionis sp. nov., and on myxosporean life cycle stages in the blood of some freshwater fish // J. Fish Diseases. **1985.** Vol. 8, N 2. P. 221–232.
Lom J., Molnár K., Dykova I. Hoferellus gilsoni (Debaisieux, 1925) comb. n. (Myxozoa, Myxosporea): redescription and mode of attachment to the epithelium of the urinary bladder of its host, the European eel // Protistologica. **1986.** Vol. 22, N 4. P. 405–413.
Lom J., Pavlaskova M., Dykova I. Brain thelohanellosis due to Thelohanellus oculileucisci (Myxozoa: Myxosporea) in Gobio // Folia parasitol. **1987.** Vol. 34, N 4. P. 375–377.
Lom J., Dykova I. a kolektiv. Protozoární paraziti užitkových ryb. Praha, **1989.** 103 p.
Long C. C., Meglitsch P. A. Pretreatment of spores as a factor in dimensional analysis of two species of histozoic myxosporida // Iowa Acad. Sci. **1969.** Vol. 76. P. 436–445.
Love M. S., Moser M. Davisia reginae sp. n. (Protozoa, Myxosporidia) from four California marine fishes // J. Parasitol. **1976.** Vol. 62, N 6. P. 982–984.
Lucky Z. Pathological changes and diagnostics of Myxosomosis of the rainbow trout (Salmo gardneri irideus) // Acta vet. Brno, **1970.** Suppl. 1. P. 19–29.
Lucky Z. Metodicki Navody k Diagnostice Nemoci Ryb. Praha, **1977.** 140 p.
Lucky Z. Occurrence of Myxobolus pavlovskii – the parasite of Hypophthalmichthys molitrix and Aristichthys nobilis in the fish ponds in Czechoslovakia // Acta vet. (Brno). **1978.** Vol. 47, N 3–4. P. 203–207.
Lucky Z., Dyk V. Cizopasnici ryb v rekach a rybnicich pavodi Odry a Dyje // Acta Univ. Agricult. Brno, **1964.** T. 12. S. 49–73.
Lucky Z. Navratil S. Parasitic diseases of Pereh (Perea fluviatilis) in retention reservoirs of the Morava river basin // Parasites and Parasiting Diseases of Fish. Abstr. of the 1st Intern. Sympos. Ichthyoparasitol. **1983.** P. 55.
Ludwig H. Ueber die Myxosporidienkrankheit der Barben in der Mosel // Jahresb. rhein. Fisch. Ver. **1888.** S. 27–36.
Lühe M. Die Infektion der Fische mit Myxosporidien // Die Natur. **1896.** Bd 45. S. 284–285.
Lühe M. Cystodiscus immersus // Verh. deutsch. zool. Ges. **1899.** Bd 9. S. 291–293.
Lüling K. H. Die Erreger der Knotschen Bauler und Drehkrankheiten unserer Fische // Oesterreiches Fischerei. **1852.** Bd 5, H. 8. S. 171–173.
Lunger P. D., Betty L., Rhoods B. L., Wolf K., Markiw M. E. Thinsection Electron Mycroscopy of mature Myxosoma cerebralis (Myxosporidea) spores // J. Parasitol. **1975.** Vol. 61, N 3. P. 476–480.
Luther A. Ueber Triaenophorus robustus Olss uns Henneguya zschokke Gurley als Parasiten von Coregonus albula aus dem Sapsojarvi See // Helsingfors. Medd. Soc. Fauna et Flora Fenn. **1900.** Bd 35. S. 58–59.
Lutz J. Ueber ein Myxosporidium aus der Gallenblase brasilianischer Batrachier (Cystodiscus immersus) // Centrbl. Bakteriol. u. Parasitenk. **1889.** Bd 5. S. 84–88.
Ma Cheng-lun, Dong Xin-ming, Wang Ci-sheng. Новый род и виды паразитических Myxosporodoa провинции Сычуань // Дунън фэнлэй сюэбабо. Acta zootazon. Sin. **1982.** Т. 7, N 4. P. 341–352.
Mac Kenzie K. Some parasites of O-group plaice, Pleuronectes platessa L., under different environmental conditions // Marine Research. **1968.** N 3. P. 23.
Mac Kenzie K. Some parasites and diseases of blue whiting, Micromesistius poutassou (Risso), to the north and west of Scotland and at the Faroe Islands // Scottish Fisheries research reports. **1979.** N 17. 14 p.
Mac Kenzie K., Gibson D. Ecological studies of some Platessa (L.) and Flounder, Platichthys flesus (L.) // Symp. British Soc. Paras. **1970.** Vol. 8. P. 1–42.

Mac Kenzie K., McVicar A. H., Waddell T. F. Some parasites of plaice Pleuronectes platessa L. in three different environments // Scottish Fisheries Research reports. **1976.** N 4. P. 1–14.
Mac Lean D. G. A simplified method for detecting Myxosoma cerebralis (whirling disease) spores in large lots of fish // Prog. Fish. Cult. **1971.** N 33. P. 203.
McArthur, Garole P., Sengupta Saroj. Antigenic mimicry of ecl tissues by a myxosporidian parasite? // Ztschr. Parasitenk. **1982.** Bd 66, N 3. S. 249–255.
McCave I. N. Vertical flux of particles in the Ocean // Deep Sea Research. **1975.** Vol. 22. P. 491–502.
McCraren J. P., Landolt M. L., Meyer F., Hoffman G. L. Variation in response of Channel Catfish to Henneguya sp. infections (Protozoa: Myxosporidea) // J. Wildlife Deseases. **1975.** Vol. 11. P. 2–7.
McDonald T. E. Ceratomyxa shasta Noble, 1950 (Myxozoa: Myxosporea) present in the Fraser River system of British Columbia // Can. J. Zool. **1983.** Vol. 61, N 9. P. 1991–1994.
McLain A. L. Diseases and parasites of the sealamprey, Petromyzon marinus in the lake Huron basin // Trans. Amer. Fish. Soc. **1952.** Vol. 81. P. 94–100.
M'Gomgie R. H., Leim A. H. Jellied Swordfish // Progress Rept. Atlantic Biol. St. Atlantic Fish Exptl. St. **1937.** N 19. P. 3–5.
Maity P. K., Chakravarty M. M., Ray H. M. Observation on the nucleic acid in different phases of development in three species of Myxosporidian (Protozoa, Sporozoa) // Proc. Zool. Soc. Calcutta. **1964.** N 17. P. 55–61.
Mandal A. K., Nair K. N. Myxobolus eeli sp. n. (Myxobolidae) a new myxosporidium from Indian spiny eel Mastacembelus armatus (Lacepede) // Acta protozool. **1975.** Vol. 14, N 2. P. 175–178.
Margolis L. Milkiness in lemon sole fillets // Fish. Board Canada, Ann. Rep. Pacific Biol. Stn for. **1953.** P. 158.
Margolis L. A study of the parasites of sockeye and pink salmon with particular attention to their application in distinguishing between Asiatic and North American Stocks of these fish on the high Seas. Report of results of examinations of 1956 // Fish. Res. Board Canada. Ms. Rep. (Biol.). **1957.** N 641. 24 p.
Margolis L. Parasites as indicators of the geographical origin of sockeye salmon, Oncorhinchus nerca (Walbaum), occurring in the North Pacific Ocean and adjacent seas // Int. North. Pac. Fish. Comm. Bull. **1963.** N 11. P. 101–156.
Margolis L. Parasites as an uuxiliary source of information about the biology of Pacific salmons (genus Oncorhynchus) // J. Fish. Res. Board Canada. **1965.** Vol. 22. P. 1387–1395.
Margolis L., Arthur J. R. Synopsis of the Parasites of Fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Canada. **1979.** N 199. 269 p.
Margolis L., Evelin T. P. T. Ceratomyxa shasta (Myxosporida) Disease in Chum Salmon (Oncorhynchus keta) in British Columbia // J. Fish. Res. Board Canasa. **1975.** Vol. 32. P. 1640–1643.
Marques A. Contribution a la conaissance des Actinomyxidies: ultrastructure, cycle biologique, systematique // Ph. D. thesis Univ. Sci. et Techn. du Languedoc. Montrellier (France). **1984.**
Margolis L., McDonald T. E., Hoskins G. E. Absence of the protoxoan Myxosoma cerebralis (Myxozoa: Myxosporea), the cause of whirling disease, in a survey of salmonids from British Columbia // Can. J. Fisheries and Aquatic Sciences. **1981.** Vol. 38, N 8. P. 996–998.
Marin A. C., de Urbina F. R., Lozano O., de Peraza L. A. Investigaciones Sobre un sindrome parecido a la enfermedad del torneo en truchas arco iris (Salmo gardneri) de Venezuela // Simposio FAO/CARPAS sobre Acuicultura en América Latina CARPAS/6/74/SEII. 10 p.
Markiw M. E. Salmonid whirling disease: serological cross-reactivity confirms myxosporidan-actinosporean unity // Research information bulletin. **1985.** N 85. P. 1.
Markiw M. E. Adult trout can become infected with whirling disease //US. Fish and Wildlife Service, Res. inform. Bull. **1986a.** N 13–86. P. 2.
Markiw M. E. Salmonid whirling disease: dynamics of experimental production of the infective stage – the triactinomyxon spore // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. **1986b.** Vol. 43, N 3. P. 521–526.
Markiw M. E. Salmonid whirling disease: Myxosporean and actinosporean stages cross-react in direct flourescent antibody test // J. Fish. Diseases. **1989a.** Vol. 12. P. 137–141.
Markiw M. E. Portals of entry for salmonid whirling disease in rainbow trout // Diseases of aquatic organism. **1989b.** Vol. 6, N 7. P. 7–10.
Markiw M. E., Wolf K. Myxosoma cerebralis: isolation and concentration from fish skeletal elements – sequential enzymatic digestions and furification by differential centrifugation // J. Fish. Res. Board Canada. **1974a.** Vol. 31. P. 15–20.
Markiw M. E., Wolf K. Myxosoma cerebralis: comparative sencivity of spore deduction methods // J. Fish. Res. Board Canada. **1974b.** Vol. 31, N 10.
Markiw M. E., Wolf K. Myxosoma cerebralis: Kesutts of indirect and direct fluorescent antibody testing // Fish Health News. **1977.** Vol. 6, N 4. P. 191–193.
Markiw M. E., Wolf K. Myxosoma cerebralis: fluorescent antibody techniques for antigen recognition // J. Fish. Res. Board Canada. **1978.** Vol. 35, N 6. P. 828–832.
Markiw M. E., Wolf K. Myxosoma cerebralis: Trypsinization of Plankton Centrifuge Harvests. Increases Optical Clairty and spore Concentration // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. **1980.** Vol. 37, N 12. P. 2225–2227.

Markiw M. E., Wolf K. Whirling Disease of Salmonids: Essential Requirements of Tubificid Oligochaetes in the life cycle of Myxosoma cerebralis // Parasites and Parasitic Diseases of Fish, Abstr. of the 1st Intern. Sympos. of Ichthyoparasitol. **1983a.** P. 65–66.
Markiw E. M., Wolf K. Myxosoma cerebralis (Myxozoa: Myxosporea). Etiologic Agent of Salmonid Whirling Disease Requires Tubificid Worms (Annelida: Oligochaeta) in its Cycle // J. Protozool. **1983b.** Vol. 30, N 3. P. 561–564.
Matsumoto K., Arai H. On the two new Myxosporidia Chloromyxum musculoliquefaciens sp. n. and Neochloromyxum cruciformum g. n., sp. n. from the jellied muscle of swordfish (Xiphias gladius Linne), and common panese sea bass (Lateolabrax japonicus Tem. et Schlegel) // Bull. Jap. Soc. Fish. **1954.** Vol. 20, N 6. P. 469–479.
Mavor J. W. Studies on the Sporozoa of the fishes of St. Andrews' region // Contrib. Canadian Biol. Ottawa, 1911–1914. **1915.** P. 25–38.
Mavor J. W. Studies on Protozoan parasites of the fishes of the Georgian Bag. // Trans. Roy. Soc. Canada, **1916a.** Vol. 10, N 4. P. 63–74.
Mavor J. W. On the life–history of Ceratomyxa acadiensis a new species of Myxosporidia from Eastern Coast of Canada // Proc. Amer. Acad. **1916b.** Vol. 51. P. 551–578.
Mavor J. W. On the occurence of a parasite of the pike in Europe, M. lieberkühni Bütschli in the pike of the American Continent and its significance // Biol. Bull. Woods Hole Massachus. **1916c.** Vol. 31. P. 373–378.
Mavor J. W., Strasser W. On a new Myxosporidia Henneguya wisconsensis n. sp. from the urinary bladder of the yellow perch, Perca flavescens // Trans. Wiskonsin Acad. Sci. **1916.** Vol. 18. P. 676–678.
Mavor J. W., Strasser W. Studies of Myxosporidia from the urinary bladders of Wisconsin fishes // Transactions of the Wisconsin Acad. Sci. **1918.** Vol. 19. P. 553–558.
Mayer A. F. Über Psorospermien // Arch. Anat. Physiol. und Wissensch. Med. **1864.** 264 S.
Mazzarelli G. Sulla pseudoditerite degli agoni // Atti Mus. Milano, **1905.** T. 44. P. 71–72.
Mazzarelli G. Le condizioni della pesca nella provincia di Milano // Riv. Mens. pesca. Milano, **1906.** T. 8. P. 301–325.
Mazzarelli G. Di alcune malattie di pesci e gamberi osservate in Lombardia // Atti terzo congress naz. di pesca. Milano, **1908.** P. 272.
Meglitsch P. A. On some new and known Myxosporidia of the fishes of Illinois // J. Parasitol. **1937.** Vol. 23. P. 467–477.
Meglitsch P. A. Myxosoma microthecum n. sp. a Myxosporidian inhabiting the mesenteries of Minytrema melanops // Trans. Amer. micr. Soc. **1942a.** Vol. 61. P. 33–35.
Meglitsch P. A. On two new species of Myxosporidia from Illinois fishes // J. Parasitol. **1942b.** Vol. 28. P. 83–89.
Meglitsch P. A. Studies on Myxosporidia of the Beaufort Region // J. Parasitol. **1947.** Vol. 33. P. 265–277.
Meglitsch P. A. On Kudoa funduli (Hahn) // Trans. Amer. Micr. Soc. **1948.** Vol. 67. P. 271–274.
Meglitsch P. The Myxosporidian fauna of some fresh water and marine fishes // Proc. Iowa Acad. Sci. **1952.** Vol. 59. P. 480–486.
Meglitsch P. A. The use of non-morphological attributes for the recognition of myxosporidian species // Amer. Midland Nat. **1957.** Vol. 57, N 2. P. 403–413.
Meglitsch P. A. Some Coelozoic Myxosporidia from New Zealand Fisches. I General and Family Ceratomyxidae // Trans. Roy. Soc. New Zeeland, **1960.** Vol. 88. P. 265–356.
Meglitsch P. On Myxosoma hoffmanni sp. nov., inhabiting the eye of Pimephales notatus (Raf.) // Trans. Amer. Soc. **1963.** Vol. 82. P. 416–417.
Meglitsch P. A. Some coelozoic Myxosporida of New Zealand Fishes. II. On a new genus of Myxosporidia Auerbahia // Proc. Towa Acad. Sci. **1968.** Vol. 75. P. 397–401.
Meglitsch P. A. Some coelozoic Myxosporidia from New Zealand: Family Sphaerosporidae // J. Parasitol. **1970.** Vol. 17. P. 112–115.
Mégnin T. P. Sur le role pathogenique de certaines psorospermies // Bull. Soc. Zool. **1885.** Vol. 10. P. 351–352.
Mercier L. Phénomènes de sexualité chez Myxobolus pfeifferi // C. R. Soc. Biol. **1906a.** T. 60. P. 427–428.
Mercier L. Contribution a l'etude du developpement des spores chez Myxobolus pfeifferi // C. R. Soc. Biol. **1906b.** T. 60. P. 763–765.
Mercier L. Notes sur les Myxosporidies // Arch. Zool. Exp. et Gen. **1908.** T. 8. P. 53–62.
Mercier L. Contribution a l'etude de la sexualité chez les Myxosporidies et chez les Microsporidie // Mem. class. Sci. Acad. Roy. Soc. Belg. **1909.** T. 2. P. 3–30.
Meyer F. P. Diseases and parasites, Henneguya infections // Progress in Sport Fishery Res. Bureau Sport Fisherie. Wildlife Resources. **1969.** Publ. 88. P. 160.
Meyer F. P. Seasonal fluctuations in the incidence of disease on fish farms // A Symposium on Diseases of Fishes and Shelfishes / Ed. S. F. Shieszko, Spec. Publ. N 5. **1970.** P. 21–29.
Meyers T. R., Sawyer C. K., Mac Lean S. A. Henneguya sp. (Cnidospora: Myxosporidia) parasitic in the heart of bluefish, Pomatomus saltatrix // J. Parasitol. **1977.** Vol. 63, N 5. P. 890–896.
Mhaisen F. Th. Fish parasitology in Jraq // Basrah natural history museum Publication. **1980.** N 3. P. 1–45.

Mhaisen F., Al-Salim N. K., Khamees N. R. The parasitic fauna of two cyprinid and a mugilid fish from Mehaijeran Greek, Basrah // J. Biol. Sci. Res. **1986.** Vol. 17, N 3. P. 63–73.
Miaczynski T. Myxidium pfeifferi Auerbach i geneza cyst spowcowych w nerkach ryb // Zool. Polon. **1956.** F. 7, N 1. P. 121–126.
Migone L. E. Parasitologie de certains animaux du Paraguay. Bull. Soc. Path. Exot. Paris. **1916.** T. 9. P. 359–364.
Milewski A. Myxoboliasis turerosa, die Barbenseuche oder Beulenkrankheit der Barbe // Wochenschr. Aquar. Terrariumk. **1917.** Bd 14. S. 14–17.
Miller R., Spinelli J. The effect of protease inhibitora on proteolysis in parasitized Pacific whiting, Merluccius productus, muscle // Fishery Bulletin. **1982.** Vol. 80, N 2. P. 281–286.
Minchew C. D. Identification and frequency of occurence of four forms of Henneguya found in Chennel Catfish (Silurida) // Proc. 26th Annu. Conf. Coutheast Assoc. Game and Fish Commis. Knoxville, Jenn. 1972. Columbia Sc. **1973.** P. 336–340.
Minchew C. D. Five new species of Henneguya (Protozoa, Myxosporidia) from ictalurid fishes // J. Protozool. **1977.** Vol. 24, N 2. P. 213–220.
Minchew C. D. Unicauda magna sp. n. (Protozoa: Myxosoa): a new myxozoan from the fin tissue of the fathead minnow, Pimephales promelas Rafinesque // J. of Fish Diseases, **1981.** Vol. 4, N 6. P. 513–518.
Minchew C. D., Sleigh B. H. Henneguya episclera sp. n. (Protozoa, Myxosporidia), a new myxosporidian from the eye of the pumpkinseed sunfish // J. Parasitol. **1977.** Vol. 63, N 4. P. 667–668.
Minchen E. A. An Introduction to the study of the Protozoa. London, **1912.** 517 p.
Mingazzini P. Sullo sviluppo dei Myxosporidi // Boll. soc. nat. Napoli. **1890.** T. 4. P. 160–164.
Mitchell L. G. Myxidium macrocheylis n. sp. (Cnidospora, Myxididae) from the large scale sucker Catastomus macrocheylis and the synopsis of the Myxidium of North American fresh water vertebrates // J. Protozool. **1967.** Vol. 14. P. 415–424.
Mitchell L. G. A Common Parasite of Montana Whitefish // Montana Wildlife, Feb. **1968.** P. 27–28.
Mitchell L. G. Myxosporidia. Chapt. 4 // Kreier J. P. (ed.) Parasitic Protozoa, Acad. Press. New York. **1977.** Vol. 4. P. 115–154.
Mitchell L. G. Myxosporidian infections in some fishes of Iowa // J. Protozool. **1978a.** Vol. 25, N 1. P. 100–105.
Mitchell L. G. Coelozoic Myxosporida of Fishes of Western Montana: Genus Chloromyxum // Norwest Sci. **1978b.** Vol. 52, N 3, pt 2. P. 236–242.
Mitchell L. G. Myxobolid parasites (Myxozoa: Myxobolidae) infecting fishes of western Montana, with notes on histopathology, seasonality, and intraspecific variation // Can. J. Zool. **1989.** Vol. 67, N 8. P. 1915–1922.
Mitchell L. G., Listebarger J. K., Bailey W. C. Epizootiology and histopathology of Chloromyxum trjugum (Myxospora: Myxosporida) in centrarchid fishes from Iowa // J. Wildlife Diseases, **1980.** Vol. 16, N 2. P. 233–236.
Mitchell L. G., Krall S. E., Seimur C. L. Use of the plancton centrifuge to diagnose and monitor prevalence of myxobolid infections in fathered minnow, Pimephales promelas Rafinesque // J. Fish. Diseases. **1983.** Vol. 6, N 4. P. 379–384.
Mitchell L. G., Seymour C. L., Gamble J. M. Light and electron microscopy of Myxobolus hendricksoni sp. nov. (Myxozoa: Myxobolidae) infecting the brain of the fathead minnow, Pimephales promelas Rafinesque // J. Fish Diseases. **1985.** Vol. 8, N 1. P. 75–89.
Miyairi K. Guide to the study of parasitic Protozoa (Nipponese). **1909.** 170 p.
Moles A. Parasite-host records of alaskan fishes // NOAA Techn. Rept NMFS SSSRF. **1982.** N 760. 41 p.
Molnar K. Jahreszeitliche Schwankungen der Parasitenfauna beider Elritze (Phoxinus phoxinus) // Ztschr. Fischerei. **1968.** N 16. P. 197–206.
Molnar K. Protozoan Diskases of the fry of herbivorous Fishes // Acta Vet. Acad. Sci. Hung. **1971.** T. 21, N 1. P. 1–14.
Molnar K. Protozoan Parasites of Fishes Species Indigenous in Hungary // Parasit. Hung. **1975.** Vol. 12. P. 5–8.
Molnar K. Gill sphaerosporosis of pond fishes // Progress in Parasitology. Abstr. IV. Intern. Congr. of Parasitol. Warszawa. **1978.** Sect. C. P. 201–202.
Molnar K. Myxobolus pavlovskii (Achmerov, 1954) (Myxosporidia) infection of silver carp and Bighead // Acta Vet. Acad. Sci. Hung. **1979a.** T. 27, N 3. P. 207–216.
Molnar K. Protozoan Parasites of Fishes Species Indigenous in Hungary // Parasit Hung. **1979b.** Vol. 12, N 1. P. 5–8.
Molnar K. Gill sphaerosporosis in the common carp and grasscarp // Acta Vet. Acad. Sci. Hung. **1979c.** T. 27, N 1–2. P. 99–113.
Molnar K. Renal sphaerosporosis in the common carp Cyprinus carpio L. // J. Fish Diseas. **1980a.** N 3. P. 11–19.
Molnar K. Cutaneous sphaerosporosis of the common carp fry // Acta Vet. Acad. Sci. Hun. **1980b.** T. 28. P. 371–374.
Molnar K. „Sphaerosporosis" a new kidney disease of the common carp // Fish diseases / Ed. W. Ahne. Berlin; Heidelberg; New York. **1980c.** P. 157–164.

Molnar K. Biology and histopathology of Thelohanellus nikolski Achmerov, 1955 (Myxosporea, Myxozoa), a protozoan parasite of the common carp (Cyprinus carpio) // Ztschr. Parasitenk. **1982.** Bd 68, H. 3. P. 269–277.
(Molnar K.) Молнар К. Экспериментальные исследования о роли микроспоридин Sphaerospora renicola в этиологии ВПП карпа // Болезни и паразиты в тепловод. рыб. хоз-ве. Душанбе, **1987.** С. 50–56.
Molnar K. Development of Myxobilatus legeri in cyprinid fishes // Dis. aquat. Org. **1988a.** Vol. 4. P. 181–187.
Molnar K. Presporogonic development of Sphaerospora Renicola Dykova and Lom 1982, in the Swimbladder of the Common Carp, Cyprinus carpio L. // J. Fish Dis. **1988b.** Vol. II (6). P. 489–497.
Molnar K., Kovács-Gayer E. Occurrence of two species of Thelohanellus (Myxosporea: Myxozoa) of Far-Eastern origin in common carp populations of the Hungarian fish farm // Parasitol. Hung. **1981–1982.** Vol. 14. P. 51–55.
Molnar K., Kovács-Gayer E. The pathogenicity and development within the host fish of Myxobolus cyprini Doflein, 1898 // Parasitology. **1985.** Vol. 90, N 3. P. 549–555.
Molnar K., Kovács-Gayer E. Experimental induction of Sphaerospora renicola (Myxosporea) infection in common carp (Cyprins carpio) by transmission of SB-protozoans // Z. angew. Ichthyol. **1986a.** Vol. 2, N 2. P. 86–94.
Molnar K., Kovács-Gayer E. Biology and historathology of Thelohanellus hovorkai Achmerov, 1960 (Myxosporea, Myxozoa), a protozoan parasite of the common carp (Cyprinus caprio) // Acta vet. hung. **1986b.** Vol. 34, N 1–2. P. 67–72.
Molnar K., Haner G., Fernando C. H. Parasites of fishes from Laurel Creek, Ontario // J. Fish. Biol. **1974.** Vol. 6. P. 717–728.
Molnar K., Lom J., Malik E. A skin disease of the eels caused by Myxobolus kotlani n. sp. // Ztschr. angew. Ichthiol. **1968a.** Vol. 2, N 1. P. 42–48.
Molnar K., Csaba G., Kovacs-Gayer E. Study of the postulated identity of Hoferellus cyprini (Doflein, 1898) and Mitraspora cyprini Fujita, 1912 // Acta Vet. Hung. **1986b.** Vol. 34. P. 175–181.
Molnar K., Fischer-Scherl T., Baska F., Hoffman R. W. Hoferellosis in goldfish Carassius auratus and gibel carp Carassius auratus gibelio // Dis. aquat. Org. **1989.** Vol. 7. P. 89–95.
Morelle L. Une myxosporidie nouvelle de la grenouille rousse: Leptotheca ranae n. sp. // Ann. Soc. Sci. Bruxelles. **1929.** T. 49, ser. B, N 1. P. 146–148.
Moroff T. Ueber die Gelbsucht der Bachforelle // Österr. Fischereiz. **1906.** Bd 3. P. 285.
Morrison N. D., Pratt I. Sphaeromyxa malyari sp. n. (Protozoa, Myxosporidea), coelozoic parasite of the pacific tomcod Microgadus proximus // J. Parasitol. **1973a.** Vol. 20, N 2. P. 214–217.
Morrison N. D., Pratt I. Sphaeromyxa maiyai sp. n. (Protozoa: Myxosporidea), coelozoic parasite of the Pacific tomcod, Microgadus proximus // J. Protozool. **1973b.** Vol. 20, N 2. P. 214–217.
Moser M. Protozoa (Myxosporida) as biological tags in deepsea macrourid fishes // Book of Abstracts of papers presented at Joint Oceanographic assembly, Edinburg, UK, 13–14 September 1976. Publ. by FAO, Rome (Italy). **1976a.** P. 5.
Moser M. Intern-Species Associations of Myxosporida (Protozoa) in Macrurid Fishes // Ztschr. Parasitenk. **1976b.** Bd 51. S. 133–135.
Moser M. Ceratomyxa anoplopoma sp. n. (Protozoa, Myxosporidia) from the sablefish, Anoplopoma fimbria // Can. J. Zool. **1976c.** Vol. 54, N 8. P. 1405–1406.
Moser M. Meglitsch's hypothesisi a critical evalution // Folia parasitol., (Praha). **1977a.** F. 24. P. 177–178.
Moser M. Myxosporida (Protozoa): the determination and maintenance of spore size and shape // Int. J. Parasitol. **1977b.** Vol. 7. P. 389–391.
Moser M., Halderson L. Zschokkella embioyocidis sp. n. (Protozoa, Myxosporidia) from California pile perch., Damalichthys vacca, and striped perch, Embriotoca lateralis // Canad. J. Zool. **1976.** Vol. 54, N 8. P. 1403–1405.
Moser M., Halderson L. Parasites of two species of supperfish (Embiotocidae) from seven pacific coast locals // J. Parasitol. **1982.** Vol. 68, N 4. P. 733–735.
Moser M., Jensen L. A. Myxosporida (Protozoa) in California rockfish, Sebastes spp. // J. Parasitol. **1976.** Vol. 62. P. 690–692.
Moser M., Noble E. R. The myxosporidian genus Davisia in two deep-sea fishes // J. Parasitol. **1975.** Vol. 61, N 4. P. 691–694.
Moser M., Noble E. R. The genus Ceratomyxa (Protozoa: Myxosporida) in macrourid fishes // Can. J. Zool. **1976a.** Vol. 54. P. 1535–1537.
Moser M., Noble E. R. The genus Leptotheca (Protozoa: Myxosporida) in macrourid fishes and sable-fish, Anoplopoma fimbria // J. Protozool. **1976b.** Vol. 23. P. 490–492.
Moser M., Noble E. R. The genus Myxoproteus (Protozoa, Myxosporida) in Macrourid fishes // Int. J. Parasitol. **1977a.** Vol. 7. P. 253–255.
Moser M., Noble E. R. Myxosporidan genera Auerbachia, Sphaerospora, Davisia and Chloromyxum in Macrourid Fishes and Sablefish, Anoplopoma fimbria // Ztschr. Parasitenk. **1977b.** Bd 51. S. 159–163.
Moser M., Noble E. R. Three genera of Myxosporida (Protozoa) in Macrourid Fishes // Int. J. Parasitol. **1977c.** Vol. 7. P. 99–96.

Moser M., Noble E. R. Zschokkella (Protozoa, Myxosporida) in Macrourid fishes // Int. J. Parasitol. **1977d.** Vol. 7. P. 97–100.
Moser M., Love M. S. Henneguya sebasta sp. n. (Protozoa, Myxosporida) from California rockfish, Sebaster sp. // J. Parasitol. **1975.** Vol. 61, N 3. P. 481–483.
Moser M., Love M. S., Jensen L. A. Myxosporida (Protozoa) in California rockfish Sebastes sp. // J. Parasitol. **1976a.** Vol. 62. P. 685–689.
Moser M., Noble E. R., Lee R. S. The genus Myxidium (Protozoa, Myxosporida) in Macrourid Fishes // J. Parasitol. **1976b.** Vol. 62, N 5. P. 685–689.
Mpoame M. Ecological notes on parasites of fishes from aravaipa creek, Arizona // J. Arizona–Nevada Acad. of Sci. **1982.** Vol. 17. P. 45–51.
Mrazek A. Analyze de travail de Stoic // Zool. Centralbl. **1900.** T. VII. P. 594.
Mukheriae M., Bajpal R. R. N., Haldar D. P. Observation of myxosporidian infections in the kidney of fresh water fishes // Progress in Protozoology. Abstr. VI. Intern. Congr. Protozool. Warszawa, **1981.** P. 261.
*** Müller A. H.** Der Grossablauf der stammesgeschichtliches Entwicklung. Jena, **1955.** 50 S.
Müller J. Krankhafter Hautausschlag mit specifisch organisierten Körperchen (Psorospermien) // Berlin, Ber. Press. Acad. Wiss. **1841a.** S. 213–221.
Müller J. Ueber eine eigentümliche krankhafte parasitische Bildung mit specifisch organisierten Samenkörperchen // Berlin, Ber. Press. Acad. Wiss. **1841b.** S. 246–250.
Müller J. Ueber Psorospermien // Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med. **1841c.** Bd 5. S. 477–496.
Müller J. Recherches sur une variété remarquable de production parasitique morbide avec des corpuscules séminaux specifiquement organisés // Arch. Med. Comp. **1843.** Bd 6. S. 226.
Mulsow K. Ueber Fortpflanzungserscheinungen bei Monocystis roctrata n. sp. // Arch. Protistenk. **1911a.** Bd 22. S. 20–55.
Mulsow K. Ein neuer Gehirnparasit des Karpfens // Allg. Fisch. Ztschr. **1911b.** Bd 36. S. 483–485.
Muzykiewicz J., Kaminski L. Proba spozwczego wykorzystania farszu morszcuka peruwianskiego Merluccius gayi porazonego sporowcami Kudoa sp. // Przemysl. Sporywszy. **1978.** Vol. 32. P. 143–145.
Myatt Ellis J. A. New Host and Site of Infection for Myxobolus insidiosus // J. Parasitol. **1978.** Vol. 64, N 1. P. 169–170.
Nakai N. Eine neue Myxosporidienart aus den Kiemen des Karpfens // Suisan Kosyuzyo Siken Hokoku. J. Imp. Fish. Inst. Tokyo, **1926.** Vol. 22. P. 11–20.
Nakajama K., Egusa S. Sporocidial effects of some chemicals on the spores of Myxobolus koi Kudo // Fish Pathology. **1974.** Vol. 8, N 2. P. 161–164. (На японск. яз.).
Nakajama K., Equsa S. Kudoa pericardialis n. sp. (Myxosporidea, Chloromyxidae) from cultured yellwotail, Seriola quiqueradiata Temminck et Schlegel // Bull. of the Japan Soc. of Scient. Fisheries. **1978.** Vol. 44, N 2. P. 117–120.
Nandi N. C., Nandi R., Mandal A. K. Index-catalogue and bibliography of protozoan parasites from Indian fishes // Rec. Zool. Surv. India. Miscell. Publ. Occas. Pap. **1983.** N 41. P. 1–46.
Narasimhamurti C. C. Myxosoma intestinalis n. sp. (Protozoa, Myxosporidia) parasitising in the intestina epithelium in the estuarianfish Mugil waigensis // Proc. Ind. Acad. Sci. **1970.** B 71, N 1. P. 19–27.
Narasimhamurti C. C., Kalavati C. A new Myxosporidian parasite Henneguya waltairensis n. sp., from the gills of Ophiocephalus punctatus Bl. // Rivista Parasitol. **1975.** Vol. 36, N 4. P. 255–259.
Narasimhamurti C. C., Kalavati C. Kudoa tetraspora n. sp. (Myxosporidea; Protozoa) parasitic in the brantissue of Mugil cephalus // Proc. Ind. Acad. Sci., **1979a.** Vol. 88B, pt 1, N 4. P. 85–89.
Narasimhamurti C. C., Kalavati C. Kudoa sphyraeni n. sp. (Myxosporidia, Protozoa) parasitic in the muscles of the gut of the marinfish, Sphyraena jello Cuv. // Proc. Ind. Acad. Sci. **1979b.** Vol. 88B, pt 1, N 4. P. 265–268.
Narasimhamurti C. C., Kalavati C. Myxosoma lairdi n. sp. (Protozoa, Myxosporidia) parasiting in the goot of the estuarine fish, Liza macrolepis Smith // Proc. Ind. Acad. Sci. **1979c.** Vol. 88B, pt 1, N 4. P. 269–272.
Narasimhamurti C. C., Kalavati C. Seasonal distribution of the myxosporidian parasite, Henneguya waltairensis // Progress in Protozoology. Abstr. VI. Intern. Congr. Protozool. Warszawa. **1981.** P. 267.
Narasimhamurti C. C., Kalavati C. A new myxosporidian, Myxobolus bivacuolatus n. sp., parasitic in the intestinal wall of the fresh water fish, Clauris batrachus // Arch. Protistenk. **1986.** Vol. 131, N 1–2. P. 153–157.
Narasimhamurti C. C., Kalavati C., Saratchandra B. Myxosoma microspora n. sp. (Myxosporidia: Protozoa) parasitic in the gills of Mugil cephalus L. // J. Fish. Biol. **1980.** Vol. 16, N 4. P. 345–348.
Nasar A. M., Salih N. E., Abdul-Ameer K. N. Parasitic fauna of some freshwater fishes from Tigris River, Baghbad, Irag I. Protozoa // J. Biol. Sci. Res. **1987.** Vol. 18, N 2. P. 11–17.
Nasir P. Protozoan piscine maladies // Riv. parassitol. **1982.** Vol. 43, N 2. P. 209–225.
Naville A. La fécondation et le cycle chromotomique de Chloromyxum leydigi // C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat. **1927.** T. 44. P. 111–113.
Naville A. Sexualité et gonomerie chez les Myxosporidies // Verh. Schweiz. naturf. Ges. **1928a.** T. 109. P. 197–198.
Naville A. La meiose, la fecondation et la dihapiophase de Myxobolus guyénoti sp. n. // Ztschr. Zellforsch. **1928b.** Bd 7. S. 228–265.

Naville A. Recherches sur la sexualité chez les Myxosporidie // Arch. Protistank. **1930.** Bd 69. S. 327–400.
Naville A. Les Sporozoaires (Cycles chromosomiques et sexualité) // Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. **1931.** T. 41, N 1. P. 143–169.
Nemeczek A. Beiträge zur Kenntniss Myxo- und Microsporidien der Fische // Arch. Protistenk. **1911.** Bd 22. S. 143–169.
Nemeczek A. Über Zechokkella rovignensis spec. nov. // Arch. Protistenk. **1922.** Bd 45. S. 390–400.
Nemeczek A. Beiträge zur Kenntniss der Myxosporidienfauna Brasiliens // Arch. Protistenk. **1926.** Bd 54. S. 137–149.
Newman M. W. Cutaneous Myxosporidiosis in an American cel, Anguilla rostrata // Chesapike Sci. **1977.** Vol. 18, N 2. P. 240–242.
Nicholas W. L., James J. W. Henneguya tegidiensis sp. nov. (Myxosporidia) from the freshwater Fish Coregonus clupeoides Pennantii // Parasitology. **1959.** Vol. 49, N 1–2. P. 1–5.
Nigrelli R. F. Causes of Diseases and Death of Fishes in Captivity // Zoologica. **1943.** Vol. 28. P. 203–216.
Nigrelli R. F. Parasites and diseases of the ocean pout, Macrozoamces Americanum (Bloch et Schneider) // Bull. Bing. Oceanogr. Coll. **1946.** Vol. 9. P. 187–221.
Nigrelli R. F. Prickle cell hyperplasia in the snout of the redhorse sucker (Moxostoma aurelum) associated with an Infection by the myxosporidian Myxobolus moxostomi sp. nov // Zoologica. New York, **1948.** Vol. 33, N 3. P. 43–45.
Nigrelli R. F. Tumors and other atypical cell growths in temperate freshwater fish of North America // Trans. Amer. Fish. Soc. 83, Ann. Meet. **1953.** N 1. P. 262–296.
Nigrelli R. F., Smith G. M. Tissue Responses of Cyprinodon variegatus to the Myxosporidian Parasite, Myxobolus lintoni Gurley // Zoologica. **1938.** Vol. 23. P. 195–202.
Nigrelli R. F., Smith G. M. A Papillary Cystic Disease Affecting the Barbels of Ameriurus nebulosus (Le Sueur), Caused by the Myxosporidian Henneguya ameiurensis sp. nov. // Zoologica. **1940.** Vol. 25. P. 89–96.
Noble E. R. Two new Myxosporidia from the pool fishes of California // J. Parasitol. **1938a.** Vol. 24. P. 441–444.
Noble E. R. Myxosporidia from tide pool fishes of California // J. Parasitol. **1938b.** Vol. 24. Suppl. P. 31.
Noble E. R. Myxosporidia from the pool fishes of California // J. Parasitol. **1939.** Vol. 25, N 4. P. 359–364.
Noble E. R. On distribution relationships between california tide pool fishes and their Myxosporidian (Protozoan) parasites // J. Parasitol. **1941a.** Vol. 27, N 5. P. 409–415.
Noble E. R. The life cycle of the protozoan genus Ceratomyxa // Anat. Rec. **1941b.** Vol. 81. Suppl. P. 133.
Noble E. R. Nuclear cycles in the life history of the protozoan genus Ceratomyxa // J. Morph. **1941c.** Vol. 69, N 3. P. 455–479.
Noble E. R. Nuclear cycles in the protozoan parasite Myxidium gasterostei n. sp. // J. Morph. **1943.** Vol. 73, N 2. P. 281–292.
Noble E. R. Life cycles in the Myxosporidia // Quart. Rev. Biol. **1944.** Vol. 19, N 3. P. 213–235.
Noble E. R. A new Myxosporidian parasite from Scyliorhinus torazame // Trans. Amer. Micr. Soc. **1948.** Vol. 67, N 3. P. 254–256.
Noble E. R. On a Myxosporidian (Protozoan) parasite of California trout // J. Parasitol. **1950.** Vol. 36, N 6. P. 457–460.
Noble E. R. Seasonal variations in host-parasite relations between fish and their Protozoa // J. mar. biol. Ass. U. K., **1957.** Vol. 36. P. 143–155.
Noble E. R. Myxosporidia in deepwater fishes // J. Parasitol. **1966.** Vol. 52, N 4. P. 685–690.
Noble E. R. Parasites and fishes in a deep–sea environment // Adv. Marine Bid. Vol. 11. London; New York, **1973a.** P. 121–195.
Noble E. R. Parasitism in deep-sea fishes // Advances in marine biology / Ed. by F. S. Russell and M. Yonge. London, **1973b.**
Noble E. R. Three Avenues to ecology Research on parasitic Protozoa // J. Parasitol. **1974.** Vol. 21, N 1. P. 1–4.
Noble E. R., Collard S. B. The parasites of midwater fishes // A symposium of diseases of fishes and shelfishes. Sniesko S. F. (ed.). Amer. Fish. Soc. Special Public. **1970.** N 5. P. 57–68.
Noble E. R., Noble G. A. Parasitism in marine bathypelagic fishes and the environment // Progress in Parasitology: Abstr. VI Intern. Congr. Parasitol. Warszawa, **1978.** Sect. H. P. 35.
Noble E. R., Orias J. Parasitism in the bathypelagic fish, Melanostigma pammelas // Int. J. Parasitol. **1975.** Vol. 5. P. 89–93.
Noble E. R., Orias J. D., Rodella T. D. Parasitic fanna of the deepsea fish, Macrourus rupestris (Gunnerus) from Korsfjorden, Norway // Sarsia. **1972.** N 50. P. 47–50.
Nufer W. Die Fische des Vierwaldstättersees und ihre Parasiten // Luzern Mitth. Natf. Ges. **1905.** Bd 5. 232 S.
Nusbaum-Hilarowich J. Bathymyxum piscium nov. g. n. sp. nouveau protozoaire parasite dans l'intestine de Melamphaes mizolepis et de Stomias boa. Note preliminaire // Bul. Inst. Oceanogr. Monaco. **1915.** N 308. P. 51.
Obiekezie A. I., Okeame A. N. Myxobilatus accessobranchialis n. sp. (Protozoa: Myxozoa) from the accessory breathing organ of cultured Heterobranchus bidorsalis Saint-Hilaire, 1809 // Arch. Protistenk. **1987.** Vol. 134, N 4. P. 409–414.

Obiekezie A. J., Enyenihi U. K. Henneguya Chrysichthyi sp. n. (Protozoa: Myxozoa) from the gills of estuarine catfish Chrysiothys nigrodigitatus (Jacepede) (Pisces: Bagridae) in Nigeria // Rev. Zool. afr. **1988.** Vol. 102, N 1. P. 33–42.

Odening K. Mitraspora cyprini (Myxosporea) bei Karpfen in der DDR // Angew. Parasitol. **1986.** Vol. 27, N 2. P. 73–78.

Odening K. New trends in parasitic infections of cultured fresh-water fish // Veterinary Parasitology. **1989.** Vol. 32. P. 73–100.

Odening K. Zum Generation der Myxosporidien / Actinomyxidien (Myxosporidia) // Zool. Anz. **1991.** N 226. P. 237–252.

Odening K., Walter G., Bockhardt I. Dynamics of Sphaerospora renicola and C-bloodprotozoan in carp during the first year under different conditions in GDR // 2nd Int. Symp. Ichthyo-parasitol., Tihany, Sept. 27–Oct. 3, 1987: Abstr. **1987.** S. l., s. a., 72.

Odening K., Walter C., Bockhardt I. Zur jahreszeitlichen Dynamik von Sphaerospora renicola (Myxosporidia) beim Karpfen (Osteichthyes) // Angew. Parasitol. **1988a.** Vol. 29, N 2. P. 65–80.

Odening K., Walter G., Bockhardt I. Koinzidents Auftreten von PKX und Sphaerospora sp. (Myxosporidia) in Beständen von Salmo gairdneri (Osteichthyes) // Angew. Parasitol. **1988b.** Vol. 29, N 3. P. 131–148.

Odening K., Walter G., Bockhardt I. Zum Infektionsgeschehen bei Sphaerospora renicola (Myxosporidia) // Angew. Parasitol. **1989.** Vol. 30, N 2. P. 131–140.

O'Grodnick J. J. Whirling disease. Myxosoma cerebralis spore concentration using the continuous plankton centrifuge // J. Wildl. Dis. **1975.** Vol. 11. P. 54–57.

O'Grodnick J. J. Susceptibility of various salmonids to whirling disease (Myxosoma cerebralis) // Trans., Amer. Fish. Soc. **1979.** Vol. 108, N 2. P. 187–190.

O'Grodnick J. J., Gustafson C. C. A study of the transmission, life history and control of Whirling disease of trout // Pa. Fish. Comm., Fed. Aid Fish Restoration, Prog. Rep. **1975.** F-35-R-5. 22 p.

Ohlmacher A. P. Myxosporidia in the common toad, with preliminary observations on two chromophile substances in their spores // J. Amer. Med. Assoc. **1893.** N 20. P. 561–567.

Okada Y. K. Myxosporidia du cerveau de la moelle d'un Canthigaster (Poisson teleostoin) // Bull. Soc. Zool. **1932.** Vol. 57, N 1. P. 39–44.

Okada Y., Aradu N., Sukava Y., Edwards Y. Myxosporidian infestation of peruvian hake // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. **1981.** Vol. 47, N 2. P. 229–238.

Olson R. E. Parasites of silver (coho) salmon and king (chnook) salmon from the Pacific ocean of Oregon // California Fish and Game. **1978.** N 64. P. 117–120.

Orlowska K. Parasites of North Sea spiny doglish Squalis acantharias L. (Selachiformes, Squalidae) // Acta Ichthiol. et Piscatoria. **1979.** Vol. 9, N 1. P. 33–44.

Otto G. R., Jahn T. L. Internal Myxosporidian Infections of some fishes of the Okoboji region // Proc. Iowa. Acad. Sci. **1943.** Vol. 50. P. 323–325.

Overstreet R. M. Fabespora vermicola sp. n., the first Myxosporidian from a Plathelminth // J. Parasitol. **1976.** Vol. 62, N 5. P. 680–684.

Overstreet R. M. Aspects of the biology of the spottet seatrout, Cynoscion nebulosus, in Mississippi // Gulf Research Reports. **1983.** Suppl. 1. P. 1–43.

Overstreet R. M., Howse H. D. Some parasites and diseases of estuariane fishes in polluted habitats of Mississippi // Annals of the N. Y. Acad. Sci. **1977.** Vol. 298. P. 427–462.

Ozaki Y., Isizaki H. Myxosporidian parasites of Tridentiger Obscurus (Temnick et Schlegel) // J. Sci. Hiroshima Univ. **1941.** Ser. B, Div. 1. (Zool.), N 9. P. 181–182.

Paperna I. Occurence of Cnidospora infections in freshwater fishes in Africa // Bull. de l'IFAN. **1973.** T. 35, ser. A, N 3. P. 509–521.

Paperna I. Parasites and diseases of the grey mullet (Muglidae) with specia reference to the seas of the hear East // Aquaculture. **1975.** N 5. P. 65–80.

Paperna I. Protozoan infection in cultured marine fish in Elat (Gulf of Aquaba, Red Sea) // J. Protozool. **1977.** Vol. 24. P. 66A.

Paperna I. Kudoa infection in the glomeruli, mesentery and peritoneum of cultured Sparus auratus // J. Fish. Diseases. **1982.** Vol. 5, N 6. P. 539–543.

Paperna I. Chloromyxum-like myxosporean infection in the sto-mac of cultured Sparus aurata // J. Fish. Diseases. **1983.** Vol. 6, N 1. P. 85–89.

Paperna I., Baudin L. F. Parasitic infections of sea bass, Dicentrachus labrax, and gold head sea bream, Sparus aurata, in mariculture facilities in France // Aquaculture. **1979.** Vol. 16, N 2. P. 173–175.

Paperna I., Overstreet R. M. Parasites and diseases of mullets // Aquaculture of Grey Mullets (Mugilidae) / Ed. O. H. Oren. Intern. Biol. Programme 26, Cambridge Univ. Press, **1981,** P. 411–493.

Paperna I., Zwerner D. E. Kudoa cerebralis sp n. (Myxosporoidea, Chloromyxidae) from the Striped Bass, Morone saxatilis (Walbaum) // J. Protozool. **1974.** Vol. 21, N 1. P. 15–19.

Paresani P. Myxobolus mugilis e Myxobolus branchialis, due nuovi missosporidi di Mugil chello dello Jonio // Biol. Soc. Nat, Napoli. **1967.** Vol. 75. P. 3–8.

Parisi B. Sphaerospora caudata n. sp. // Zool. Anz. **1910.** Bd 36. S. 259–254.

Parisi B. Primo contributo alla distribuzione geographica dei Missosporidi in Italia (Milano) // Atti Soc. Ital. Sci. nat. **1912.** T 50. P. 283–290.

Parisi B. Sulla Sphaerospora caudata Parisi // Atti. Soc. Ital. Sci. nat. **1913.** T. 51. P. 396–402.

Parker J. D., Warner M. C. Effect of fixation. dehidration and staining on dimension of mixosporidian and microsporidian spores // J. Wildlife Disease. **1970.** Vol. 6. P. 448–456.

Parker J. D., Spall R. D., Warner M. C. Two new Myxosporidia, Henneguya gambusi sp. n. and Myxosoma pharyngeus sp. n. in mosquito fish Gambusia affinis // J. Parasitol. **1971.** Vol. 57, N 6. P. 1297–1301.

Patashnik K. M., Groninger H. S. Observation on milky condition in some Pacific coast fishes // J. Fish. Res. Board Canada. **1964.** Vol. 21, N 2. P. 335–346.

Patashnik K. M., Groninger H. S. Jr., Barnett H., Kudo G., Koury B. Pacific whiting Merluccius productus: I. Abnormal muscle texture caused by myxosporidian proteolysis // Mar. Fish. Rev. **1982.** Vol. 44 (5). P. 1–12.

Pauley G. B. Fish Sporozoa: extraction of antigens from Myxosoma cerebralis with mimictissue antigens of Rainbow trout (Salmo gardneri) // J. Fish. Res. Board Canada. **1974.** Vol. 31, N 9. P. 1481–1484.

Pellizzato M., Canzonier W. J. Kudoa (Protozoa: Myxosporida) in flatfish of Venice lagoon (Italy) // Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol. **1985.** Vol. 5. P. 21.

Penido J. C. N. Quelques nouvelles Myxosporidies parasites des poissons d'eau douce du Brasil // C. R. Soc. biol. **1927.** T. 97. P. 850–859.

Perard C. Sur la chloromyxose du maquereau // Bull. Acad. Vet. France. **1928a.** N 1. P. 72–73.

Perard C. Sur une maladie du maquereau (Scomber scomber L.) due une Myxosporidie Chloromyxum histolyticum n. sp. // C. R. Acad. Sci. **1928b.** Vol. 186. P. 108–110.

Perugia A. Sulle Missosporidie dei Pesci marini. I // Boll. Sci. **1891.** T. 12. P. 134–139.

Pfeiffer L. Die Protozoan als Krankheitserreger. 2. Aufe. Jena, **1891.** 216 S.

Pfeiffer L. Die Parasitismus des Epithelcarcinoms sowie der Sarco-, Micro- und Myxosporidien in Muskelgewebe // Zbl. Bacteriol. u. Parasitenk. **1893.** Bd 14. S. 118–130.

Pfeiffer L. Die Protozoen als Krankheitserreger. Jena, **1895.** 122 S.

Piesbergen F. Eine neue Form von Fischsporospermien aus Perca fluviatilis // Jahresh. vaterl. Naturk. **1886.** Bd 42. S. 73.

Pinto C. Myxobolus noguchii, M. stokesi e Henneguya iheringi, espesies novas de Myxosporides de peixes de agua doce do Brasil // Bol. Biol. Labor. Parasitol. S. Paulo. **1928a.** T. 12. P. 41–43.

Pinto C. Henneguya wenyoni n. sp. Myxosporidie parasite des branchies de Poisson d'eau douce du Brasil // C. R. Soc. Biol. **1928b.** T. 98. P. 1580.

Pinto C. Myxosporideos e cutros protozoarios intestinalis de peixes observados na America do Sul // Arch. Inst. Biol. S. Paolo. **1928c.** T 1. P. 101–130.

Pinto C. Myxidium gurgeli, nova especie. Myxosporideo parasito da vesicula biliar de plixe (Acb trorhamphus sp.) de agua doce do Brasil // Scientia Med. Rio de Janeiro. **1928d.** T 6. P. 86–87.

Plehn M. Ueber die Drehrkankheit der Salmoniden Lentospora cerebralis (Hofer) Pleha // Arch. Protistenk. **1904a.** Bd 5. S. 145–166.

Plehn M. Woher kommt die Drehkrankheit der Salmoniden? // Allg. Fischereizeit. **1904b.** Bd 29. S. 151–153.

Plehn M. Weiteres über die Drehkrankheit // Allg. Fischereizeit. **1904c.** Bd 29. S. 183–184.

Plehn M. Nochmals über die Drehkrankheit der Salmoniden // Allg. Fischereizeit. **1906a.** Bd 31. S. 516–519.

Plehn M. Die Drehkrankheit der Salmoniden // Allg. Fischereizeit. **1906b.** Bd 31. S. 465–470.

Plehn M. Die pathogenese Bedeutung der Myxoboliden für die Fische // Sitz. Ber. Ges. Morph. Physiol. München. **1910.** Bd 26. S. 20–27.

Plehn M. Praktikum der Fischkrankheiten // Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, Stuttgart. **1924.** Bd 1. S. 301–470.

Plehn M. Eine neue Schleienkrankheit // Fischerei-Zschr. (Neudamm). **1925.** Bd 28. S. 299–300.

Plehn M. Eine Schleienbrut Krankheit und ihr Erreger Sphaerospora tincae n. sp. // Int. Rev. Hydrobiol. **1932.** Vol. 26. P. 265–280.

Poche F. Das System der Protozoen // Arch. Protistenk. **1913.** Bd 30. S. 125–321.

Poisson R. Sous-embranchement des Cnidosporidies // Traité de Zoologie / Ed. P. P. Grassé. **1953.** T. 1, f. 2. P. 1006–1088.

Pojmanska T., Grabda-Kazubska B., Kazubsky S. L., Marchalska J., Niewiadomska K. Parasite fauna of five fish species from the Konin Lake complex, artificially heated with thermal effluents, and from Goplo lake // Acta Parasitol. Polonica. **1980.** Vol. 27, f. 38. P. 319–357.

Prasher J. B., Tidd W. M., Tubb R. A. Techniques for extracting and quantitatively studying the spore stage of the protozoan parasite Myxosoma cerebralis // Progr. Fish.-Cult. **1971.** Vol. 33, N 4. P. 193–196.

Prenant A. Notes cytologiques. VII. Contribution a l'etude de la ciliation. Striation et cillation de la partie adherente du Myxidium lieberkühni // Arch. anat. micr. **1902a.** T 5. P. 212.

Prenant A. Striation et ciliation de la partie adhérente du Myxidium lieberkühni Bütschli // C. R. soc. biol. **1902b.** T. 54. P. 844–846.

Price R. L., Mellen T. W. Myxobolus microcystis sp. n. (Protozoa: Myxosporida) from the gills of Micropterus salmoides (Lacépède 1802) in Southern Illinois // J. Parasitol. **1980.** Vol. 66, N 6. P. 1019–1021.

Price R. L., Tilek R. Parasites of the gizzard shad, Dorosoma cepedianum LeSuer, from two southern Illinois lakes // Trans. Ill. State Acad. Sci. **1980.** Vol. 72, N 3. P. 51–52.
Priebe K. Über das vorkommen von Myxosporidien Pseudocysten in der Musculatur vom südatlantischen Seehecht (Merluccius capensis) // Arch. Lebensmittelhyg. Hannover, **1967.** T. 18, N 9. S. 202–204.
Priebe K. Degenerative Veränderungen der Muskulatur des Blaulengs Molva dypterygia durch Trilospora-Befall // Arch. Lebensmittelhyg. Hannove, **1988.** Vol. 39, N 3. P. 65–66.
Prihoda J. Histopatologickè zmeny pri myxozomize u pstruhov duhovych // Vet. med. (ČSSR). **1981.** Čv. 26, N 7. S. 439–447.
Prichoda J. Experimental infection of rainbow trout fry with Myxosoma cerebralis Hoffer, 1903 // Parasites and Parasjtec Diseases of Fish: Proc. Fish Intern. Symp. of Ichthyoparasitology, Česke-Budejovice,. Czechoslovakia, 8–13 August, 1983. Institute of Parasitology, Czechosl. Acad. Sci. Česke Budojovice (Czechoslovakia), **1983.** P. 98 (Abstr.).
Prost M. Choroby ryb. Warszawa etc. **1980.** 438 p.
Pulsford A., Matthews R. A. An ultrastructural study on Myxobolus exiguus Thelohan, 1895 (Myxosporea) from grey mullet Crenimugil labrosus (Risso) // J. Fish Diseases. **1982.** Vol. 5, N 6. P. 509–526.
Putz R. E., Hoffman G. L. Eerliest sucseptible age of rainbow trout to whirling disease // Progr. Fish. Cult. **1966.** Vol. 28, N 2. P. 82.
Qadri S. Sh. Protozoa in British and Indian fish // Trans. Roy. Soc. trop. Med. a. Hyg. **1951.** Vol. 44. P. 356–357.
Qadri S. Sh. On a new Myxosporidian parasite Phlogospora mysti gen. n., sp. n. from Indian freshwater fish Mystus bleekeri // Arch. Protistenk. **1962a.** Bd 106, H. 2. S. 211–217.
Qadri S. Sh. On a new Myxosporidian Thelchanellus boggoti n. sp. from an Indian freshwater fish Labec boggot // Arch. Protistenk. **1962b.** Bd 106, H 2. S. 218–222.
Qadri S. Sh. New myxosporidia from Indian freshwater fish, Labeo fimbriatus. I. Gyrospora crucifila gen. n., sp n. // Ztschr. Parasitenk. **1962c.** Bd 21, H 6. S. 513–516.
Qadri S. Sh. New myxosporidia from Indian freshwater fish, Labeo fimbriatus. II. Thelohanellus andhrae sp. n. // Ztschr. Parasitenk. **1962d.** Bd 21, H. 6, S. 517–520.
Qadri S. Sh. New Myxosporidia from some British freshwater Fishes // Proc. Zool. Soc. London. **1962e.** Vol. 139, N 2. P. 329–335.
Qadri S. Sh. Studies of a new myxosporidian parasite from fresh water fish, Notopterus notopterus // Zool. Anz. **1965a.** Bd 175, H. 2–3. S. 225–228.
Qadri S. Sh., Lalitha Kumari P. S. A new Myxosporidian, Myxobilatus mastacembeli from a fresh water fish, Mactacembelus armatus // Rivista Parasitol. **1965b.** Vol. 26, N 2. P. 73–78.
Rădulescu I. Myxosporidiaza la sabita Pelecus cultratus (L.) // Bull. inst. cerc. si proiect. piscic kom. **1964.** An. 23, N 4. P. 100–102.
Rădulescu I. Cheil dichotomica pentru cunoasterea starilor de boala la pestii din Marea Neagra // Buletinul de cercetari piscicola. **1970.** Vol. 29, N 4. P. 66–69.
Pădulesku L., Vasiliu N. Contributiuni la cunoasterea Myxosporidiilor pestilor de apa dulce din Romania // Ann. Inst. çerc. piscic. Rom. **1947.** Vol. 3, N 3. P. 267–272.
Rădulescu L., Vasiliu N. Cercetari asupra parazitilor pestilor din bazinul Brates // Bull. inst. cerc. piscic. Rom. **1954.** An. 13, N 4. P. 39–50.
Rădulescu I., Vasiliu N. Contributiuni la cunoasterea parazitilor pestilor din Borcea–de–Jos // Bull. inst. cerc. piscic. Rom. **1955a.** An 14, N 4. P. 57–64.
Rădulescu L., Vasiliu N. Observatii parazitologice asupra pestilor din unitatile piscicole 1. C. Frimu, Mostistea, Boianu–Sticleanu si Galatuiu // Bull. inst. cerc. piscic. Rom. **1955b.** An. 1–4, N 2. P. 49–60.
Rădulescu L., Vasiliu N., Suceveanu N. Contributiuni la cunoasterea parazitilor pestilor din complexul lagunar Razelms-Sinoe // Ann. Inst. cerc. piscic. Rom. **1956.** Vol. 1, N 4. P. 309–333.
Rahemo Z. I. Unicauda lumae sp. n. (Myxosporidia, Myxobolidae) from a freshwater fish Barbus grypus Heackel, from river Tigris in Iraq // Ztschr. Parasitenk. **1976.** Bd 51. S. 1–5.
Railliet A. Maladie des Barbeaux causée par des psorospermies // Bull. Mém. Soc. Centr. Méd. Vét. **1886.** T. 4. P. 134–137.
Railliet A. La maladie des Barbeaux et de la Morue // Bull. Soc. centr. l'aquic. **1890.** T. 2. P. 117–120.
Raitt D. F. S. The stocks of Trisoptererus esmarkii (Nilsson) off north-west Scotland and in the North Sea // Mar. Res. **1965.** N 1. 24 p.
Ram R. N., Sathyanesan A. G. Occurence of myxosporidian cyst in the pituitary of the teleost Channa punctatus (ploch) // Curr. Sci. India, **1985.** Vol. 54, N 19. P. 1016.
Rapaez E., Iversen E. S., Feigenbaum D. Zschokkella floridanae sp. n. (Myxosporoidea) from the goldspotted killifish Floridichthys carpio Günther // J. Protozool. **1973.** Vol. 20, N 3. P. 367–369.
Rashan L. J., Gorgees N. S., Rehemo Z. I. F. The cyst wall of Unicauda laumae rahemo (Myxosporidia: Myxobolidae) from the liver of Barbus grupus Heckel // Curr. Sci. **1987.** N 18. P. 958–959.
Ratliff D. E. Ceratomyxa shasta: longevity, distribution, timing, and abundance of the infective stage in central Oregon // Canadian Journal of Fishries and Aquatic Sciences. **1983.** Vol. 40, N 10. P. 1622–1633.
Ratz I. Myxosporidiak okozta halbetedség. 2. évf. Halaszat, **1901.** P. 1–20.

Ray H. N. Preliminary observations on Myxosporidia from India // Curr. Sci. Bengalore, **1933a.** Vol. 1. P. 349–350.
Ray H. N. Myxosporidia from India // Proc. Twentieth. Indian Sci. Congr. Zoology. **1933b.** Vol. 20. P. 259.
Reichenbach-Klinke H. H. Untersuchungen über die bei Fischen durch Parasiten hervorgerufenen Zysten und deren Wirkung auf den Wirtskörper // Ztschr. Fisch. **1954.** Bd 3. S. 565–636; **1955.** Bd 4. S. 1–52.
Reichenbach-Klinke H. H. Fish Pathology. New York, **1973.** 512 p.
Reichenbach-Klinke H. H. All about marin aquarium fish diseases. New York, **1977.** 95 p.
Reichenow E. Sporozoa // Tierwelt Nord- u.Ostsee. Leipzig. **1932.** Bd 21, H.2. S. 1–88.
Reichenow E. Einzeller, Protozoen // Das Tierreich. **1956.** Bd 1. S. 1–112.
Reichenow E., Vogel H., Weuer F. Leitfaden zur Untersuchung der tierischen parasiten des Menschen und der Haustiere / Ed. J. A. Barth. Leipzig, **1969.** 475 S.
Reimer L. W. Protozoa von marinen Fischen des Kanars und von Nordwestafrica // Wiss. Ztschr. Pod. Hochsch. Liselotte-Herrmann Güstrow. Math.-naturwiss. Fak. **1976.** N 1. P. 143–147.
Reimer L. W. Investigations of shallow and deepwater prawns and fishes on parasites and a short note on biomass of plankton of the coast of the P. R. of Mazambique // Fishereiforschung. **1984.** Bd 22, H. 2. S. 27–35.
Remak R. Ueber runde Blutgerinsel und über pigmentkugel haltige Zellen // Arch. Anat. Physiol. u. wissensch. Med. **1852.** S. 144–146.
Reuss H. Neue Myxosporidien von Süsswasserfischen // Bull. l'acad. imp. Sci. St.-Pétersb. **1906.** T. 25, N 5. P. 199–205.
Rhode K. Marine Parasitology in Australia // Search. **1976.** Vol. 7, N 11–12. P. 477–482.
Rice V. J., Hahn T. L. Myxosporidian parasites from the gills of some fishes of the Okoboji region // Proc. Iowa Acad. Sci. **1943.** Vol. 50. P. 313–321.
Rickards W. L. A diagnostic manual of eel diseases accurring under culture conditions in Japan // Sea Grant Publ. UNGSG 78–06, North Carolins State University. **1978.**
Rigdon R. H., Hendricks J. W. Myxosporidia in fish in waters emptying into Gulf of Mexico // J. Parasitol. 1955. Vol. 41, N 5. P. 511–518.
Rizvi S. S. H. The parasite fauna of the fish of Rosteherne Meere, Cheshire // PHD. Thesis University Liverpool. **1964.**
Robertson M. Note on certaine parasitic Protozoa from the groups of the Myxosporidia and Haemosporidia Glasgow // Proc. Phil. Soc. **1906.** Vol. 37. P. 74–79. 1 pl.
Rogers W. A. Protozoan parasites // Plumb J. Catfish. Diseases. Res. Inform. Agric. Exper. Sta., Auburn University, Auburn; Ala, **1979.** P. 105–137.
Rogers W. A. Protozoan diseases of catfish // Abstr. Pap. 194th ACS Nat. Meet. (Amer. Chem. Soc.), New Orleans, La, Aug. 30–Sept. 4, 1987. Washington, **1987.** P. 34.
Rogers W. A., Gaines J. L. Lesions of protozooan diseases in fish // The Pathology of Fishes / Eds W. E. Ribelin, G. Migaki. Univ. of Wisconsin Press, Madison. **1975.** P. 117–141.
Rolf V. Hennegya zchokkei (Gurley 1893) (Sporozoa) in Norway // Nytt. mag. zool. **1960.** Vol. 9. P. 16–22.
Roman E. Cereetari asupra parazitofaunei pestilor din Dunare. Edit. Acad. RPR. **1955.** 118 p.
Rucker R. P., Earp B., Ordal E. J. Infections diseases of Pacific salmon // Trans. Amer. Fish. Soc. 1954. N 83. P. 297–312.
Ruidisch S., El-Matbouli M., Hoffmann R. W. The role of tubificid worms as an intermediate host in the life cycle of Myxobolus pavlovskii (Akhmerov, 1954) // Parasitol. Res. **1991.** N 77. P. 663–667.
Ruterford D. T., Wood C. C., Hyatt K. D., Margolis L., McDonald T. E., Riddell B. E., Whithler R. E. Biological characteristics of coastal populations of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) in British Columbia // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. **1992.** N 1849.
Ryder J. A. The psorosperms found in Aphredoderus sayanus // Amer. Nat. **1880.** Vol. 14. P. 211–212.
Rydlo M. Machweise von Sporen der Myxosoma cerebralis in verschidenen Organen drehkranker Regenbowforellen // Oest. Fischerei. **1971.** F. 26, H. 7. S. 97–99.
Salas E. M. Investigation parasitologica de la Merluza (Merluccius gayii peruanus) // Informe Inst. Mar. Peru. **1972.** N 40. P. 1–13.
Sanaullah M., Ahmed A. T. A. Gill myxoboliasis of major carp in Bengladesh // J. Fish. Diseases. **1980.** Vol. 3, N 4. P. 349–354.
Sandeep B. V., Kalavati C., Narasimhamurti C. C. Kudoa atropi sp. n. (Myxosporea: Multivalvulidae) a myxosporidian parasite from the gills of Atropus atropus // Věstn. čs. společ. zool. **1986.** Vol. 50, N 2. P. 132–135.
Sandeman G. On the multiple tumors in Plaice and Flounders // Ann. Rep. Scott. Fish. Board. **1894.** Vol. 11. P. 391–392.
Sanders J. E., Fryer J. L. Occurence of the Myxosporidian parasite, Myxidium minteri, in salmonid fish // J. Protozool. **1970.** Vol. 17. P. 352–357.
Sanders J. E., Fryer J. L., Gould R. W. Occurence of the myxosporidian parasite Ceratomyxa shasta in salmonid fish from the Columbia River Basin and Oregon coastal streams // Ed. Sniezko S. I. A symposium on diseases of Fishes and Shelffishes. Amer. Fish. Soc. Special Public. **1970.** N 5. P. 133–141.

Sanders J. E., Fryer J. L., Leith D. A., Moore K. D. Control of the infectious protozoan Ceratomyxa shasta by treating hatchery water supplies // Prog. Fish. Cult. **1972.** Vol. 34. P. 13–17.

Sankurathri C. S. Conispora renalis gen. nov. et sp. nov. (Myxosporida: Wardiidae) from the kidney tubuls of Pacific hake, Merlucius productus (Ayres, 1855) in coastal water of British Columbia // Canad. J. Zool. **1977.** Vol. 55, N 7. P. 1147–1150.

Sankurathri C. S., Kabata Z., Whitaker D. J. Parasites of the Pacific hake, Merluccius productus (Ayres, 1895) in the Strait of georgia, in 1974–1975.

Sardella N. H. Description de la espora y de los estadios previos en el mixosporidio Kudoa rosenbuschi, parasito muscular de Merluccius hubbsi Ciclo de vida // Parasitologia al Dia. **1988a.** Vol. XII, N 1. P. 8–13.

Sardella N. H. Secuencia de la infestacion y reacciones tisulares en la musculatura de Merluccius hubbsi Marini („Merluza") y de Micromesistius australis Norman („Polaca") por del género Kudoa Meglitsch // Parasitologia al Dia. **1988b.** Vol. 12, N 1. P. 13–18.

Sarkar H. L. On a protozoan parasite Myxobolus mrigalae Chacravarty, found infesting the fry of Cirrhina migrala. Curr. Sci. Bangalore. **1946.** Vol. 15, N 4. P. 111–112.

Sarkar N. K. Myxosporidian Myxidium haldari sp. n. (Myxozoa: Myxidiidae) from indian tree frog Hyla arborea // Acta. Protozool. **1982a.** Vol. 21, N 2. P. 197–199.

Sarkar N. K. On three new myxosporidian parasites (Myxozoa) of the opicephalid fishes of West Bengal, India // Acta protozool. **1982b.** Vol. 21. N 3–4. P. 239–244.

Sarkar N. K. A new myxosporidan Sphaerospora hareni sp. n. (Myxozoa: Myxidiidae) from an Indian marine teleost Tachysurus platystomus (Day) // Acta protozool. **1984.** Vol. 23, N 3. P. 183–186.

Sarkar N. K. Some coelozoic myxosporidans (Myxozoa: Myxosporea) from a fresh water teleost fish of river Radma // Acta protozool. **1985a.** Vol. 24, N 1. P. 47–53.

Sarkar N. K. Myxosporidan Henneguya mystusia sp. n. (Myxozoa: Myxosporea) from the gill of a fresh water teleost fish Mystus sp. // Acta protozool. **1985b.** Vol. 24, N 1. P. 55–58.

Sarkar N. K. Some myxosporida (Myxozoa: Myxosporea) of anabantid ishes of West Bengal, India // Acta protozool. **1985c.** Vol. 24, N 2. P. 175–180.

Sarkar N. K. A new myxosporidan Myxidium scianae sp. n. (Myxozoa: Myxididae) from the gall bladder of a marine teleost of West Bengal, India // Acta protozool. **1986a.** Vol. 25, N 4. P. 477–479.

Sarkar N. K. On two new species of Myxobolus Butschli, 1882 (Myxozoa: Myxosporea) from the fresh water fishes of West Bengal, India // Acta protozool. **1986b.** Vol. 25, N 2. P. 235–239.

Sarkar N. K. Ceratomyxa tartoori sp. n. (Myxozoa) from the gallbladder of a marine teleost (Clupeidae) of West Bengal, India // Acta protozool. **1986e.** Vol. 25, N 3. P. 351–354.

Sarkar N. K. A new myxosporidan Myxidium scianae sp. n. (Myxozoa: Myxididae) from the gall bladder of a marine teleost of West Bengal, India // Acta protozool. **1986d.** Vol. 25, N 4. P. 477–479.

Sarkar N. K. Studies on myxosporidian parasites (Myxozoa: Myxosporea) from marine fishes in West Bengal, India. II. Description of two new species from Tachysurus platystomus (Day) // Arch. Protistenk. **1987.** Bd 133, N 1–2. S. 151–155.

Sarkar N. K., Halder B., Chakravarti R. Myxosoma gangulli sp. n. (Myxozoa: Myxosomatidae) from the head cartilage of Sillago maculata Quoy and Gaimard (Sillaginidae) // Acta protozool. **1982.** Vol. 21, N 3–4. P. 245–249.

Sarkar N. K., Mazumder S. K. Studies on myxosporidian parasites (Myxozoa: Myxosporea) from myrine fishes in west Bengal, India Description of three new species from Tachysurus spp. // Arch. Protistenk. **1983a.** Vol. 127. P. 59–63.

Sarkar N. K., Mazumder S. Myxosporidian Sphaeromyxa dignae sp. n. (Myxozoa: Myxidiidae) from the gallbladder of Nilsa ilisha (Clupeidae) // Acta protozool. **1983b.** Vol. 22, N 3–4. P. 257–260.

Sarkar N. K., Mazumder S. K., Pramanik A. Observations on 4 new species of Myxosporidia (Myxozoa) from channid (ophicephalid) fishes of West Bengal, India // Arch. Protistenk. **1985.** Vol. 30, N 3. P. 289–296.

Schäfer W. E. Studies on the epizootiology of the myxosporidian Ceratomyxa shasta, Noble // California Fish and Game, **1968.** Vol. 54. P. 90–99.

Schäferna K. Prispesek k poznani nasich Myxobolidu // Vedy prirodni. **1931.** Roc. 12. P. 2–8.

Schäferna K. Nektare choroby uhoru // Rybarsky Vestn. **1932.** N 12.

Schäfferna K., Jirovec O. Über eine neue Myxobolus Art aus dem Zander nebst einigen Bemerkungen über Henneguya acerinae // Ztschr. Parasitenk. **1931.** Bd 3. S. 148–159.

Schäferna K., Jirovec O. Noty cizopasnik nasich uboru // Vedy prirodni. **1933.** N 14. P. 205–209.

Schäferna K., Jiroves O. Zur Kenntnis des Myxidium giardi Cepede // Zool. Anz. **1934.** Bd 105, H 9/10. S. 266–270.

Schäperklaus W. XXI. Die Drehkrankheit in der Forellenzucht und ihre Bekämpfung // Zschr. Fisch. **1931.** Bd 29. S. 521–567.

Schäperklaus W. Die Drehkrankheit und ihre Bekämpfung // Mitt. d. Fischereivereine. **1932.** Bd 2. S. 26–33.

Schäperklaus W. Fischkrankheiten. 3. Aufl. Berlin, **1954.** 708 S.

Schäperklaus W. Fischkrankheiten. 4. Aufl. Berlin, **1979.** Bd 2. 1089 S.

Schaudinn F. Der Generationwechsel der Coccidien und Haemosporidien, ein Zusammenfassung der neuen Forschungsresultate // Zool. Ztl. **1899.** Bd 6. S. 765–783.

Schaudinn F. Untersuchungen über den Generationwechsel der Coccidien // Zool. Jahrb. Morph. **1900.** Bd 13. S. 197–292.

Schmahl G., Mehlhorn H., Taraschewski H. Treatment of fish-parasites. 7. Effects of sym. triazinone (Taltrazuril) on developmental stages of Myxobolus sp. Bütschli, 1882 (Myxosporea, Myxozoa): a light and electron microscopic study // Eur. J. Protistol. **1989.** Vol. 25, N 1. P. 26–32.

Schneider G. Ichthiologische Beiträge. III. Über die in den Fischen des Finnischen Meerbusens vorkommenden Endoparasiten // Abstracts. Zool. Zbl., 1902. Bd 10. S. 26–27.

Scholtyseck E. Fine structure of parasitic Protozoa. Berlin. **1979.** 206 S.

Schonhofen Clovis Antonio, Garcia Renato George Ferreira, Garcia Miriam Maria Pradi-F. Ocorrencia de Henneguya psorospermica em peixes no Parana // Acta biol. paran. **1983.** Vol. 12, N 1–4. P. 141–144.

Schröder O. Eine neue Myxosporidien Art aud den Keeman von Acerina cernus (Henneguya acerinae n. sp.) // Arch Protistenk. **1906.** Bd 7. S. 186–196.

Schröder O. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien Sphaeromyxa sabrazesi (Lav. et Mesnil) // Arch. Protistenk. **1907.** Bd 9. S. 359–381.

Schröder O. Ueber die Anlage der Sporocyste (Pansporoblast) bei Sphaeromyxa sabrazesi (Laveran and Mesnil) // Arch. Protostenk. **1910.** Bd 19. S. 1–5.

Schröder O. Cnidosporidia (Myxosporidien and Microsporidien) general account // Prowazek's Handbuch der pathogen. Protozoen. **1912.** Bd 1. S. 324–336.

Schuberg A. Über Microsporidien aus dem Hoden der Barbe und durch sie verursachte Hypertrophie der Kerne // Berlin Arb. Gesundheitsamt. **1910.** Bd 33. S. 40–1434.

Schuberg A., Schröder O. Myxosporidien aus dem Nervensystem und der Haut der Bachforelle (Myxobolus neurobius n. sp. und Henneguya nüsslini) // Arch. Protistenk. **1905.** Bd 6. S. 61–110.

Schubert G. Henneguya pinnae n. sp. (Sporozoa, Myxosporoidea, Myxobolidae) aus den Flossen von Ctenopoma kingsleyae (Osteoichthyes, Anabatidae) // Ztschr. Parasitenk. **1967.** Bd 29. S. 299–303.

Schubert G. Electronenmicroscopischen Untersuchungen zur Sporenentwiklung von Henneguya pinne Schubert (Sporozoa, Myxosporidia, Myxobolidae) // Ztschr. Parasitenk. **1968.** Bd 30. S. 57–77.

Schubert G. The ultrastructure of Myxosporidia with one polar capsule // Parasites and Parasitic Diseases of Fish. Abstr. of the 1st Intern. Sympos. Ichtyoparasitol. **1983.** P. 103.

Schubert G., Sprague V., Reinboth R. Observations on a New Species of Unicapsula (Myxosporida) in the Fish Maena smaris (L) by Conventional and Electromycroscopy // Ztschr. Parasitenk. **1975.** Bd 46. S. 245–252.

Schuurmans-Stekhoven J. H. De Sexualität der Myxosporidia. Amsterdam, **1918.** 102 p.

Schuurmans-Stekhoven J. H. Die Sexualität der Myxosporidia // Arch. Protistenk. **1919.** Bd 40. S. 27–75.

Schuurmans-Stekhoven J. H. Myxosporidiensstudien. II. Die multiplikative und propagative Entwicklung der Myxosporidien // Arch. Protistenk. **1920a.** Bd 41. S. 249–307.

Schuurmans-Stekhoven J. H. Über einige Myxosporidien des Stichlings // Arch. Protistenk. **1920b.** Bd 41. S. 321–329.

Schuurmans-Stekhoven J. H. Die Gattung Myxobolus // Arch. Protistenk. **1920c.** Bd 41. S. 330–340.

Schuurmans-Stekhoven J. H. Myxidium macrocapsulatum Auerb. aus den Nieren des Leuciscus erythrophthalmus L. // Zool. Anz. **1920d.** Bd 52. S. 76–79.

Scolari C. Sull'impiego della stovarsolo nella pofilassi del „capostorno" o „lentosporiasi" delle trote d'allevamento //Clin. Veter. **1954.** T 77, N 2. P. 50–53.

Scolari C. L'impiego della calciocianamide nella lotta contro la lentosporiasi delle trotte d'allevamento // Clin. Veter. **1955.** Vol. 78. P. 5.

Scott J. S. Ali entary tract parasites of haddock (Melanogrammus aeglefinus L.) on the Scotian Shelf // Canad. J. Zool. **1981.** Vol. 59, N 12. P. 2244–2252.

Scott W. B., Crossman E. J. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Canada **1973.** N 184. 966 p.

Seenappa D., Manohar L. Two new species of Myxobolus (Myxosporidea: Protozoa) parasitic on Cirrhina mrigala (Hamilton) and Puntius curmuca (Hamilton) // Curr. Sci. (India), Thélohan, 1895 // C. R. Acad. Sci. D. **1977.** T. 285, N 6. P. 681–683.

Seenappa D., Manohar L. Myxobolus vanivilasae n. sp. parasitic in Cirrhina mrigala (Hamilton) // Proc. Indian Acad. Sci. Anim. Sci. **1980.** Vol. 89, N 5. P. 485–491.

Seenappa D., Manohar L. Experimental infection of mrigal, Cirrhina mrigala (Hamilton) with the spores of Myxobolus vanivilasae (Myxosporida: Protozoa) and contaminated mud // Mysore J. Agr. Sci. **1981.** Vol. 15. P. 108–112.

Seenappa D., Manohar L. In vitro effects of chemicals and disinfectants of the spores of Myxobolus vanivilasae Seenappa and Manohar, 1980 (Myxosporida: protozoa) // Mysore. J. Agric. Sci. **1983.** Vol. 17. P. 170–176.

Sedlaczec J. Erstnachweis von Chloromyxum esocinum (Protozoa: Myxosporea) bei Esox lucius (Osteichthyes) in der DDR // Erstnachweis von Chloromyxum esocinum (Protozoa: Myxosporea) dei Esox lucius (Osteichthyes) in der DDR // Angew. Parasitol. **1985.** Vol. 26, N 2. P. 103–105.

Sedlaczec J. Zschokkella (Protozoa: Myxosporea) in der Gallenblase von Cyprinus carpio (Osteichthyes) in der DDR // Angew. Parasitol. **1986.** Vol. 27, N 1. S. 11–13.

Sedlaczek J. Chloromyxum barbi (Myxosporea) in Hypophthalmichthys molitrix (Osteichthyes) // Angew. Parasitol. **1987.** Bd 28, N 3. S. 129–132.
Setna S. B. Preliminary observations on Myxosporidia from sharks // Curr. Sci. **1942.** Vol. 11. P. 469–470.
Sharif M. Henneguya shaharini n. sp. (Protozoa: Myxosoa), a parasite of marble goby, Oxyeleotrix marmoratus (Bleeker) // J. Fish. Diseases. **1982.** Vol. 5, N 1. P. 37–45.
Shaudhuri S. R., Chakravarty M. M. Studies on Myxosporidia (Protozoa, Sporozoa) from the food fishes of Bengal. I. Three new species from Ophicephalus punctatus Bloch. // Acta Protozool. **1970.** Vol. 8, N 8–18. P. 167–173.
Shiba N. The morphology and development of Henneguya macropodi n. sp. from a paradise fish, Macropodus chinensis (Bloch) // Keijo J. Med. **1934.** Vol. 5, N 3. P. 178–183.
Shiezko S. F. History and present status of fish diseases // J. Wildlife Diseases. **1975.** Vol. 11, N 4. P. 446–459.
Schotter R. A. Note on myxosporidian parasites of whiting, Odontogadus merlangus (L.), from the northern Irish Sea // Rep. mar. biol. Sth. Port. Erin. **1971.** N 83. P. 51–54.
Schotter R. A. Changes in the parasite fauna of whiting Odontogadus merlangus L. with age and sex of host, season and from different areas in the vicinity of the Iele of Man // J. Fish. Biol. **1973.** Vol. 5, N 5. P. 559–563.
Shotter R. A. Notes on helminth parasites of the whiting Odontogadus merlangus (L.) from the Northern Irish Sea // J. Fish. Biol. **1972.** Vol. 4, N 1. P. 117–130.
Siau Y. Myxosporidies de Sinodontis ansorgii et de Eleotris (Kribia) Kribensis, poissons des eaux saumatres de la lagune de Porto-Novo (Dahomey) // Bull. Soc. Zool. France, **1971.** (1972). Vol. 96, N 4. P. 563–570.
Siau Y. Premieres observations des spores de Myxosporidies en microscopie a balayage // Protozoologica. **1977.** T. 10, f. 2. P. 251–254.
Siau Y. Observations en microscopic électronique de complexe synaptonématique chez des Myxosporidies // C. r. Acad. sci. **1979.** D 288, N 4. P. 403–404.
Siau Y. Observation immunologique sur des poissons du genre Mugil parasités par la Myxosporidie Myxobolus exiguus Thélohan, 1895 // Ztschr. Parasitenk. **1980a.** Bd 62, N 1. S. 1–6.
Siau Y. Premier stades du developpement expérimental, en cultures, de spores de la Myxosporidie Myxobolus exiguus. **1980b.** Vol. 49, N 5. P. 204–206.
Siau Y., Sakiti N. Le genre Ceratomyxa (Myxosporidies) chez des Serranides (Poissons, Téléostéens) // Arch. Inst. Pasteur Tunis. **1981.** Vol. 58, N 3–4. P. 431–439.
Siau Y., Gase C., Maillard C. Premières observations ultrastructurales d'une myxosporidie appartenant au genre Fabespora, parasite de trématode // Protistologica. **1981.** T 17, N 1. P. 131–137.
Sikama Y. On a new species of Henneguya found in a freshwater Fish of China // J. Schanghai Sci. Inst. Seet. **1938.** Vol. 3, N 4. P. 135–138.
Sindermann C. J. Diseases of fishes of the Western North Atlantic. VI. Geographic discontinuity of myxosporidiosis in immature herring from the Gulf of Marine // Mar. Dept. Sea and Shore Fish. Res. Bull. **1957a.** N 29. P. 1–20.
Sindermann C. J. Diseases of fishes of the western North Atlantic. V. Parasites as indicators of herring movements // Mar. Dept. Sea Shore Fish. Res. Bull. **1957b.** N 27. P. 1–30.
Sindermann C. J. Parasite tags for marine fish // J. Wildlife. Manag. **1961.** Vol. 25, N 1. P. 41–47.
Sindermann C. J. Effect on environment on several diseases of herring from the western North Atlantic // Int. Comm. Northwest Atl. Fish Spec. Publ. **1965.** N 6. P. 603–610.
Sindermann C. J. Diseases of marine fishes // Adv. Mar. Biol. **1966.** N 4. P. 1–89.
Sindermann C. J. Principal diseases of marine fishes and shellfishes. New York; London, **1970.** 369 p.
Sindermann C. J. Environmentally Related Diseases of Marine Fish and Shollfish // Mar. Fish. Rev. **1978.** Vol. 40, N 10. P. 43.
Sindermann C. J., Rosenfield A. Diseases of fishes of the Western North Atlantic. I. Disease of the sea herring (Clupea harrengus) // Res. Bull. Dep. Sea Shore Fish. **1954.** Vol. 18. P. 23.
* **Smith H.** The absorption and excretion of water and salts by marine teleostei // Amer. J. Physiol. **1930.** Vol. 93. P. 480.
* **Smith H.** The absorption and excretion of water and salts by the Elasmobranch fishes // Amer. J. Physiol. **1931.** Vol. 98. 296 p.
* **Smith H.** Water regulation and its evolution in the fishes // Quart. Rev. Biol. **1932.** Vol. 7.
* **Smith H.** The evolution of the kidney Kansas, **1943.** 115 p.
* **Smith H.** From fish to philosofer // The story of our internal environment. Boston, **1957.** 115 p.
Smith C. E., Inslee T. Interlamellar Henneguya infestation in adult channel catf PSh Ictalurus punctatus (Rafinesque) // J. Fish. Diseases. **1980.** Vol. 3. P. 257–260.
Southwell T. Note from Bengal Fisheries laboratory N 2. On some Indian parasites of fishes with a note on the carinoma in trout // Rec. Ind. Mus. **1915.** Vol. 11. P. 311–330.
Southwell T., Prashad B. Notes from the Bengal Fisheries laboratory N 5 Parasites of Indian Fishes // Rec. Ind. Mus. **1918a.** Vol. 15. P. 341–355.
Southwell J., Prashad B. On some Indian Myxosporidia // Rec. Ind. Mus. **1918b.** Vol. 15. P. 344–348.
Spall R. D. A new myxosporidian in red and golden shiners // J. Parasitol. **1974.** Vol. 60. P. 169–171.

Sprague V. Some problems in taxonomy and nomenclature of the Haplosporidia // Progress in Protozoology. Abstr. of pepers resd at the Second International Conference in Protozoology. Intern. congres ser. **1965.** N 91. P. 125–126.
Sprague V. Suggested changes in „A revised classification of the phylum Protozoa", with particular reference to the position of the haplosporidians // Syst. Zool. **1966.** T. 1. P. 345–349.
Sprague V. Need for drastic revision of the classification of subphylum Amoebogena // Progr. Protozool. Int. Conf. Protozool. 3rd. Leningrad, **1969.** P. 372.
Sprague V. Comments on trends in research on parasitic diseases of shellfish and fish // Mar. Fish Rev. **1978.** Vol. 40, N 10. P. 26–30.
Sprague V. Myxozoa // Synopsis and Classification of Living Organisms / Ed. Parker S. P. New York, **1982.** Vol. 1. P. 595–597.
Stazzi P. Psorospermosi o myxoboliasi de Barfi // Riv. mens. pesca. **1906.** T 8. P. 14–19.
Stefan H. Inwasja sporowica Myxobolus w mozgu karpia (Cyprinus carpio L.) // Wiad. parasitol. **1970.** Vol. 16, N 4. P. 491–493.
Stehr C. Sporogenesis for the myxosporerean Kudoa paniformis Kabata and Whitaker, 1981 infecting the muscle of the pacific whiting, Merluccius prodactus (Ayres) // J. Fish. Diseases. **1986.** Vol. 9, N 6. P. 493–504.
Stehr C., Whitaker D. J. Host–parasite interaction of the myxosporeans Kudoa paniformis Kabata and Whitaker, 1981 and Kudoa thyrsites (Gilchrist, 1924) in the muscle of Pacific whiting, Merluccius productus (Ayres): an ultrastructural study // J. Fish. Diseases. **1986.** Vol. 9, N 6. P. 505–516.
Stempell W. Uber Leptotheca covis n. sp. und Nosema marionis Thel // Mitt. Zool. Inst. Univ. Münster. **1918.** Bd 1. S. 1–6.
Stempell W. Untersuchungen über Leptotheca coris n. sp. und das in dieser schmarotzende Nosema marinis Thel // Arch. Protistenk. **1919.** Bd 40. S. 113–157.
Stuncard H. W. The Sporozoa with particular preference to infections in Fishes // J. Fish. Res. Board Canada. **1969.** Vol. 26, N 4. P. 725–739.
Styer E. L., Harrison L. R., Burtle G. J. Experimental production of proliferative gill in channel catfish exposed to a myxozoan–infected oligochaete, Dero digitata // J. Aquat. Anim. Health. **1991.** N 3. P. 288–291.
Supino F. Malottie di pesci e gamberi osservate in Lombardia // Rend. Inst. Lomb. Ser. II. **1925.** T. 58. P. 327–332.
Supino F. Malottie da parasiti animali in pesci e Gamteri // Clin. Vet. **1927.** T 49. P. 216–228.
Surbeck G. Eine neue Krankheit beim Bachsaibling (Salvelinus fontinalis) // Allg. Fisch. Zeit. **1900.** Bd 25. S. 367–368.
Surbeck G. Eine grosse Sporencyste von Henneguya zschokkei // Schweiz. Fisch. Zeit. **1911.** Bd 19. S. 163–165.
Surbeck G. Ueber eine eigenartige Form des Auftretenz von Hanneguya zschokkei Gurley // Schweiz. Fisch. Zeit. **1913.** Bd 21. S. 30–31.
Surbeck G. Beitrag zur Fischpathologie // Schweiz. Fisch. Zeit. **1914.** Bd 22. S. 296–299.
Svobodavá Z., Groch L. Zabernf onemochenf kapru vyvolanéinvazf Sphaerospora molnari // Bull. VURH. Vodnany. **1986.** Vol. 22, N 3. P. 13–17.
Synopsis and classification of living organisms / Ed. S. Parker. New York, **1982.** Vol. 1.
Szidat L. Einige neue Arten der Familie Myxobolidae Thelohan (Protozoa, Klasse Sporozoa) aus Süsswasserfischen Argentiniens // Gewässer und Abwässer, Jahrg. **1953.** Bd 5. S. 7–16.
Szidat L. Estudios sobre et desarrollo y la biologica de esporozoos parasitos de la merluza (Merluccius hubbsi marini) Kudoa rosenbuschi (Gelormini) Szidat // Direccion General de Pesca y conservacion de la Fauna. Rep. Argentina. **1966.** P. 1–7.
Szuks H.,von. Die Verwendbarkeit von Parasiten zur Gruppentrennung beim Grenadierfisch Macrurus rupestris // Angewandte Parasitologie. **1980.** Bd 21, H.4. S. 211–214.
Tack F. Bekämpfung der Drehkrankheit mit Kalkstickstoff // Der Fischwirt. **1951.** Bd 5. S. 1–8.
Taylor R. E. L., Coli S. J., Junell D. R. Attempts to control whirling disease by continuous drug feeding // J. Wildlife Diseases. **1973.** Vol. 9, N 4. P. 302–305.
Taylor R. E. L., Lott M. Transmission of salmonid whirling disease by birds fed trout infected with Myxosoma cerebralis // J. Protozool. **1978.** Vol. 25 (1). P. 105–106.
Taylor R. E. L., Haber M. H. Opercular cyst formation in trout infected with Myxosoma cerebralis // J. Wildlife Diseases. **1974.** Vol. 10, N 4. P. 347–351.
Templeman W., Andrews G. I. Jellied condition in the american plaice (Hippoglossoides platessoides, Fabrocius) // J. Fish. Res. Canada. **1956.** Vol. 13, N 2. P. 147–182.
Thélin L. Deux Myxosporidies parasites de la Perche du lac Leman // Rev. Suisse Zool. **1956.** T. 63, N 3. P. 163–181.
Thélohan P. Sur la constitution des Spores des Myxosporidies // C. r. Acad. sci. **1889.** Vol. 109. P. 919–922.
Thélohan P. Sur la constitution des Spores des Myxosporidies // Ann. Micrograph. **1890a.** T. 2. P. 172.
Thélohan P. Contribution a l'etude des Myxosporidies // Ann. Micrograph. **1890b.** T. 2. P. 193–213.
Thélohan P. Recherches sur le développement des spores chez les Myxosporidies // C. r. Soc. biol. **1890c.** T. 2. P. 602–604.

Thélohan P. Nouvelles recherches sur les spores des Myxosporidies (Structure et developpement) // C. r. Acad. sci. **1890d.** Vol. 111. P. 692–695.
Thélohan P. Sur deux Sporozoaires nouveaux – parasites des poissons // J. Micrograph. **1891a.** T. 15. P. 145–147.
Thélohan P. Sur deux sporozoaires nouveaux, parasites des muscles des poissons // C. r. Acad. sci. **1891b.** T. 112. P. 168–171.
Thélohan P. Myxosporidies de la vesicule biliaire des poissons. Especes nouvelles // C. r. Acad. sci. **1892a.** T. 115. P. 1091–1094.
Thélohan P. Observation sur les myxosporidies et éssai de classification de ces organismes // Bull. Soc. Philom. **1892b.** T. 4. P. 165–178.
Thélohan P. Alteration du tissue musculaire dués a la présence de Myxosporidies et de microbes chez le Barbeau // C. r. Soc. biol. **1893.** T. 9, N 5. P. 267–270.
Thélohan P. Sur les affinités réciproques des Myxosporidies // C. R. acad. sci. **1894.** T. 118. P. 428–430.
Thélohan P. Recherches sur les Myxosporidies // Bull. Sci. Fr. Belg. **1895.** T. 26. P. 100–394.
Théodoridès J. Myxosporidies et microsporidies parasites de poissons marins de Banyuls // Vie et milieux. **1955.** Vol. 6, N 1. P. 60–66.
Théodoridès J. La contribution de Laveran a l'étude des Sporozoaires (Hémosporidies exceptées) et des Myxosporidies // Cah. ORSTOM. Entomol. med. et parasitol. **1980.** Vol. 18, N 2. P. 99–100.
Théodoridès J., Pujol P., Neyrand de Leffemberg F., Delsol M. Nouveaux cas de parasitisme testiculaire d'Amphibiens (Bufo, Ptychadena) par des Myxosporidies du genre Myxobolus // Ann. sci. natur. Zoo. et biol. anim. **1981.** Vol. 3, N 1. P. 63–68.
Thompson W. F. A note on a sporozoan parasite of the halibut // Rep. Comm. Fish. Prov. Br. Columbia (1915), **1916.** P. 127–128.
Tidd W. M., Tabb R. A., Wright V. Modification of Myxosoma cerebralis spore extrection techique // Progr. Fish. Cult. **1973.** Vol. 35. P. 227–228.
Tonosaki H., Awakura T. Изучение Henneguya spp., паразитирующих в рыбах сем. Godiidae // „Хоккайдорицу суйсан фукадзё кэнкю хококу. Sci. Repts Hokkaido Fish Hatchery" **1978.** N 33. P. 101–115.
Touraine F. Sur une nouvelle myxosporidie du genre Chloromyxum observée chez le carpe // C. R. Acad. Sci. **1931a.** T. 192. P. 1125–1127.
Touraine F. Chloromyxum legeri n. sp. Myxosporidie biliaire observé dans les carpes d'elevage // Trav. labor. Hydrobiol. Pisciculture Univ. Grenoble. **1931b.** T. 22. P. 216–220.
Tripathi Y. R. Some new Myxosporidia from Plymouth with a proposed new classification of the order // Parasitology. **1948.** Vol. 39. P. 110–118.
Tripathi Y. R. Studies on parasites of indian fishes. I Protozoa: Myxosporidia together with a check list of parasitic Protozoa described from indian fishes // Rec. Ind. Mus. **1953.** Vol. 50, N 1. P. 63–88.
Trojan E. Ein Myxobolus in Auge von Leuciscus rutilus // Zool. Anz. **1909.** Bd 34. S. 679–682.
Tsuchiya Y., Kudo H. Studies on jellied meat of swordfish: II. Numerical change of parasitic germs inthe jellied meat of swordfish during cold-storage // Tohoku J. Agric. Res. **1957.** N 7. P. 347–349.
Tsuchiya Y., Tatsukawa Y. Achemical study on jellied meat of swardfish // Tohoku. J. Agric. Res. **1954.** N. 4. P. 251–236.
Tuzet O., Ormieres R. Ceratomyxa anguillae n. sp. Myxosporidie parasite de la vesicule biliaire des anguilles de l'etang de Thau // Ann. de Parasitol. Hum. et Comp. **1957.** T. 32, N 3. P. 189–196.
Tyzzer E. E. Tumours and Sporozoa of Fishes // J. Boston Med. Soc. **1900.** Vol. 5. P. 63–68.
Udey L. R., Fryer J. L., Pilcher K. S. Relation of water Temperature to cerotomyxosis in roinbow trout (Salmo Gairdneri) and coho salmon (Oncorhynchus kisutch) // J. Fish. Res. Board Canada. **1975.** Vol. 32, N 9. P. 1545–1551.
Ulrich W. 1951. Vorschläge zu einer Revision der Grossenteilung des Tierreiches // Verh. Dtsch. zool. Ges. **1950.** S. 244–271.
Urawa S., Hiroi O. Two species of Chloromyxum (Myxozoa: Myxosporea) in chum salmon, Onchorynchus keta (Walbaum): Taxonomy and life cycle // Sci. Rep. Hokkaido Salm. Hatch. Hokkaido sake masu Fukajo kenpo. **1986.** N 40. P. 11–20.
Vanco R. Contribution a l'ètude de la pathologie des alevins de truite. Paris, **1952.** 92 p.
Vaney C., Conte A. Sur deux nouveaux sporozoaires éndospores parasites de l'Acerina cernua Cuv. Ann. Soc. Linn. **1900.** T. 47. P. 103–106.
Verano R., Sarmiento L. Myxobolus exiguus Thelohan, 1895 (Cnidosporidea: Myxosporidia) en „lisa" Mugil cephalus // I Congr. Na I. Pesq. Huacho, Peru. **1978.** Libro de Resumenes. P. 77.
Vic K. Henneguya zschokkei (Gurley, 1893) (Sporozoa) in Norway // Nytl. Mag. Zool. **1960.** Vol. 9. P. 16–22.
Voelker F. A., Klassel S. H., Wienberg H. D., McKee A. E. Microscopic and ultrastructural characteristics of Kudoa infection in a butterfly fish (Chaetodon) // Vet. Pathol. **1978.** Vol. 15, N 1. P. 40–48.
Voigt M. Beitrage zur Kenntniss des Vorkommens von Fischparasiten in den Plönergewassern // Forschber. Plön. **1903.** Bd 10. S. 94–99.
Vojtek J., Folkmanova B., Ergens R. Prispevek k poznani cizopasniku ryb jizni Moravy // Vest. Čs. Acad. ved. **1954.** T. 24, ses. 4. P. 1–24.

Volf F. The first cases of the whirling disease among our salmonid fish in our hatcheries // Sbornik Československé Vyroba Rocnik. **1957.** N 29 (34). P. 275–282.
Volf F. Nove nebezpeci pro nase pstruharstri // Čs. rybarstvi. **1956.** N 11. S. 1–15.
Wagh P. V. Transplantation of a myxosporidian, Myxosoma ovalis from Ictiobus bubalis (small-mouth bufallo) to Notomigonus crysoleucas (golden shiner) // J. Biol. Sci. **1961.** Vol. 4. P. 47–51.
Wales J. H., Wolf H. Three Protozoan diseases of trout in California // Calif. Fish. Game. **1955.** N 41. P. 183–187.
Walliker D. Some protozoan parasites of the Roach (Rutilus rutilus) // Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. **1966.** Vol. 60, N 13.
Walliker D. Studies on Myxidium oviforme a myxosporidian parasite of Irish salmon, Salmo salar // Parasitology. **1968a.** Vol. 58. P. 839–844.
Walliker D. The nature of the iodinophilous vacuole of myxosporidian spores, and a proposal to synonymize the genus Myxosoma Thélohan, 1892 with the genus Myxobolus Bütschli, 1882 // J. Protozool. 1968b. Vol. 15, N 3. P. 571–575.
Walliker D. Myxosporidea of some brazilian freshwater fishes // J. Parasitol. **1969.** Vol. 55, N 5. P. 942–948.
Waluga D., Budzyńska H. Inwazja sporowca Sphaerospora przycsyna masowych snieć karpi // Gosp. rybna. **1980.** T. 32, N 8. P. 5–7.
Ward H. B. Notes on North American myxosporidia // J. Parasitol. **1919.** Vol. 25, N 2. P. 169–172.
Ward J. Notes on North American Myxosporidia // J. Parasitol. **1920.** Vol. 6. P. 49–64.
Wasielewsky. Von. Sporozoenkunde. Jena. **1896.** 162 s.
Wegener G. Die Ektoparasiten der Fische Ostpreussens // Schr. Phys. Ges. **1909.** Bd 50, H. 3. S. 195–286.
Weidner E., Overstreet R. M. Sporogenesis of a Myxosporidan with Motile spores // Cell Tissue Rev. **1979.** N 201. P. 331–342.
Weill R. Notes protistologiques indochinoises (Deuxieme série). 4. Observations sur la position systématique de Cystodiscus ommersus Lutz 1889 et la non-justification du genre Zschokkella Auerbach 1910. 5. Sur une Myxosporidie nouvelle, Cystodiscus suerbachi n. sp., parasite d'un Batracien indochinois, Bufo melanostictus Schneider // Arch. zool. exp. et gen. **1929.** T. 69. P. 41–54.
Weill R. L'interprétation des Cnidosporidies et la valeur taxonomique de leur cnidomes Leur cycle comparé a la phase larvaire des Narcoméduses Cuninides // Trav. Stat. Zool. Wimpereux. **1938.** T. 13. P. 727–744.
Weiser J. Studies on some parasites of our fisches // Parasitology. **1949a.** Vol. 39. P. 164–166.
Weiser J. Parasites of fresh-water fish: II (Myxosporidia) // Vest. Csl. zool. spol. **1949b.** Sv. 13. P. 364–371.
Weissenberg R. Über einen myxosporidienartigen intercellulären Glomerulusparasiten der Hechtniere // Zool. Anz. **1922.** Bd 55. S. 66–74.
Weissenberg R. Weitere Studien über intracellulär Parasitismus. Ein Myxosporidienartiger Organismus als echter Zellparasit der malpighischen Körperchen der Hechtniere // Arch. Micr. Zool. Entw. **1923.** Bd 97. S. 431–485.
Weltner W. Ueber Myxosporidien Sporen in den Eiern von Esox lucius // Sitz. Ges. nat. Forsch. **1892.** P. 7–41.
Westfall J. A. The differentiation of nematocysts and associated structures in the Cnidaria // Ztschr. Zellforsch. **1966.** Bd 75. S. 381–401.
Whinery J. B. Some additional notes on a Myxosporidian infection in the common toad // New York. Med. J., **1893.** Vol. 18. P. 660–662.
Whitaker D. J., Kabata Z. Early infection of Merluccius productus (Ayres) (Pisces: Teleostei) with Kudoa thyrsites (Gilchrist) (Myxozoa) // Canad. J. Zool. **1987.** Vol. 65, N 4. P. 936–939.
Wierzbicka J. Parasitic fauna of burbot, Lota lota (L.) in the lake Dabie // Acta ichthyol. et piscator. 1985. Vol. 15, N 2. P. 191–202.
Wierzbicka J. Paramyxoproteus reinhardti gen. n. sp. n. (Bivalvulida, Myxospora), a parasite of Reinhardtius hippoglossoides Walbaum, 1792 // Acta protozool. Warszawa, **1986a.** Vol. 25, N 2. P. 227–234.
Wierzbicka J. Sphaerospora anguillae sp. n. (Myxospora, Bivalvulida) a parasite of eel, Anguilla Anguilla (L.) // Acta protozool. **1986b.** Vol. 25, N 1. P. 119–122.
Wierzbicka J. Sphaerospora sphaerocapsularae sp. n. (Myxospora, Bivalvulida) a parasite of ell, Anguilla // Acta protozool. **1986c.** Vol. 25, N 3. P. 355–358.
Wierzbicka J. Zschokkella stettinensis sp. n. (Myxospora, Bivalvulida) – a parasite of eel, Anguilla anguilla (L.) // Acta protozool. **1987a.** Vol. 26, N 1. P. 79–82.
Wierzbicka J. Ceratomyxa amwricana n. sp. (Myxospora, Bivalvulida), a parasite of mackerel (Scomber scombrus L.) // Acta ichthyol. et piscator. **1987b.** Vol. 17, N 1. P. 93–96.
Wierzbicka J., Sobecka E. Parasitic fauna of bnrbot, Lota lota (L.) in the lake dabie // Acta ichthyol. et piscator. **1985.** Vol. 15, N 2. P. 191–202.
Wierzbicka J., Gora D., Dubowska G. Parasites of Acerina cernua (L.) in the Szczecin firh // Acta ichthyol. et piscator. **1982.** Vol. 12, N 2. P. 51–61.
Wierzejski A. Note prèliminaire sur le Blanchardia cyprinicola n. g. n. sp. // Bull. Soc. zool. Fr. **1890.** T. 15. P. 192–198.

Wierzejski A. O myxosporidiach karpia. (Les Myxosporidies de la Carpe) // Acad. Sci. Krakau, **1898.** P. 129–145.
Wiles M. Parasites of Fundulus diaphanus (Le Sueur) (Pisces: Cyprinodontidae) in certain Nova Scotian freshwaters // Canad. J. Zool. **1975.** Vol. 53. P. 1578–1580.
Williams H. H. Some observations on the masse mortality of the freshwater fish Rutilus rutilus (L.) // Parasitology. **1964.** Vol. 54, N 1. P. 155–171.
Willis A. G. On the vegetative forms and life history of Chloromyxum thyrsites Gilchrist and its doubtful systematic position // Austral. J. Sci. Res. Ser. B. **1949.** Vol. 2. P. 379–398.
Wolf K. Whirling Disea Research. – Adelination of needs // Fish Health News. **1974.** Vol. 3, N 4. P. 20–27.
Wolf K., Markiw M. E. Myxosoma cerebralis: comparative Sensivity of plankton centrifuge and sequentia enzymatic digestion methods for recovery of spores // Fish Health News. **1975a.** Vol. 4, N 3. P. 9–10.
Wolf K., Markiw M. R. Myxosoma cerebralis serological identification by indirect fluorescent antibody test // Fish Health News. **1975b.** Vol. 4, N 4. P. 8.
Wolf K., Markiw M. E. Myxosoma cerebralis: in vitro sporulation of the Myxosporidium of Salmonid whirling disease // J. Protozool. **1976.** Vol. 23, N 3. P. 425–427.
Wolf K., Markiw M. E. Myxosoma cerebralis: a method for staining Spores and other stages with Silver nitrate // J. Fish. Res. Board. Can. **1979.** Vol. 36. P. 88–89.
Wolf K., Markiw M. E. Salmonid Whirling Disease: New Findings Indicatethat the Infective Stage Prodnced and Released by Tubificid Oligocharte is a Triactinomyxon // Fish. Health News. **1981.** Vol. 10, N 4. P. II–IV.
Wolf K., Markiw M. E. Myxosoma cerebralis: inactivation of spores by hot smoking of infected trout // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. **1982.** Vol. 39, N 6. P. 882.
Wolf K., Markiw M. E. Biologa contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts // Science. **1984.** Vol. 225, N 4669. P. 1449–1452.
Wolf K., Markiw M. E., Hiltunen J. K. Salmonid whirling disease Tubifex tubifex (Müller) identified as the essntial oligochaete in the protozoan life cycle // J. Fish. Dis. **1986.** N 9. P. 83–85.
Wood J. W. Diseases of Pacific salmon: their prevention and treatment. Sec. Ed. State of Washington. Dep. Fish. Hatchery Division. **1974.** 82 p.
Woodcock H. M. On Myxosporidia in Flat Fish // Proc. Liverp. Biol. Soc. **1904a.** Vol. 18. P. 46–62.
Woodcock H. M. Note on a remarkable parasite of Plaice and Flounder // Proc. Liverp. Biol. Soc. **1904b.** Vol. 18. P. 143–152.
Woodcock H. M., Lodge O. Parasitic Protozoa // British Antarctic („Terra Nova") Exped. 1910. Nat. Hist. Rep. Zool. **1921.** Vol. 6, N 1. P. 1–24.
Woodcock V. Chloromyxum pristiophori, a new species of Myxosporidia parasitic in the gall bladder of Pristiphorus cirratus // Parasitology. **1936.** Vol. 28. P. 72–78.
Wu Bao-hua, Li Zhuo-fan. Parasitic fauna of myxosporea in freshwater fishes from west lake hangzhou China. 2nd Int. Symp. Ichthyoparasitol.: Actual Probl. Fish Parasitol., Tihany, Sep 27–Oct. 3, 1987. Abstr. **1987.** S. l., s. a. P. 109.
Wu Bao-hua, Wang Shuxia. Три новых вида слизистых споровиков из серебряного карася. – Ханчжоу дасюэ сюэбао. Цзыжань кэсюэ бань // J. Hangzhou Univ. Natur. Sci. Ed. **1982.** Vol. 9, N 1. P. 91–94. (На кит. яз.).
Wu Bao-hua, Wang Shuxia, Chen Yu-shan, Lu Chuan-cai, Huang Li-feng. On the pathogenic agent of the twist disease of the silver carp in Hangzhou region of the jiang province // Acta zool. sin. **1979.** Vol. 25, N 1. P. 50–58.
Wu Bao-hua, Jiang Nai-Cheng, Wang Shu-xia. Три новых вида микроспоридий из пресноводных рыб провинции Жейянг // Дунъю феньлэй сюэбао, Acta zootaxon. sin. **1985a.** Vol. 10, N 4. P. 337–340.
Wu Bao-hua, Wang Shu-xia, Jiang Nai-cheng. Три новых вида паразитических миксоспоридий от пресноводных рыб из провинции Чжэцзян // Дунъу фэньлэй сюэбфо. Acta zootaxon. sin. **1985b.** Vol. 10, N 3. P. 25–228.
Wu Bao-hua, Wang Shu-xia, Jiang Nai-cheng. Новый вид миксоспоридии Tetrauronema macropodus famn., gen., n., sp. n. от пресноводных рыб Китая // Дунъу фэньлэй сюэбао. Acta zootaxon sin. **1988.** Vol. 13, N 4. P. 313–316.
Wu Bao-hua, Jiang Nai-cheng, Wang Shu-xia. Новый вид и новая регистрация рода миксоспоридий, паразитов пресноводных рыб в провинции Жеянг (Китай) // Дуи у фэньлэй сюэбао. Acta zootaxon. sin. **1989.** Vol. 14, N 2. P. 131–133.
Wyatt E. J. Stndies onthe epizootiology of Myxobolus insidiosus Wyattand Pratt (Protozoa, Myxosporidia) // J. Fish. Disease. **1978a.** N 1. P. 233–240.
Wyatt E. J. A new Host and site ofinfection for Myxobolus kisutchi and Host Record for Myxobolus insidiosus // J. Parasitol. **1978b.** Vol. 64, N 1. P. 169–170.
Wyatt E. J. Facieplaticauda pratti gen. n., sp. n. and two new Species of Myxobolus (Myxosporidia) // J. Protozool. **1979.** Vol. 26, N 1. P. 47–51.
Wyatt E. G. Transmission of Myxosporea: Myxobolus insidiosus Wiatt and Pratt, 1963, amodel of the Problem // Parasite and Parasitic Diseases. Abstr. of the 1st Internat. Sympos. Ichthyoparasitol. Praha, **1983.** P. 122–123.

Wyatt E. J., Pratt J. Myxobolus insidiosus sp. n., a myxosporidian from the musculature of Onchorhynchus tschawytscha (Walbaum) // J. Parasitol. **1963.** Vol. 49. P. 951–955.
Xie Xing-ren, Chen Qi-. Новые род и вид микроспоридий сем. Tetracapsulidae от морских рыб из Южно-Китайского моря // Хайян юн Хурмао Oceanol. et limnol. sin. **1988.** Vol. 19, N 5. P. 431–434.
Yamamoto J., Sanders T. E. Light and electron microscopic observations of sporogenesis in the myxosporida Ceratomyxa shasta (Noble, 1950) // J. Fish. Diseases. **1979.** Vol. 2, N 5. P. 411–428.
Yasunaga N., Hatai K., Ogawa S., Yasumoto S. An unknown myxozoa found in brain of cultures sea bass, Lateolabrax japonicus and cultured Japanese striped Knifejaw, Oplegnathus fasciatus // Fish. Pathol. **1981.** Vol. 16, N 1. P. 51–54.
Yasutake W. T. Histopathology of selected diseases of Salmonids: Dissertation Ph. D. Tokyo, **1979.** 139 p. (University of Tokyo).
Yasutake W. T., Wood E. M. Some Myxosporidia found in Pacific Northwest Salmonids // J. Parasitol. **1957.** Vol. 43, N 6. P. 633–641.
Yoder W. G. The spread of Myxosoma cerebralis into native trout populations in Michigan // Progr. Fish-Cult. **1972.** Vol. 34. P. 103–106.
Yokoyama H., Ogawa K., Wakabayashi H. A new collection method of actinosporeans – a probable infective stage of myxosporeans to fishes – from tubificids and experimental infection of goldfish with the actinosporean, Raabeia sp. // Fish Pathol. **1991.** N 26. P. 133–138.
Yoshino T. P., Moser M. Myxosporida (Protozoa) in Macrurid fishes (Coryphaenoides sp. p.) of Northeastern Pacifica // J. Parasitol. **1974.** Vol. 60, N 4. P. 655–659.
Yoshino T. P., Noble E. R. Myxosporida of macrurid fishes from Southern California and Mexico // J. Parasitol. **1973a.** Vol. 59, N 5. P. 844–850.
Yoshino T. P., Noble E. R. Myxosporida in macrurid fishes of North Atlantic // Canad. J. Zool. **1973b.** Vol. 51, N 7. P. 745–752.
Zandt F. Über ein Myxosporid des Seesaiblings (Salmo salvelinus L.) // Zool. Anz. **1923.** Bd 57. S. 21–24.
Zandt F. Fischparasiten des Bodensees // Zbl. Bact. Abt. 1. **1924.** Bd 92. S. 225–271.
Zandt F. Die Einwanderung der Coregonen in ihre heutigen Wohnbezirke // Arch. Hydrobiol. **1938.** Bd 33, H 4. S. 688–699.
Zawistowski S., Czewzyk T., Ganowiak Z. Histochemical investigations of Falklandblue whiting muscles infested with parasitic proftozoans of the genus Kudoa sp // Biuletyn Morskiego Instytutn Rybackiego. **1986.** N 3–4. P. 33–35.
Zinn J. L., Johnson K. A., Sanders J. E., Fryer J. L. Susceptibility of salmonid species and hatchery strains of chinook salmon (Oncorhynchus tshawytscha) to infections by Ceratomyxa shasta // J. Fish. Res. Board Canada. **1977.** Vol. 34. P. 933–936.
Živković J., Rumbak Lidija, Hadžiosmanović M., Miokovič B., Culjak K. Ociena upotrebjivosti ribe kod nalaza parazitarnih invazija. 1. Myxosporidia – Kudoa spp. // Vet. arch. **1985.** Vol. 55. Suppl. P. 89–91.
Žižka Z. Different methods of preparating myxosporidians spores (Protozoa, Cnidosporidia) for the scanning electron microscope // Microscopie. **1974.** Vol. 34, N 9–10. P. 300–306.
Zohair I. F. Rahemo. Unicauda lumae sp. n. (Myxosporidia: Myxobolidae) from a Fresh Water Fish, Barbus grypus Heckel, from River Tigris in Iraq // Ztschr. Parasitenk. **1976.** Bd 51, H. 1. S. 1–5.
Zschokke F. Psorospermies de Coregonus fera // Arch. biol. Ganad. **1884.** Bd 5. S. 234–235.
Zschokke F. Myxobolus bicaudatus n. sp. ein Parasit der Coregoniden des Vierwaldstattersees // Mitt. Naturforsch. Ges. **1898a.** S. 205–217.
Zschokke F. Die Myxosporidien der Gattung Coregonus // Zbl. Bakt. **1898b.** Abt. 1, Bd 23. S. 602–607, 646–655; 699–703.
Zschokke F. Die Myxosporidien in die Musculatur der Gattung Coregonus // Zool. Anz. **1898c.** Bd 21. S. 213–214.
Zschokke F. Myxobolus psorospermicus Thelohan in Vierwald stättersee // Mitt. Naturforsch. Ges. **1900.** Bd 3. S. 441–442.
Zschokke F., Heitz A. Entoparasiten aus Salmoniden von Kamtschatka // Rec. Suisse Zool. **1914.** Bd 22. S. 195–256.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ И ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ХОЗЯЕВ МИКСОСПОРИДИЙ

Абудефдуф – Abudefduf (Forsskål) 392
Акула колючая – *Squalus acanthis* L. 8
Акуловые – Selachomorpha 132, 263
Амиевые – Amiidae 395
Амур белый – *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes) 181, 455
– черный – *Mylopharyngodon piceus* (Richardson) 181, 455
Амурский лжепескарь – *Pseudogobio rivularis* (Basilevsky) 182
Амфибии – Amphibia 135, 140, 403, 470
Ауха (окунь-ауха) – *Siniperca chuatsi* (Basilewsky) 177, 455

Батраховые жабовидные рыбы – *Opsanus* (Batrachoididae) 270
Белоглазка – *Abramis sapa* (Pallas) 182, 196, 260
– аральская – *A. sapa bergi* natio *araleñsis* Tjapkin 182
– каспийская – *A. sapa bergi* (Belyaeff) 182
Берикс – *Berix splendeus* (Lowery) 206, 209, 255
Берш – *Stizostedion volgensis* (Gmelin) 177
Бесчелюстные – Agnatha 389, 390, 403, 470
Буффало большеротый – *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes) 138
– малоротый – *I. bubalis* (Rafinesque) 138
Быстрянка восточная – *Alburnoides bipuñctatus eichwaldi* (Filippi) 178
– кубанская – *A. bipuñctatus rossicus* natio *kubanicus* Berg 178, 243, 245
– обыкновенная – *A. bipuñctatus* (Bloch), 178, 262
– полосатая – *A. taeniatus* (Kessler)
– южная – *A. bipuñctatus fasciatus* (Nordmann) 178
Быстрянки – *Alburnoides* 262
Бычковые – Gobiidae 191, 202, 218, 255, 262, 266
Бычок-подкаменщик – *Cottus gobio* (L.) 17, 181, 367
Бычок-травяник – *Gobius ophiocephalus* Pallas 218, 255, 459
Бычок черноротый – *Neogobius melanostomus* (Pallas) 181

Валек – *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant) 179
Верховка – *Leucaspius delineatus* (Heckel) 178
Верховодка ташкентская – *Alburnoides oblongus* Bulgakov 178
Веслоносы – Polyodontidae 395
Вобла – *Rutilus rutilus caspicus* (Jakowlew) 181, 239, 459
Вырезуб – *Rutilus frissii* (Nordmann) 181
Вьюн амурский – *Migurnus anguillicaudatus* (Cantor) 181, 456
– обыкновенный – *M. fossilis* (L.) 181, 196
Вьюновые – Cobitidae 261, 264, 398, 455

Галаксия пятнистая – *Galaxia maculatus* (Jenins) 40
Ганоиды костные – Holostei 389–391, 395, 396, 398, 403
– хрящевые – Chondrostei 389–391, 395, 396, 398, 403
Гладкоголовы – *Alepocephalus* 205, 206
Гладкоголовые – Alepocephalidae 205, 254
Голавль кавказский – *Leuciscus cephalus orieñtalis* Nordmann 180
– обыкновенный *L. cephalus* (L.) 114, 180, 196
Голец восточный гребенчатый – *Nemachilus malapterus longicauda* (Kessler) 181, 262
– дальневосточный (кунджа) – *Salvelinus leucomaenis* 179
– европейский (евдотка) – *Nemachilus barbatulus* (L.) 181, 185, 300, 388
– куринский *N. brañdti* Kessler 181
– ленкоранский – *N. angorae lenkoranensis* Abdurachmanow 240
– мальма – *Salveliñus malma* (Walbaum) 179
– обыкновенный – *S. alpinus* (L.) 179, 238
– серый – *Nemachilus dorsalis* (Kessler) 181
– сибирский – *N. barbatulus toñi* (Dybowski) 181
– тибетский – *N. stoliczkai* (Steindachner) 181, 187
Гольцы – Salvelinus 448
Голомянка большая – *Comephorus baicalensis* (Pallas) 177
– малая – *C. dybowskii* Korotñeff 177

Голомянковые – Comephoridae 202, 203, 262
Гольян маньчжурский озерный – *Phoxinus percnurus mantschuricus* Berg 180
– обыкновенный – *Phoxinus phoxinus* (L.) 125, 180, 237, 246, 249, 433, 444
– озерный – *Ph. percnurus* (Pallas) 180
– Чекановского – *Ph. czekanowskii* Dybowski 180
– Черского – *Ph. czekanowskii czerskii* Berg 180
Гольяны – *Phoxinus* 455, 456
Горбуша – *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) 179, 238, 242, 243
Горбыли клыкастые – *Otolithes* 286
Горчак колючий – *Acanthorhodeus asmussi* (Dybowski) 183
– обыкновенный европейский – *Rhodeus sericeus amarus* (Block) 183, 186, 240, 456
Горчаки – Rhodeinae 132
Губановые – Labridae 255
Губач одноцветный – *Nemachilus babiatus* (Kessler) 181
– пятнистый – *N. strauchi* (Kessler) 181
Густера – *Blicca bjoerkna* (L.) 182, 201, 231, 260, 293, 294, 445
– закавказская – *B. b. trañscaucasica* (Berg) 182, 240
Гуппи – *Libistes reticulatus* (Peters) 224, 225

Далия (рыба черная) – *Dallia pectoralis* Bean 465
Двоякодышащие – Dipnoi 265, 389, 403, 470

Елец – *Leuciscus leuciscus* (L.) 181, 194
– Данилевского – *L. danilewskii* (Kessler) 181
– зеравшанский – *L. lehmañnii* Brandt 181
– сибирский – *L. leuciscus baicalensis* (Dybowski) 181, 262
Ельцы – Leuciscus 455
Ерш донской (носарь) – *Gimnocephalus acerīñae* (Güldenstädt) 180, 196
– обыкновенный – *G. cerñua* (L.) 180, 208, 237, 261, 266, 281

Жабы-рыбы – *Obsanus* 270
Желтохвост (японская лакедра) – *Seriola quiquecardiata* (Temminch et Schlegel) 292, 296, 304
Жерех амурский плоскоголовый – *Pseudoaspius leptocephalus* (Pallas) 177, 340, 455, 457
– красногубый – *Aspius aspius taeñiatus* (Eichwald) 176, 177
– обыкновенный – *A. aspius* (L.) 176, 177, 199, 212, 281

Зеленушка-мелопс (темнополосая) – *Symphodus melops* (L.) 255
Зеленушка-пава – *Crenilabrus pavo* Risso 255
Змееголов амурский – *Ophiocephalus argus warpachowskii* Berg. 126, 136, 177, 306, 424, 454
– обыкновенный – *O. argus argus* (Cantor) 306, 424
Змееголовы – *Ophiocephalus* (*Channa*) *455*

Иглобрюх-фугу красный – *Takifugu rubripes* (Temminck et Schlegel) 304

Калуга – *Huso dauricus* (Georgi) 457
Камбаловые – Pleuronectidae 191, 217, 255, 266
Камбала-ерш *Hippoglossoides limandoides* Bloch 225, 255
Камбала каменная (Ромб большой) – *Rombus maximus* (L.) 217
– речная – *Platichthys flesus flessus* (L.) 217, 236, 255
– полярная – *Liopsetta glacialis* (Pallas) 236
– рогатая – *Pleuronichthys verticalis* (Temminck, Schlegel) 255
Камбалообразные – Pleuronectiformis 392, 393, 395
Карась золотистый – *Carassius carassius* (L.) 128, 258
– золотой – *C. auratus* (L.) 183, 185, 186, 215, 266, 269, 306
– красный морской – *Pagrus major* (Temminck, Schlegel) 304
– серебряный – *C. auratus gibelio* (Bloch) 8, 183, 258, 455
Карповые – Cyprinidae 134, 138, 176, 178, 185, 224, 226, 230, 231, 261, 262, 264–266, 278, 281, 286, 288, 396, 397, 427, 455, 462
Карпообразные – Cypriniformis 393, 396, 397
Катла – *Catla catla* (Cuvier, Valentiennes) 424
Керчак – *Myoxocephalus scorpius* (L.) 24, 135, 136, 141, 191
– баренцевоморский четырехрогий – *M. quadricornis* (L.) 236
– чукотский – *M. axillaris* (L.) 219
Кета – *Oñcorhynchus keta* (Walbaum) 179, 238, 243, 285
Кефалевые – Mugilidae 261, 265, 282, 292
Кефалеобразные – Mugilliformis 208
Кефаль – *Mugil* 164, 218
Кижуч – *Oncorhyñchus kisutch* (Walbaum) 179, 238, 242, 243, 292, 296
Колюшковые – Gasterosteidae 136, 164, 264, 266, 407, 455, 459, 464
Колюшка девятииглая – *Pungitius puñgitius* (L.) 164, 180
– трехиглая – *Gasterosteus aculeatus* (L.) 164, 180, 305
– южная – *Pungitius platygaster* (Kessler) 180
Конь-губарь – *Hemibarbus labeo* (Pallas) 182
Конь пестрый (пятнистый) – *H. maculatus* Bleker 182
Корюшковые – Osmeridae 265, 455
Корюшка обыкновенная – *Osmerus eperlanus* (L.) 136, 177
Косатковые – Bagridae 219, 261, 311
Косатка малая (Бражникова) – *Liocassius brashnicowi* Berg 181, 306
Косатка-плеть (уссурийская) – *L. ussuriensis* (Dybowski) 181, 306
Косатка-скрипун – *Pseudobagrus fulvidraco* (Richardson) 306
Костистые – Teleostei 72, 73, 74, 227, 228, 254, 255, 264, 265, 268, 273, 389, 391, 393, 398, 403, 455, 469

Костные — Osteichthyes 389
Коттокомефорины — Cottomephorinae 203, 262
Коттокомефорус — *Cottomephorus* 202
Краснопер монгольский — *Erythroculter mongolicus* (Basilewsky) 177
Красноперка — *Scardinius erythrophthalmus* (L.) 23, 181, 200, 237, 240
Ксенодермихтисы — Xenodermichthys 205
Кумжа — *Salmo trutta* (L.) 179, 238
Кутум — *Rutilus frissii kutum* Kamensky 181

Ленок — *Brachymystax lenok* (Pallas) 179
Лепомис (солнечная рыба, солнечник) — *Lepomis* 24
— зеленый (зеленый солнечник) — *L. cianellus* Rafinesque 138, 141
Леуцискус — *Leuciscus* sp. 279
Лещ — *Abramis bramae* (L.) 136, 182, 186, 196, 208, 230, 231, 239, 260, 262, 293, 313, 318, 319
— аральский — *A. bramae orientalis* Berg 182
— белый — *Parabramis pekinensis* (Basilewsky) 183
— черный — *Megalabrama terminalis* (Richardson) 182
Лещи (европейские) — *Abramis* 186, 260, 445
Лжеосман — *Schizopygopsis stoliczkai* Steindachner 181, 187
Линь — *Tinca tinca* (L.) 41, 123, 141, 181, 200, 215, 240, 277, 281, 296
Лобан — *Mugil cephalus* (L.) 128, 164, 208, 218, 261, 278, 282
Лососевые — Salmonidae 78, 92, 118, 129, 130, 199, 208, 219, 226, 237, 261, 264–266, 286–288, 292, 293, 398, 455
Лососи тихоокеанские — *Oncorhynchus* 266, 448, 457
Лосось благородный (атлантический) — *Salmo salar* (L.) 179, 199, 242
— каспийский — *S. trutta caspius* Kessler 179
— стальноголовый — *S. gairdneri* Richardson 285, 288, 289, 291
— черноморский — *S. trutta labrax* (Pallas) 179
Лучеперые — Actinopterigia 389

Макруриды — Macruoridae 315
Маринка (обыкновенная) — *Schizothorax intermedius* 24, 27, 136, 182, 187, 241, 262, 301, 425, 438
Мерланги — *Odontogadus* 128, 266
Мерланг черноморский — *O. merlangus euxius* Nordmann 459
Мерлуза тихоокеанская — *Merluccius productus* (Ayres) 295
Миксины — Myxini 254, 265, 389
Муксун — *Coregonus muksun* (Pallas) 179
Миноги — Petromyzones 254, 265, 389

Навага — *Eleginus navaga* Pallas 236, 255, 261, 262
— тихоокеанская (вахня) — *E. gracialis* (Tilesius) 261
Налим — *Lota lota* (L.) 123, 177, 184, 232, 233, 234, 255, 261, 265, 266
Нейва — *Salvelinus neiva* Taranetz 179
Нерка — *Oncorhynclus nerca* (Walbaum) 179, 238, 239, 242–244
Окунеобразные — Perciformis 208, 261, 265, 266, 281, 392–396, 420, 462
Окунь — *Perca fluviatilis* (L.) 8, 140, 176, 177, 208, 220, 221, 233, 234, 236, 237, 244, 245, 261, 282, 283, 290, 444
Окунь желтый (американский) — *P. flaveccens* (Mitchill) 183
— морской — *Sebastes paucispirinus* 286, 455
Омуль байкальский — *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) 179, 423
— обыкновенный — *C. autumnalis* (Pallas) 179
Оплегнат полосатый — *Oplegnatus fasiatus* (Temminck, Schlegel) 304
Осетр амурский — *Acipenser baeri shrenki* (Swirsky) 457
Осетровые — Acipenseridae 395, 455, 456
Остролучка — *Capoetabrama kuschakewitschi* (Kessler) 183
Остронос — *Mugil saliens* Risso 261
Ошибень обыкновенный — *Ophidion rochei* (Müller) 459

Пагель серебристый — *Pagellus acarne* (Risso) 23, 191, 230, 304
Палтус — *Hyppoglossoides platessoides limandoides* (Bloch) 20, 21, 130, 277
Пелядь — *Coregonus peled* (Gmelin) 179
Пескари — *Gobio* 125
Пескарь — *Gobio gobio* (L.) 123, 182, 247, 248, 269, 445
— амурский белоперый — *G. albipinnatus tenuicorpus* Mory 182
— амурский обыкновенный — *G. gobio cynocephalus* (Dybowski) 13, 125, 182
— белоперый — *G. abbipinnatus* Lukasch 182
— колючий длинноxвостый — *Saurogobio dabryi* Bleeker 182
— куринский — *Gobio persa* Günter 182
Пескарь-лень — *Sarcochilichtbys sinensis lacustris* (Dybocósky) 182
Пескарь маркакульский — *Gobio gobio acutipinnautus* Menschikov 182
— северокавказский длинноусый — *G. ciscaucasicus* Berg 182
— среднеазиатский — *G. gobio lepidolaemus* Kessler 182
Пикша — *Melanogrammus aeglefinus* (L.) 266
Пластинчатожаберные — Elasmobranchia 254, 264, 265
Плотва обыкновенная — *Rutilus rutilus* (L.) 138, 140, 181, 185, 186, 200, 201, 208, 215, 218, 222–225, 230–232, 235–237, 242, 245, 249, 294, 313, 318, 319
— сибирская — *R. r. lacustris* (Pallas) 181
Подкаменщики — Cottidae 141, 202, 203, 262, 266
Подкаменщики — *Cottus* 455
Подуст — *Chondrostoma nasus* 181, 196, 261
— волжский — *Ch. nasus variabile* Jakowlew 181
— кубанский — *Ch. colchicum kubanicum* Berg 181
— куринский — *Ch. cyri* Kessler 181
— терский — *Ch. oxyrhynchum* Kessler 181
Помалобус — *Alosa pseudoharengus* 230
Помацентровые — Pomacentridae 292
Прокотусы — *Procottus* 203
Путассу северная — *Micromesistius poutassou* Risso 266, 286
— южная *M. australis* Nordmann 230, 285, 295
Пыжьян — *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) 179

Рептилии — Reptilia 254, 403, 470
Рипус (корюшка) ладожский — *Osmerus eperlanus eperlanus* natio *ladogensis* Berg 177
Ротан-головешка — *Percottus glehni* Dybowski 180, 266, 457
Рыбец — *Vimba vimba* natio *carinata* (Pallas) 182
— каспийский — *V. vimba persa* (Pallas) 182, 240
Рыбцы — *Vimba* 260
Ряпушка европейская — *Coregonus albula* L. 177, 208, 261
— сибирская — *C. sardinella* (Valenciennes) 177

Сабля-рыба — *Trichiurus japonicus* (Temminck, Schlegel) 193, 206
Сабля-рыба угольная — *Aphanopus* 193, 206
Сазан, карп — *Cyprinus carpio* (L.) 123, 183, 185, 212, 239, 249, 258, 266, 269, 275, 276, 284, 288, 289, 292, 296, 301
Сазан амурский — *C. carpio haematopterus* Temminck, Schlegel 183, 258, 306, 424
Сайда — *Pollachius virens* (L.) 91, 224, 236, 245, 261
Сайка — *Boreogadus saida* (Lepechin) 261
Сардина средиземноморская — *Clupea pilachardus sardina* (Riso) 255
Сельдевые — Clupeidae 219, 255, 261, 392, 394, 459
Сельдеобразные — Clupeiformis 392, 394
Сельдь атлантическая — *Clupea harengus* (L.) 230, 261, 278
— беломорская — *C. harengus pallasi maris-alba* Berg 236, 255, 261
— тихоокеанская — *C. harengus pallasi* Valenciennes 255, 261, 262
Серушка — *Rutilus rutilus fluviatilis* (Jakocolew) 181
Сиг амурский — *Caregonus ussuriensis* Berg 179
— восточносибирский — *C. lavaretus pidschian* natio *brachymystax* Smitt 179
— зобатый — *C. l. wedegreni* Malmgrem 179
— енисейский речной — *C. l. pidschian* natio *fluviatilis* Issatschenko 179
ладожский — *C. l.* natio *ladogae* Pravdin 179
Сиг-лудога — *C. l. ludoga* Poljakov 179
Сиг проходной — *C. l. lavaretus* (L.) 179, 208
— свирский — *C. l.* natio *swirensis* Pravdin 179
— сибирский — *C. l. pidschian* (Gmelin) 179
— фера — *C. (lavaretus) fera* Jurine 7
— шуйский — *C. l. lavaretoides* natio *schuensis* 179
Сиги — *Coregonus* 11, 208, 265
Сиговые — Coregonidae 275, 278, 279
Сима — *Oncorhynchus masu* (Brevoort) 179, 238, 242, 243
Сингиль — *Mugil auratus* Risso 164, 208, 218, 261, 459
Синец — *Abramis ballerus* (L.) 176, 178, 260
Скумбрия восточная — *Scomber japonicus japonicus* (Houttuyn) 93, 193
Снек — *Thyrsites atum* (Euphrasen) 130
Собачковые — Blenniidae 255
Собачка морская-шан — *Blennius pholis* L. 255
Сомы — *Silurus, Parasilurus* 467
Сомовые — *Siluridae* 261, 264, 398, 455, 466
Сом амурский — *Parasilurus asotus* L. 177, 261
— европейский — *Silurus glanis* L. 177, 199, 262
— Солдатова — *S. soldatovi* G. Nikolsky et Soin 177
Сомик канальный — *Ictalurus punctatus* Rafinesque 24, 130, 138, 282, 296
— туркестанский — *Glyptosternum reticulatum* Mac Clelland 180, 425, 467
Судак — *Stizostedion lucioperca* (L.) 8, 23, 177, 215, 239, 244, 261, 266, 282, 300
— японский морской — *Lateolabrax japonicus* (Kuvier) 304, 305
Сырть — *Vimba vimba* (L.) 182, 199, 260, 262

Тарань — *Rutilus rutilis heckeli* (Nordmann) 181
Толстолоб белый — *Hypophtalmichthis molitrise* Valenciennes 178, 262
— пестрый — *Aristichthys nobilis* Rich 178, 262
Толстолобики — *Hypophthalmichthys*, 124
Треска — *Gadus morhua morhua* (L.) 261, 285
Тресковые — Gadidae 163, 164, 218, 255, 261, 265, 266, 455, 465
Трескообразные — Gadiformis 392, 395
Тритон — *Molge oristata* 255
Троегуб — *Opsariichthys uncirostris amurensis* Berg 177
Тугун — *Coregonus tugun* (Pallex) 179
Тунец — *Auxis thazard* (Lacépéde) 221

Угай — *Lenciscus brandti* (Dyb.) 164, 218, 237
Угорь речной австралийский — *Anguilla australis australis* Richardson 314
— речной (европейский) — *A. anguilla* (L.) 180, 199, 237, 264, 304, 400, 407, 425
— — новозеландский длинноплавниковый — *A. dieffenbachii* Gray 314
— электрический — *Electrophorus electricus* (L.) 288
— японский — *Anguilla japonica* Temminck, Schlegel 180
Уклея закавказская — *Alburnus charusini hohenackeri* Kessler 178, 240
— куринская — *A. filippi* Kessler 178
— обыкновенная — *A. alburnus* (L.) 176, 178, 190, 208, 232, 237, 240, 249, 300, 318, 319, 445, 459
— северокавказская — *A. charusini* Herzenstein 176, 178
Усачи — *Barbus* 241, 262, 265, 280, 281
Усач аральский — *B. brachycephalus* Kessler 182, 214
— булат-маи (чанари) — *B. capito* (Güldenstädt) 182, 239
— днепровский — *B. barbus borysthenicus* Dybowski 182, 196, 280, 441
— каспийский — *B. brachycephalus caspius* Berg 182

Усач крымский — *B. tauricus* Kessler 182, 424, 433, 435
— кубанский — *B. tauricus kubanicus* Berg 182, 435
— куринский (мурза) — *B. lacerta cyri* Filippi 182
— обыкновенный — *B. barbus* (L.) 9, 23, 43, 108, 182, 196, 261, 280, 301, 441, 466
— терский — *B. ciscaucasicus* Kessler 182
— туркестанский — *B. capito conocephalus* Kessler 182, 239, 241

Форель амударьинская — *Salmo trutta oxinnus* Kessler 179, 422
— озерная — *S. t. morpha lacustris* (L.) 132, 179
— радужная — *S. gairdneri irideus* Gibbonis 123, 124, 125, 134, 164, 179, 211, 224, 285, 287–289, 291, 292, 296
— ручьевая — *S. trutta morpha fario* (L.) 179, 208, 422, 433
— севанская — *S. ischchan* Kessler 91, 261, 422, 456
— эйзенамская — *S. trutta ezenami* Berg 179, 422
Фундулус обыкновенный — *Fundulus heteroclitus* L. 246, 255, 275, 277
— поперечно-полосатый — *F. diaphanus* (Lesueur) 255
— семинольский — *F. seminolus* Girard 278

Хариусы — Thymallidae 264, 265, 266, 398, 455
Хариус амурский — *Thymallus arcticus grubii* (Dybowski) 132, 180
— байкальский черный — *Th. arcticus baicalensis* Dybowski 179
— восточносибирский — *Th. arcticus pallasi* Valenciennes 179
— камчатский — *Th. arcticus grubei* natio *mertensi* Valenciennes 180, 238, 463
— косогольский — *Th. nigrescens* Dorogostaisky 180
— обыкновенный — *Th. thymalius* (L.) 179, 238, 288
— сибирский — *Th. arcticus* (Pallas) 179
Хиломикт — *Chilomycterus spinosus* (L.) 255
Храмуля араксинская (севанская) — *Varicorhinus capöeta sevangi* Filippi 182
— ленкоранская — *V. c. gracilis* (Keyserling) 182, 240, 241
— обыкновенная — *V. capöeta* (Güldenstädt) 182, 203, 204, 239–241, 250, 251, 261, 466
— самаркандская — *V. c. heratensis* natio *steindachneri* (Kessler) 182, 241, 251
Хрящевые — Chondrichthyes 254, 264, 265, 389, 390, 403

Чавыча — *Oncorhynchus tschawytscha* (Walbaum) 179
Чебак (язь амурский) — *Leuciscus waleckii* (Dybowski) 180
Чебачок амурский — *Pseudorasbora parva* (Schlegel) 182, 456
Чернобровка — *Acanthalburnus microlepis* (Filippi) 182
Чехонь — *Pelecus cultratus* (L.) 176, 178, 262, 296
Чешуйчатник американский — *Lepidosiren paradoxa* Fetzinger 183, 184, 255, 447
Чир — *Coregonus nasus* (Pallas) 179
Чоп — *Aspro zingel* (L.) 180
Чукучан — *Catostomus catostomus rostratus* Tilesius 421, 447
Чукучановые — Catostomus 421

Шемая аральская — *Chalcalbunus chalcoides aralensis* (Berg) 301
Шемая обыкновенная — *Ch. chalcoides chalcoides* (Güldenstädt) 182
Широколобка большеголовая — *Batrachocottus baicalensis* (Dybowski) 180, 262
— горбатая — *Asprocottus megalops* (Gratzinov) 180, 203, 262
— длиннокрылая — *Cottocomephorus inermis* (Jakowski) 177
— желтокрылая — *C. grewinghi* (Dybowski) 177, 202, 262
— жирная — *Batrachocottus nikolskii* (Berg) 180, 280
— каменная — *Paracottus kneri* Dybowski 180
— короткоголовая — *Cottinella boulengeri* (Berg) 180
— красная — *Paracottus jeitteli* (Dybowski) 180
— крапчатая — *Abyssocottus goldewskii* (Dybowski) 180
— островная — *Paracottus insularis* Taliev 180
— пестрокрылая — *Batrachocottus multiradigtus* Berg 180
— песчаная — *Paracottus kessleri* Dybowski 180, 262
— плоская — *Abyssocottus bergianus* (Taliev) 180
— рыхлая — *Cottinella werestschagini* Taliev 180
— шершавая Герценштейна — *Asprocottus herzensteini* Berg (Berg) 180, 203
— узкая — *A. pallidus* Taliev 180
— ушканская — *Batrachocottus uschkani* Taliev 180
Широколобки байкальские — Cottocomephoridae 141, 202, 280, 281
— глубинные — *Abyssocottus* 203

Шиповка закавказская — *Cobitis caucasica* Berg 181, 240
— обыкновенная — *C. taenia* (L.) 181, 261
Щука американская (красноперая) — *Esox americanus* Gmelin 183
— амурская — *E. reicherti* Dybowski 177, 420, 455
— маскинонг — *E. masquinongy* Michill 183
— морская — *Molva molva* (L.) 274
— обыкновенная — *E. lucius* (L.) 8, 23, 24, 26, 27, 29, 33, 86, 127, 128, 131, 132, 136, 138, 141, 185, 186, 209, 214, 215, 222–225, 234, 236, 237, 240, 249, 265, 266, 271, 274, 275, 281, 283, 290, 300, 420, 447, 455, 462
— черная (полосатая) — *E. niger* Sesner 183, 285
Щуки — *Esox* 240, 266, 420
— панцирные — Lepidosteidae 392, 395
Щуковые — Esocidae 89, 124, 240, 396, 398, 420

Элеотрисовые — Eleotridae 455

Юнкер морской — *Coris julus* (L.) 269

Язь обыкновенный — *Leuciscus idus* (L.) 180, 215, 230–232, 237, 249, 266, 279
— туркестанский — *L. i. oxianus* (Kessler) 180

Некоторые виды миксоспоридий (род *Fabespora*) помимо рыб могут паразитировать на трематодах, которые в свою очередь также являются паразитами рыб. Например, трематода *Crassicutis archosargi*, живущая на рыбе *Archisagrus probatocephalus*, и трематода *Allopodocotyle chrisophri* — на рыбе *Sparus aurata*, являются хозяевами миксоспоридий (с. 272, 273).

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ МИКСОСПОРИДИЙ И РЯДА ДРУГИХ ПАРАЗИТОВ РЫБ

Actinomyxidia 379, 386
Agarella 44, 46, 48, 50, 73, 109, 158, 172, 184, 212, 213, 255, 359, 369, 372, 379, 398, 400, 404
A. gracilis 85, 184, 255, 389
Alatospora 48, 191, 212, 213, 304, 317, 357, 358, 361, 374, 399
A. lipidum 55
A. salmonis 459
Auerbachia 17, 44, 47, 48, 57, 59, 72, 95, 134, 137, 207, 210, 212, 213, 357, 360, 361, 370, 400, 402, 403
A. anomala 395
Azygia lucii 233, 234, 244

Bipolarina 50, 51, 53, 56, 57, 213, 357, 359, 362, 363, 365, 366, 370, 371, 373, 375, 389, 391, 395–400
Bipteria 47, 48, 59, 212, 213, 357, 362, 370
B. admiranda 54
Bivalvulidae 20, 43, 46, 47, 59, 148, 212, 213, 227–229, 363, 366, 379, 392, 397, 400, 402, 403

Camallanus 233
Caudomyxum 46, 48, 50, 109, 163, 172, 212, 213, 357, 358, 363, 375, 379, 397, 399
C. caudatum 255
C. nanum 196, 255, 416
Ceratomyxa 15, 43, 44, 46, 47, 50, 53, 86, 92, 97, 137, 138, 161, 163, 167, 172, 190, 191, 206, 212, 213, 216, 219, 251, 252, 264, 270, 288, 289, 298, 304, 305, 316, 317, 357, 358, 360, 362, 363, 366, 373–375, 380, 389, 392, 398, 400, 401, 403
C. appendicula 15, 16, 28
C. arcuata 459
C. blennius 35, 83, 92
C. caspia 217, 219, 459, 462
C. coris 91, 92, 138, 139, 269, 270
C. drepanopsetta 16, 83, 89, 92
C. globulifera 459
C. hama 303
C. herauardi 83, 90, 92
C. hongzensis 219, 398
C. inaequalis 459
C. lobata 374
C. longispina 35, 43, 53, 92, 98, 135, 236
C. lunata 50, 53, 56, 57, 373
C. maxima 206, 207, 209, 252
C. meglitschi 193, 195
C. menae 83, 92
C. merlangi 17, 18, 459
C. nepallida 303
Ceratomyxa orientalis 236
C. pacifica 193, 206, 252
C. parva 459
C. pecularis 459
C. polymorpha 303
C. ramosa 15, 16, 138, 139
C. reticulatis 459
C. shasta 92, 125, 126, 138, 163, 219, 288, 289, 291, 367, 377, 398, 399
C. schulmani 42, 205, 206, 221, 252
C. teniuspora 42, 193, 206, 252
C. truncata 302, 303
Ceratomyxidae 71, 373, 374, 376
Chloromyxidae 317
Chloromyxum 17, 43, 44, 48, 50, 73, 95, 97, 109, 158, 161–163, 168, 172, 173, 186, 212, 213, 264, 317, 357, 358, 360, 362, 363, 365, 375, 379, 389, 392, 396, 397, 399
Ch. barbi 196, 265, 416, 441, 465
Ch. baueri 188, 418
Ch. bychowskii 452
Ch. carassii 258, 420, 448, 453
Ch. colchicum 414, 433
Ch. coregoni 265, 275, 416, 453
Ch. cristatum 21, 25, 132, 249, 410
Ch. cyprini 137, 453
Ch. donecae 416, 466
Ch. dubium 15, 233, 249, 265, 416
Ch. dzhalilovi 239, 418
Ch. erythroculteri 453
Ch. esocinum 137, 234, 240, 249, 265, 410
Ch. fluviatile 128, 187, 188, 220, 222–226, 230–232, 234, 236, 248, 249, 265, 410
Ch. gileculense 188, 416
Ch. kabanovae 187, 198, 414
Ch. koi 137, 258, 453, 456
Ch. kovaljovae 420
Ch. legeri 15, 16, 187, 189, 235, 240, 248, 412, 437, 445
Ch. leiosporum 453
Ch. leydigi 15, 30, 44, 46, 52, 90, 94, 132, 459
Ch. misgurni 196, 412
Ch. mitenevi 249
Ch. montschadskii 453
Ch. mucronatum 44, 196, 233, 249, 266, 416, 453
Ch. nanum 42, 453
Ch. orientalis 186, 238, 243, 453
Ch. ovatum 459
Ch. parasiluri 454
Ch. partistriatus 459
Ch. pholidapi 44
Ch. psetti 459
Ch. pseudomucronatum 416

Chloromyxum rostowstschikovi 188, 418, 438
Ch. spanovskajae 453
Ch. thymalli 265, 414
Ch. trijugum 17, 24, 27, 134, 274, 360, 375
Ch. truttae 21, 132, 275, 277, 288, 296, 414
Ch. tuberculatum 416, 423, 448
Ch. varicorhini 188, 241, 416, 437
Ch. wardi 186, 238, 239, 416, 423, 448
Cnidaria 386
Cnidospora 14, 122, 167, 384, 386, 468
Coccomyxa 44, 46–48, 50, 117, 212, 213, 215, 357, 361, 370, 371, 399, 402
C. claviforme 255
C. morovi 56, 255
C. oviforme 255

Dactylogyrus 258, 364
D. goktschaicus 435
D. petenyi 435
Davisia 44, 46–48, 50, 57, 59, 191, 212, 213, 357, 362, 370, 371, 395, 399
Dicauda 48, 212, 213, 359
Diciemydae 386

Eimeria cyprini 269, 271
E. metschnikowi 269, 271
Eurysporina 50, 51, 53, 56, 57, 109, 161, 212, 213, 357–359, 362, 363, 365, 366, 371, 374, 375, 395–402

Fabespora 48, 59, 79, 159, 212, 213, 316, 317, 357, 358, 361 374, 389, 399
F. nana 458, 462
F. vermicola 59, 65, 66, 69, 272
Fabesporidae 51, 70

Globospora 48, 358
Gyrodactylus cernue 237

Haplozoon 384
Henneguya 43, 44, 46, 48, 130, 135, 146, 158, 167, 172, 173, 184, 185, 212, 213, 226, 282, 283, 298, 309, 313, 317, 319, 359, 366, 372, 380, 397, 400
H. acerinae 412
H. acuta 183
H. adiposa 21, 132, 283, 284
H. alexeevi 454
H. brachiura 285
H. carassii 185
H. cerebralis 448
H. chaibulajevi 218, 459
H. creplini 20, 167, 187, 196, 215, 220, 221, 233, 244, 245, 247, 290, 299, 410
H. cutanea 185, 197, 209, 296, 300, 412
H. cutanea f. longicauda 197
H. cutanea f. nanum 209, 299, 300
H. dogieli 456
H. donecae 185, 258, 454, 456
H. doori 183
H. elongata 185
Henneguya esocis 183, 285
H. excilis 23, 125, 132, 144, 283, 284, 293, 296
H. gigantea 20, 43, 412
H. heteromorpha 298
H. lobosa 23, 24, 132, 136, 167, 186, 197, 209, 240, 300, 410, 433, 453
H. lobosa f. major 209, 300
H. magna 300
H. markevitschi 418
H. miyarii 185
H. nigris 183
H. ophiocephali 454
H. otolithi 83, 142, 286
H. oviperda 21, 24–26, 29, 36, 40, 59, 63, 71, 132, 141, 240, 410
H. oviperda f. alburni 209, 300
H. oviperda var. minor 300
H. pinnae 21
H. plasmodia 130, 138
H. psorospermica 21, 34, 74, 122, 167, 185, 186, 209, 214, 234, 237, 240, 282, 283, 292, 300, 301, 410
H. psorospermica var. minor 209, 300
H. pungitii 264, 420, 464
H. salminicola 164
H. schizura 17, 281, 410, 433
H. schulmani 404
H. sebasta 286
H. spatulata 185
H. visceralis 288
H. vovki 454
H. waltairensis 290
H. zikaweiensis 185, 258, 454
H. zschokkei 164, 226, 238, 243, 262, 278, 416, 440 448
Hexacapsula 43, 50, 51, 56, 142, 213, 305, 316, 317, 401
Hexacapsulidae 401
Hoferellus 46, 48, 123, 173, 212, 213, 359, 364, 366, 372, 397, 400
H. carassii 126, 266, 453
H. conifer 414, 433
H. cyprini 92, 123, 124, 126, 197, 266, 275, 276, 288, 296, 412
H. schulmani 52, 357, 371, 410

Ichthyopthririus multifiliis 125
Isoparorchis pseudobagri 467

Kudoa 43, 48, 50, 51, 56, 79, 118, 130, 142, 191, 193, 213, 226, 278, 294, 316, 317, 375, 376, 401, 402
K. alliaria 118, 192, 230, 278, 290, 295, 369
K. anamiensis 292, 296
K. branchialis 192
K. branchiata 192, 366
K. caudata 55, 193, 376
K. cerebralis 192, 366
K. clupeidae 192, 230, 369, 401
K. cruciformis 369
K. crumena 192
K. eleotrizi 192, 366
K. funduli 192, 401
K. histolitica 19, 118, 130, 142, 192, 193, 221, 369
K. insolita 192, 193

Kudoa kabatai 192, 369
K. labulata 369
K. lunata 192
K. musculiquefasciens 118, 130, 142
K. nova 21, 118, 192, 217, 278, 290, 304, 369, 401, 402, 459
K. paniformis 295
K. quadratum 17, 21, 24, 25, 28, 30, 100, 130, 132, 135, 136, 140, 141, 192, 193, 278, 369
K. rosenbuschi 192, 193, 278, 290, 369
K. stellula 459
K. tetraspora 366
K. thyrsitis 19, 118, 130, 192, 221, 295, 369, 401
Kudoidae 401

Leischmania 271
L. esocis 271, 272
Lepthoteca 15, 44, 46, 47, 50, 53, 86, 97, 137, 138, 161, 163, 167, 172, 212, 213, 251, 298, 304, 305, 316, 357, 358, 360, 362, 363, 366, 373–375, 381, 389, 392, 399, 401
L. agilis 16, 459
L. hepseti 459
L. informis 132, 274, 459
L. krogiusi 238, 239, 244, 416, 423, 448
L. macrospora 89
L. ohlmacheri 85, 90–92, 110
L. ovale 193, 316, 317, 374
L. subsphaerica 420

Meglitschia 47, 72, 95, 212, 213, 357, 360, 361, 370, 400, 402, 403
Metazoa 382, 386
Mezozoa 386
Microspora 167
Microsporidia 386
Multivalvulida 17, 19, 43, 44, 46, 48, 51, 56, 59, 70, 73, 109, 110, 118, 130, 140, 142, 158, 159, 161, 165, 212, 213, 229, 251, 278, 304, 316, 357, 360, 365, 366, 369, 375, 376, 379, 380, 388, 392, 401–403
Myxidiidae 370
Myxidium 9, 15, 17, 44, 46, 47, 50, 51, 53, 56, 57, 73, 79, 95, 97, 134, 158, 162, 163, 172, 173, 175, 184, 190, 205, 207, 210, 212, 213, 230, 274, 298, 305, 316, 357, 360, 363, 365, 370, 371, 389, 391, 396, 397, 399
M. acinum 298, 314
M. anguillae 298
M. arcticum 420, 447
M. barbatulae 175, 185, 414
M. benthophili 217, 458, 462
M. bergense 90, 91, 138, 157, 224, 236
M. cohleatum 459
M. coryphaenoidium 315
M. ctenopharyngodonis 453
M. cuneiforme 46, 258, 452
M. folium 219, 226, 246, 247, 275
M. gadi 83, 89, 236, 459
M. gasterostei 17, 21, 25, 30, 37, 83, 86, 105, 132, 134, 136, 264, 275, 360, 420, 464
M. giardi 59, 63, 66, 67, 237, 264, 298, 314, 363, 364, 400, 425
M. giganteum 46, 52, 53
Myxidium gigantissimus 42, 205, 221, 252
M. gracilis 416, 423, 448, 463
M. illinoisense 298
M. incurvatum 51, 136, 262, 265, 459
M. kagayamai 46, 453
M. kudoi 25, 30, 134
M. laticurvum 77
M. lieberkuehni 10, 15, 16, 21, 24, 25, 28, 30, 31, 33, 35–37, 40, 76, 83, 85, 86, 88, 94, 97, 101, 116, 128, 130–133, 136–138, 141, 164, 172, 183, 196, 215, 222, 225, 234, 240, 249, 261, 266, 271, 274, 290, 361, 362, 410, 447, 453
M. macrocapsulare 15, 18, 175, 187, 233, 234, 236, 237, 240, 275, 410, 437, 447, 453
M. melanostomi 458, 462
M. monstruosum 46, 53, 452
M. noblei 175, 416, 423, 448
M. obscurum 175, 238, 239, 244, 416, 423, 448
M. omuli 175, 416, 423, 449
M. orientalis 453
M. oviforme 46, 137, 293, 422
M. parvum 459
M. perniciosum 17, 18, 85, 88, 134, 202, 262, 360, 416, 423, 449
M. pfeifferi 172, 188, 196, 265, 410
M. pseudomacrocapsulare 420
M. pulchrum 459
M. rhodei 94, 140, 141, 172, 187, 188, 196, 215, 232, 245, 277, 290, 313, 314, 410, 453, 456
M. rostowstschikovi 175, 187, 262, 418, 438
M. salmonis 175, 238, 243, 416, 422, 444
M. salvelini 175, 416, 423, 448
M. schulmani 414
M. scorpii 137
M. serum 298
M. sphaericum 459
M. theragrae 137
M. triangulum 46, 51, 53, 452
M. truttae 175, 414, 453
M. tzudae 137
M. ventricosum 175, 414, 453, 463
M. zealandicum 298, 314
Myxobilatidae 79, 144, 362, 375, 399
Myxobilatus 46, 48, 172, 173, 184, 185, 203, 212, 213, 357, 358, 363, 375, 399
M. baicalensis 202, 203, 416, 423, 449
M. convexum 399
M. fragilicaudus 420
M. gasterostei 164, 187, 195, 218, 264, 420, 459, 464
M. gobii 414
M. legeri 138, 185, 197, 209, 230, 231, 234, 261, 414, 445
M. medius 164, 218, 264, 420, 459, 464
M. minutus 399
M. paragasterostei 202, 262, 416, 423, 449
M. platessae 164, 217, 236, 399, 459
M. pseudorasborae 453
M. schulmani 264, 420, 464
M. sinipercae 453
M. varicorhini 189, 241, 416, 437
Myxobolidae 79, 144, 146, 174, 178, 209, 364, 372, 398
Myxobolus 43, 44, 48, 50, 56, 130, 135, 146, 159, 173, 174, 184, 185, 190, 212, 213, 219, 226, 230, 232, 233, 288, 298, 317, 359, 366, 380, 400

Myxobolus achmerovi 174, 218, 454
M. aeglephini 44, 163, 164, 211, 217, 218, 285
M. albovae 145, 174, 195, 410
M. alburni 412
M. aliens 175, 237, 410, 447, 463
M. alijevi 218, 459
M. amurensis 174, 418, 446, 454, 457
M. anisocapsularis 174, 373, 454
M. arcticus 17, 126, 174, 288, 416
M. artus 44, 175, 258, 454, 456
M. asymmetricus 404
M. azerbaidzhanicus 189, 418, 437
M. balleri 259
M. baueri 174, 414, 433
M. beatus 448
M. bengalensis 62
M. bilineatum 219, 226, 246
M. bliccae 189, 240, 412, 437
M. bramae 153, 155, 159, 168, 174, 186, 189, 190, 197, 208, 215, 231, 232, 240, 241, 249, 302, 319, 410, 437, 438, 453, 456
M. brevicauda 175
M. carassii 12, 20, 77, 174, 208, 410, 433, 453, 456
M. catlae 46, 51, 62
M. catostomi 414, 421, 447
M. caudatus 418
M. cheisini 140, 175, 452
M. cheni 175, 218, 452
M. chondrostomi 174, 196, 412
M. cordis 48, 54, 175, 196, 286, 300, 301, 418, 424, 441, 447
M. crassus 174, 414, 433
M. cristatus 175, 188, 418, 437, 451
M. cybinae 246, 414
M. cycloides 67, 412
M. cyprini 20, 42, 174, 197, 269, 288, 296, 412, 443, 445, 452, 453, 456
M. cyprinicola 175, 412, 443, 445, 453
M. dentidium 183, 285
M. dicapsularis 403
M. dispar 23, 174, 186, 197, 215, 249, 251, 261, 296, 300, 311, 314, 319, 410, 433, 438, 452, 453, 456
M. disparoides 24, 26, 27, 105, 132, 136, 140, 175, 188, 239, 418, 438
M. divergens 404
M. diversicapsularis 174, 195, 410
M. dogieli 44, 174, 286, 288, 412, 452, 453, 456
M. donecae 174, 410
M. drjagini 174, 264, 454
M. elegans 168, 174, 232, 243, 410
M. ellipsoides 41, 46, 141, 147, 154, 159, 174, 190, 197, 198, 208, 211, 215, 232, 261, 298, 300, 302, 410, 453, 456
M. ellipticus 404
M. evdokimovae 420
M. exiguus 35, 41, 85, 86, 153, 155, 164, 167, 175, 186, 197, 218, 233, 234, 261, 282, 292, 313, 412, 445, 459
M. exsulatus 414, 421, 447
M. folius 175, 454, 457
M. gigas 20, 22, 140, 174, 196, 412, 433
M. gigi 164, 175, 226, 261, 302, 306, 308, 309, 311, 317, 454
M. gobiorum 247, 248, 414
M. grandiintercapsularis 174, 452
M. guyenoti 414
Myxobolus hemibarbi 20, 22, 174, 454
M. humulis 404
M. impressus 418, 433, 435
M. improvisus 168, 175, 189, 410
M. infundibulatus 174, 414
M. intimus 175, 410
M. irinae 50, 56, 239, 372, 418
M. isakovi 174, 420
M. karelicus 175, 412
M. kawabatae 59–61, 164, 174, 184, 226, 302, 306–311, 313, 317, 454
M. koi 46, 174, 184, 258, 453, 456
M. kovali 175, 188, 418
M. krokhini 174, 416, 423, 448
M. kubanicus 46, 174, 298, 303, 412, 438, 452, 453, 456
M. kuleminae 412
M. lanfyongi 404
M. latus 44, 175, 264, 454
M. lintoni 164, 219
M. lobatus 175, 188, 196, 261, 418, 424, 466
M. lomi 48, 54, 175, 414
M. longicordis 175
M. lotae 174, 184, 233, 416, 422, 464
M. lussi 174, 454
M. macrocapsularis 23, 164, 167, 175, 186, 373, 412, 445, 453
M. magnus 17, 59, 62, 72, 75–77, 149–151, 174, 196, 281, 412
M. marginatus 414
M. marinus 218, 237
M. minutus 175, 195, 412
M. miyarii 175, 454
M. mriglae 285
M. muelleri 67, 145, 153, 155, 168, 174, 184–186, 189, 190, 208, 211, 215, 218, 233, 239–241, 261, 288, 292, 298, 300, 302, 313, 319, 410, 422, 437, 438, 447, 451, 453, 463
M. muelleriformis 410, 447
M. multiformis 452
M. musajevi 189, 240, 241, 418, 437, 466
M. musculi 22, 42, 136, 168, 175, 184, 188, 189, 208, 214, 231, 232, 237, 240, 241, 245, 249, 251, 278, 319, 410, 437, 448, 451–453, 456, 463
M. musseliusae 420
M. najdenowae 218, 459
M. narzikulovi 418
M. nemachili 85, 92, 142, 175, 414
M. nemeczeki 48, 54, 175, 189, 298, 309, 410
M. neurobius 17, 175, 238, 239, 288, 289, 414
M. niei 175, 452
M. obesus 152, 153, 155, 167, 175, 185, 220, 242, 243, 313, 314, 410, 443
M. obpyriformis 44, 174, 188, 240, 418, 438
M. orbiculatus 22
M. oreoleucisci 448
M. orientalis 174, 258, 452
M. oviformis 174, 185, 186, 215, 232, 269, 410, 452, 453, 456
M. parvus 175, 218, 459
M. pavlovskii 44, 126, 175, 264, 418, 446, 454, 457
M. percae 183
M. permagnus 153, 155, 168, 174, 233, 410
M. petruschewskii 79, 174, 219
M. pfeifferi 23, 41, 43, 83, 89, 97, 142, 163, 174, 185, 186, 188, 189, 196, 281, 288, 418, 437, 441

Myxobolus phillоides 175, 264, 454
M. physophylus 23
M. poljanskii 174, 452
M. problematicus 175, 452
M. pseudocordis 175
M. pseudodispar 97, 128, 167, 175, 184, 197, 222–225, 232, 236, 245, 249, 293, 294, 311, 313, 314, 410
M. pseudorasborae 174, 412, 445, 452, 453
M. rachmani 174, 189, 240, 241, 418, 437, 466
M. ranae 135, 140
M. rotundatus 44, 167, 175, 258
M. rotundus 44, 159, 168, 175, 189, 195, 218, 412, 433, 452, 453
M. rutili 412
M. saidovi 218, 459
M. salmonis 416, 422, 433, 436, 437, 466
M. samgoricus 418
M. sandrae 23, 175, 197, 215, 244, 282, 412
M. scardinii 259
M. schizopigopsis 418, 451
M. schulmani 174, 189, 412
M. semeniformis 404
M. solidus 56, 174, 454, 456
Myxobolus sp. Donetz 174
M. spatulatus 48, 54, 175
M. sphaerocapsularis 174, 452
M. sprostoni 175, 454
M. squamae 174, 284, 285, 412, 445, 453, 456
M. squamosus 284, 285
M. stepanovi 420
M. strelkovi 414
M. subepithelialis 412
M. suturalis 175, 188, 418, 438
M. tadzhikistanicus 240, 418
M. talievi 44, 132, 141, 174, 202, 280, 281, 416, 423, 449
M. tauricus 418, 424, 433, 435
M. thelohanellus 50, 56, 168, 174, 372, 414
M. thymalli 175, 414
M. toyamai 20, 23, 46, 174, 373, 453, 456
M. transovalis 44
M. tunicatus 48
M. unicapsulatus 50, 56, 372
M. uniporus 164, 175, 226, 302, 306, 308, 311–313, 454
M. uyeni 404
M. variabilis 298, 302
M. varicorhini 240, 418
M. volgensis 23
M. wasjugani 412, 420, 445
M. yini 175, 452
Myxoproteidae 43, 51, 71, 116, 362, 370, 371
Myxoproteus 44, 46, 47, 53, 57, 59, 167, 172, 191, 212, 213, 357, 362, 370, 371, 399
M. ambiguus 48, 54
M. caudatus 15, 16, 46, 54, 137
Myxosoma 44, 48, 146, 159, 173, 175, 185, 190, 212, 213, 226, 230, 298, 317, 359, 360, 372, 398, 400
M. acuta 175, 243, 258, 412, 452, 453, 456
M. anurum 128, 168, 186, 215, 222, 223, 232, 234, 236, 237, 240, 249, 410, 433, 447, 453
M. asymmetrica 459
M. branchialis 44, 164, 175, 185, 188, 189, 218, 261, 300, 416, 424, 433, 437, 459, 465
Myxosoma cartilaginis 44, 130, 135, 138
M. cerebralis 17, 20, 44, 59, 64, 90, 92, 118, 124, 125, 127–130, 135, 138, 164, 211, 220, 224, 226, 242, 263, 286, 288, 291, 292, 296, 297, 383, 414
M. chuatsi 44, 453
M. circulus 175, 189, 218, 412, 433, 437, 448, 453
M. cutanea 183
M. dermatobia 44, 140, 175, 285, 416, 423, 448, 453
M. dujardini 215, 232, 237, 281, 410
M. encephalina 17, 288, 289
M. ergensi 175, 412
M. funduli 21, 219, 226, 246, 247, 255
M. lairdi 168
M. lomi 412
M. muelleri 183
M. multiplicata 175, 412
M. neurofila 183
M. ovalis 20, 21, 85, 138
M. percotti 454
M. phoxinacea 175, 414
M. sachalinensis 453, 456
M. scleroperca 183
M. sphaerica 44, 175, 258, 453
M. splendida 175, 414, 445
M. subthecalis 42, 90, 140, 219, 226, 246, 247, 255, 277
M. tisae 175, 420
M. undulata 175, 414
Myxosomatidae 372, 398, 400
Myxosporea 3, 122, 254, 263, 372, 398, 468
Myxosporidia 48, 51, 377, 386, 389
Myxozoa 468

Nemacheilus barbatulus 300
Neobipteria 47, 48, 212, 213, 357, 362, 370
Neohenneguya 44, 46, 48, 172, 173, 184, 212, 213, 309, 313, 359, 366, 372, 397, 400, 404, 424, 462
Neomyxobolidae 79, 144, 371
Neomyxobolus 44, 47, 53, 184, 212, 213, 357, 370, 371, 397, 399, 400, 404, 424, 464
N. olae 416, 424, 433, 435
N. ophiocephali 275, 452
Neoparvicapsula 47, 207, 212, 213, 316, 358, 374, 375, 379, 399
Neresheimeria 384
Nicolia skrjabini 440
Noblea 47, 212, 213, 357, 362, 370, 395
Nosema 270
N. marionis 269, 270, 272
N. notabilis 270, 272

Ophryoscolecidae 388
Orientocreadium pseudobagri 466, 467
O. siluri 466
Ortholinea 17, 44, 47, 50, 53, 168, 212, 213, 255, 357, 362, 371, 389, 395, 399
O. divergens 16, 255, 459
O. gobius 255, 459, 464
O. orientalis 44, 236, 255, 261
O. polymorpha 17, 84, 85, 122, 255, 270
Ortholineidae 370, 371
Osteichthyes 389
Otolithus 142, 286

Paleorchis incognitus 440
P. unicus 440
Palliatidae 51, 370
Palliatus 17, 47, 48, 205, 212, 213, 252, 254, 357, 361
P. grandis 17, 204
P. indecorus 17
P. mirabilis 17, 19
Paracanthocephalus tenuirostris 457
Paramyxea 122
Paraortholinea 357, 370
Parvicapsula 46, 47, 57, 191, 207, 212, 213, 292, 296, 316, 357, 358, 374, 375, 399
P. asymmetrica 70, 305, 314, 374
P. lobata 374
P. unicornis 46, 48, 52, 374
Parvicapsulidae 71, 362, 374
Pentacapsula 43, 50, 51, 56, 213, 314, 315
P. muscularis 304
P. schulmani 304
Pentacapsulidae 401
Phlogospora 44, 46, 48, 173, 184, 212, 213, 359, 372, 397, 400, 404, 424, 462
Platysporina 44, 50, 51, 53, 56, 57, 59, 95, 97, 109, 178, 210, 212, 213, 359, 361, 364–366, 371, 373, 375, 391, 393, 397, 398, 400, 402, 403, 461
Podospora 44, 48, 213, 358, 375, 399, 404
Polystomum integerrimum 364
Procamallanus 467
Protozoa 382–384, 386, 468
Pseudalatospora 48, 212, 213, 357, 358, 361, 374, 399
P. pontica 459
P. scombri 56, 193

Schulmanella petruschewskii 440
Schulmania 47, 48, 59, 212, 213, 357, 362, 370, 395
S. cornuta 46
S. enigmatosa 54
Septencapcula yasunagai 305
Sinuolinea 44, 47, 50, 57, 59, 168, 191, 212, 213, 216, 357, 360, 362, 364, 370, 371, 389, 399
S. dimorpha 16, 85, 90, 95, 360
S. iskovi 458, 459
S. murmanica 138
S. polymorpha 85
S. sinuosa 137
Sinuolineidae 43, 71, 370, 371, 389
Sphaeromyxa 25, 44, 46, 47, 50, 51, 53, 59, 72, 76, 95, 97, 109, 132, 134, 136, 152, 154, 157, 158, 162, 191, 210, 212, 213, 216, 226, 274, 316, 357, 360, 361, 370, 380, 381, 387, 388, 391, 392, 399, 402
S. balbiani 72, 73, 94, 154, 158, 252, 395, 459
S. cottidarum 21, 25
S. elegini 21, 25, 85, 88, 103, 105, 106, 107, 109
S. hellandi 21, 25, 51, 72
S. incurvata 459
S. magna 25
S. myami 59
S. sabrazesi 18, 21, 25, 27, 30, 32, 33, 38, 39, 72, 73, 85, 157, 459
S. sevastopoli 217
Sphaeromyxidae 71, 370, 371, 378, 389, 395
Sphaeromyxina 24, 213, 251, 357, 359, 363, 369, 370, 391, 394, 395, 398, 400, 402
Sphaerospora 43, 44, 48, 123, 161, 163, 168, 169, 172, 173, 191, 212, 213, 224, 230, 304, 305, 316, 357, 360, 362, 363, 365, 375, 389, 392, 396, 397, 399
S. amurensis 453
S. angulata 137, 258, 275, 453, 456
S. branchialis 420
S. carassii 410
S. caspialosae 217, 219, 458, 459, 461
S. caudata 46, 219, 458
S. cristata 46, 52, 233, 248, 266, 414
S. cyprini 46, 52, 90, 92, 96, 122, 123, 224, 258, 275, 453, 456
S. dogieli 452
S. donecae 217, 219, 459, 461
S. dubinini 46, 452
S. elegans 218, 264, 420, 464
S. elongata 138, 141
S. galinae 414
S. ictaluri 126
S. irregularis 16
S. markevitschi 196, 414
S. minima 410
S. minuta 237, 410, 447
S. pectinacea 410
S. petruschewskii 452
S. poljanskii 414
S. polymorpha 270, 271, 361
S. renicola 122–124, 126, 249, 275
S. rota 420
S. sapae 196
S. schulmani 418, 425, 438, 467
S. sevastopoli 458, 461
S. tincae 277, 288, 296
Sphaerosporidae 374, 375
Spirosuturia 44, 50, 213, 359, 364, 397

Tetrahymena pyriformis 125
Tetrauronema 48, 213, 359
Thelohanellus 43, 44, 46, 48, 56, 117, 146, 158, 173, 185, 190, 212, 213, 230, 298, 317, 359, 372, 373, 400, 402, 404, 462
T. acuminatus 404
T. carassii 412, 420, 445
T. catlae 62, 168, 174, 302, 306, 311, 404, 424, 454, 455, 463
T. dogieli 168, 174, 258, 302, 306, 311, 424, 454–456
T. furmanni 46, 174, 261, 278, 412, 453, 456
T. furmanni f. nanum 300
T. misgurni 174, 189, 240, 420, 437, 452
T. nemachili 420, 438
T. nikolskii 69, 88, 111, 112, 115, 120
T. notatus 21, 25, 48, 140
T. oculi-leucisci 17, 168, 174, 232, 237, 281, 412, 453
T. otebike 188, 418
T. pyriformis 21, 24, 41, 174, 261, 278, 279, 281, 303, 412
T. rohitae 46, 51
Triactinimyxon 125, 127
T. giro-salmo 125
T. ignotus 125
Triaenophorus 233
T. amurensis 454
T. crassus 424, 455

Thelohanellus nodulosus 232, 236, 455
T. orientalis 455
Trichodina 293, 364
T. alburni 364
T. polycirra 364
T. renicola 364
T. urinaria 234, 364
Trigonosporus 213, 359
Trilospora 43, 50, 51, 56, 213, 305, 316, 317, 375, 376, 401, 402
T. californica 304, 357
Trilosporidae 376, 401
Tubifex dubium 128
T. tubifex 127
Tubificidae 125

Unicapsula 43, 48, 50, 56, 117, 213, 376, 401
U. muscularis 17, 20, 130, 142, 277, 278, 369
U. plugfelderi 369
Unicauda 48, 213, 359

Vimba 260

Wardia 44, 46, 48, 50, 53, 163, 212, 213, 358, 365, 375, 397, 399
W. lucii 138, 142, 363
W. ovinocula 46, 52
W. schulmani 412, 420, 445
Wardiidae 43, 51

Zschokkella 15, 17, 44, 46, 50, 53, 73, 158, 173, 186, 190, 212, 213, 230, 357, 363, 370, 371, 391, 396, 399
Z. acheilognathi 17
Z. costata 232, 235, 248, 249, 313, 414, 445
Z. donecae 404
Z. hildae 91, 138
Z. iskovi 459
Z. nova 12, 21, 24, 132, 164, 186–189, 196, 208, 215, 218, 232–234, 240, 248, 265, 317–319, 410, 437, 447, 448, 453, 459
Z. ophiocephali 454
Z. orientalis 416, 423
Z. parasiluri 261, 454
Z. rovigensis 83, 89
Z. striata 452
Z. sturionis 458, 459

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Введение 3

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА MYXOSPOREA И КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ 7

1.1. Характеристика класса 7
1.2. История изучения 7

Глава 2. МОРФОЛОГИЯ МИКСОСПОРИДИЙ 15

2.1. Вегетативные стадии 15
2.1.1. Форма и размеры 15
2.1.2. Поверхностная мембрана 21
2.1.3. Цитоплазма, ядро и органоиды 27
2.2. Споры 42
2.2.1. Общая морфология 42
2.2.2. Морфология отдельных частей споры 59
2.2.2.1. Створки 59
2.2.2.2. Полярные капсулы 70
2.2.2.3. Амебоидный зародыш 79

Глава 3. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ 81

3.1. Различные взгляды на жизненный цикл и половой процесс у миксоспоридий 81
3.2. Специализация и процесс деления ядер 83
3.3. Общее описание жизненного цикла 90
3.3.1. Рост и бесполое размножение 90
3.3.2. Спорогенез и половой процесс 101

Глава 4. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ 130

4.1. Вегетативные стадии 130
4.1.1. Питание 130
4.1.2. Дыхание 135
4.1.3. Зависимость формы и размеров плазмодиев от места паразитирования 137
4.1.4. Размножение 142
4.2. Споры 143
4.2.1. Амебоидный зародыш 143
4.2.1.1. Роль амебоидного зародыша в онтогенезе 143
4.2.1.2. Йодофильная вакуоль 144
4.2.1.2.1. Депо запасных питательных веществ 144
4.2.1.2.2. Гидростатическая роль 146
4.2.2. Полярные капсулы 148
4.2.2.1. Экструзия полярной нити 148
4.2.2.2. Гидростатическая роль 158
4.2.3. Створки 158
4.2.3.1. Защита амебоидного зародыша 159
4.2.3.2. Гидростатическая роль 165

Глава 5. АДАПТАЦИЯ СПОР К ПОПАДАНИЮ В ХОЗЯИНА И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ 166

5.1. Гидростатические свойства спор 166
5.2. Питание хозяина и способ приема пищи 176

5.3. Температура воды 184
5.4. Скорость течения 185
5.5. Катастрофические паводки 195
5.6. Зарегулирование водоемов 196
5.7. Зарастание и заиление водоемов 200
5.8. Соленость воды 201
5.9. Глубина водоема 202
5.10. Изменчивость спор 207

Глава 6. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА ЗАРАЖЕННОСТЬ РЫБ МИКСОСПОРИДИЯМИ 210

6.1. Факторы внешней среды 211
6.1.1. Осушение водоемов 211
6.1.2. Изменение солевого режима 211
6.1.3. Температура воды 220
6.2. Образ жизни рыб 222
6.2.1. Питание 222
6.2.2. Осморегуляция 227
6.2.3. Возраст 229
6.2.4. Миграции 237
6.2.5. Плотность популяции 239
6.2.6. Существование на краю ареала 240
6.3. Сезонные изменения зараженности рыб 241
6.4. Влияние комплекса факторов на зараженность рыб 250
6.5. Специфика фауны морских миксоспоридий 251

Глава 7. СПЕЦИФИЧНОСТЬ 253

Глава 8. УЧАСТИЕ МИКСОСПОРИДИЙ В ГИПЕРПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМАХ 269

8.1. Паразиты миксоспоридий 269
8.2. Миксоспоридии как гиперпаразиты 272

Глава 9. ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ ОТНОШЕНИЯ В СИСТЕМЕ МИКСОСПОРИДИЯ–РЫБА И ПАТОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ МИКСОСПОРИДИЙ 274

Глава 10. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИКСОСПОРИДИЙ И ЕЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ 298

Глава 11. СИСТЕМАТИКА МИКСОСПОРИДИЙ 320

11.1. Положение в системе Protozoa 320
11.2. Исторический обзор системы Myxosporea 322
11.3. Принципы построения естественной системы миксоспоридий 333
11.4. Характеристика таксонов 341

Глава 12. ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ МИКСОСПОРИДИЙ 356

12.1. Пути эволюции 356
12.2. Происхождение 376
12.3. История формирования фауны 388

Глава 13. ЗООГЕОГРАФИЯ МИКСОСПОРИДИЙ 404

13.1. Анализ пресноводной фауны миксоспоридий СНГ 405
13.1.1. Характеристика фаунистических комплексов 407
13.1.2. Зоогеографическое районирование 425
13.1.2.1. Голарктическая область 427
13.1.2.1.1. Средиземноморская подобласть 429
13.1.2.1.2. Циркумполярная подобласть 441
13.1.2.1.3. Байкальская область 449
13.1.2.2. Сино-Индийская область 449
13.1.2.2.1. Западно-азиатская подобласть 450
13.1.2.2.2. Нагорно-азиатская подобласть 451
13.1.2.2.3. Амурская переходная подобласть 452
13.2. Анализ фауны миксоспоридий южных морей СНГ 458
13.3. Общий зоогеографический анализ водоемов России и сопредельных стран ... 462
Заключение 468
Литература 471
Указатель русских и латинских названий хозяев миксоспоридий 562
Указатель латинских названий миксоспоридий и ряда других паразитов рыб ... 568

CONTENTS

Page

Introduction 3

Chapter 1. DESCRIPTION OF CLASS MYXOSPOREA AND BRIEF HISTORY OF THE STUDY 7

1.1. Class discription 7
2.1. History of studies 7

Chapter 2. MORPHOLOGY OF MYXOSPORIDIA 15

2.1. Vegetative stages 15
2.1.1. Shape and size 15
2.1.2. Superficial membrane 21
2.1.3. Cytoplasma, nucleus and organoids 27
2.2. Spores 42
2.2.1. General morphology 42
2.2.2. Morphology of separate parts of a spore 59
2.2.2.1. Valves 59
2.2.2.2. Polar capsules 70
2.2.2.3. Amoeboid embryo 79

Chapter 3. LIFE CYCLES 81

3.1. Defferent points of views on the cycle of life and sexual process in Myxosporidia 81
3.2. Specialization and the process of nuclear division 83
3.3. General description of life cycle 90
3.3.1. Growth and asexual multiplication 90
3.3.2. Sporogenesis and sexual process 101

Chapter 4. FUNCTIONAL MORPHOLOGY AND PHYSIOLOGY 130

4.1. Vegetation stages 130
4.1.1. Nutrition 130
4.1.2. Respiration 135
4.1.3. Dependence of shapes and sizes of plasmodia on localization 137
4.1.4. Multiplication 142
4.2. Spores 143
4.2.1. Amoeboid embryo 143
4.2.1.1. Role of amoeboid embryo in onthogenesis 143
4.2.1.2. Iodofile vacuole 144
4.2.1.2.1. Depot of nutritives 144
4.2.1.2.2. Hydrostatic role 146
4.2.2. Polar capsules 148
4.2.2.1. Extrusion of polar filament 148
4.2.2.2. Hydrostatic role 158
4.2.3. Valves 158
4.2.3.1. Protection of amoeboid embryo 159
4.2.3.2. Hydrostatic role 165

Chapter 5. SPORE ADAPTATIONS TO HOST INFECTION AND FACTORS DETERMINING THOSE ADAPTATIONS 166

5.1. Hydrostatic properties of spores 166
5.2. Host nutrition and feeding mode 176

5.3. Water temperature 184
5.4. Water current 185
5.5. Catastrophic floods 195
5.6. Waterbody regulation 196
5.7. Overgrowth and high siltness in the waterbodies 200
5.8. Water salinity 201
5.9. Waterbody depth 202
5.10. Spores variability 207

Chapter 6. INFLUENCE OF DIFFERENT FACRORS ON THE RATE OF MYXOSPORIDIA FISH INFECTION 210

6.1. Environment factors 211
6.1.1. Waterbodies draining 211
6.1.2. Salinity changing 211
6.1.3. Water temperature 220
6.2. Fish life mode 222
6.2.1. Nutrition 222
6.2.2. Osmoregulation 227
6.2.3. Age 229
6.2.4. Migrations 237
6.2.5. Population density 239
6.2.6. Existence on the margin of distribution range 240
6.3. Season changes of fishes infection 241
6.4. Influence of complex of factors on fishes infection 250
6.5. Peculiarities of the Sea myxosporidia fauna 251

Chapter 7. SPECIFICITY 253

Chapter 8. MYXOSPORIDIA AS A MEMBER OF HYPERPARASITE SYSTEMS 269

8.1. Parasites of myxosporidia 269
8.2. Myxosporidia as hyperparasites 272

Chapter 9. HOST-PARASITE RELATIONS IN THE SYSTEM MYXOSPORIDIA-FISH AND PATHOGENIC INFLUENCE OF MYXOSPORIDIA 274

Chapter 10. VARIABILITY OF MYXOSPORIDIA AND ITS BIOLOGICAL SIGNIFICANCE 298

Chapter 11. CLASSIFICATION OF MYXOSPORIDIA 320

11.1. Position in the Protozoa system 320
11.2. Historical overview of the Myxosporea system 322
11.3. Principles of construction of natural system of Myxosporea 333
11.4. Taxa description 341

Chapter 12. EVOLUTION AND PHYLOGENY OF MYXOSPORIDIA 356

12.1. Evolution trends 356
12.2. The origin 376
12.3. History of the fauna formation 388

Chapter 13. ZOOGEOGRAPHY OF MYXOSPORIDIA 404

13.1. Analysis of freshwater fauna of Myxosporidia of NIS (New of Independent States) 405
13.1.1. Description of faunistic complexes 407
13.1.2. Zoogeographic zoning 425
13.1.2.1. Holarctic region 427
13.1.2.1.1. Mediterranean subregion 429
13.1.2.1.2. Circumpolar subregion 441
13.1.2.1.3. Baikal subregion 449
13.1.2.2. China-Indian region 449
13.1.2.2.1. West-Asiatic subregion 450
13.1.2.2.2. Mountain Asiatic subregion 451
13.1.2.2.3. Amur intermediate subregion 452
13.2. Analysis of Myxosporidia fauna of southern seas of the NIS 458
13.3. General zoogeographic analysis of the waterbodies of Russia and neighboring countries 462
Conclusion 468
Literature 471
Index 562

Научное издание

Шульман Соломон Самуилович,
Донец Зинаида Сергеевна,
Ковалева Адиля Александровна

КЛАСС МИКСОСПОРИДИЙ (MYXOSPOREA) МИРОВОЙ ФАУНЫ. Т. 1. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Утверждено к печати
Зоологическим институтом
и Институтом экологии Волжского бассейна
Российской академии наук

Редактор издательства Е. И. Васьковская
Художник Л. А. Яценко
Технический редактор Е. В. Траскевич
Корректоры О. М. Бобылева, Г. А. Лебедева и Ф. А. Петрова

Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Сдано в набор 6.10.95.
Подписано к печати 04.07.97. Формат 70 x 100 $^1/_{16}$. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 47.45. Уч.-изд. л. 57.3.
Тираж 150 экз. Тип. зак. № 3216. С 134.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
„НАУКА“

