

Научная статья

УДК 576.893.194

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2023-17-1-57-73>

Микоспоридии рода *Kudoa* (локализация в организме рыб, форма спор и пути их попадания во внешнюю среду и в новых хозяев)

Виолетта Михайловна Юрахно¹

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

¹ viola_taurica@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0571-6716>

Аннотация

Цель исследований – изучить локализацию микоспоридий рода *Kudoa* Meglitsch, 1947 в организме рыб и возможные пути освоения ими органов и тканей в процессе эволюции, связанную с локализацией форму спор, а также пути их выхода в окружающую среду и попадания в новых хозяев.

Материалы и методы. В основу работы положены собственные материалы по микоспоридиям рыб Чёрного, Азовского и Средиземного морей, а также Атлантического, Индийского и Тихого океанов, собранные в 1987–2021 гг. Всего нами исследовано более 12000 экз. рыб более чем 100 видов. Также проанализированы описания 126 видов микоспоридий рода *Kudoa*, известные в мировой научной литературе до 2021 г. включительно. Для этого проработано 450 отечественных и зарубежных работ. Материал собирали методом неполных паразитологических вскрытий. Все промеры выполнены по стандартной методике. Для оценки численности паразитов использованы стандартные показатели: экстенсивность и интенсивность инвазии.

Результаты и обсуждение. Всего нами исследовано 19 видов микоспоридий рода *Kudoa* и 8 – *Kudoa* spp. Шесть видов (*K. stellula*, *K. niluferi*, *K. anatolica* из Чёрного моря, *K. unicapsula* из Средиземного моря, *K. borimiri* и *K. igori* из Южно-Китайского (или Восточного) моря) оказались новыми для науки. Нами установлено 24 места паразитирования микоспоридий данного рода в организме рыб. 83 вида (66%, или 2/3 видов) встречается в мышцах, иногда поражая (8 видов) и другие ткани и органы хозяина. 43 вида (34%, или 1/3 видов) представителей рода *Kudoa* никогда не встречается в мышечной ткани. Первичными местами паразитирования микоспоридий рода *Kudoa* были, вероятно, стенка кишечника и желчный пузырь, далее паразиты осваивали другие внутренние органы рыб и, в конечном итоге, – мозговую и мышечную ткани. Обозначены предположительные пути попадания спор во внешнюю среду и в новых хозяев. Предположено, что наиболее древними формами являются двустворчатые *Kudoa*, паразитирующие в желчном пузыре, четырехстворчатые *Kudoa* необычной формы, напоминающей представителей других родов и паразитирующие, главным образом, во внутренних органах, а также четырехстворчатые *Kudoa* с классической квадратной формой спор, округлыми вершинами створок, с четырьмя равными полярными капсулами и наиболее мелкими размерами. Споры с заостренной звездчатой формой (исключительно мышечные формы) и споры с пятью и более створками и полярными капсулами (встречающиеся в мышцах и мозге и имеющие большие размеры) следует считать возникшими в более позднее время. Выделены пути попадания спор в окружающую среду и в новых хозяев.

Ключевые слова: Мухоспорея, *Kudoa*, локализация, пути эволюции, форма спор, варианты распространения

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского РАН № 121030100028-0 «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана».

Прозрачность финансовой деятельности: автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

Конфликт интересов отсутствует.

Для цитирования: Юрахно В. М. Микоспоридии рода *Kudoa* (локализация в организме рыб, форма спор и пути их попадания во внешнюю среду и в новых хозяев) // Российский паразитологический журнал. 2023. Т. 17. № 1. С. 57–73.

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2023-17-1-57-73>

© Юрахно В. М., 2023



Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 License.
The content is available under Creative Commons Attribution 4.0 License.

Original article

Myxosporeans of the genus *Kudoa* (localization in the fish body, the form of spores and ways of their entry into the environment and into new hosts)

Violetta M. Yurakhno¹

¹ A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russia

¹ viola_taurica@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0571-6716>

Abstract

The purpose of the research is to study the localization of myxosporeans of the genus *Kudoa* Meglitsch, 1947 in body fish and possible ways for them to master organs and tissues in the process of evolution, the form of spores associated with localization, as well as the ways of their release into the environment and getting into new hosts.

Materials and methods. The work is based on our own materials on fish myxosporeans from the Black, Azov and Mediterranean seas, as well as the Atlantic, Indian and Pacific oceans, collected in 1987–2021. In total, we have studied more than 12,000 sp. more than 100 species of fish. We also analyzed descriptions of 126 species of myxosporeans of the genus *Kudoa*, known in the world scientific literature until 2021 inclusive. For this, 450 domestic and foreign works have been worked out. The material was collected by the method of incomplete parasitological dissections. Smears made from tissues were processed according to the generally accepted method with the manufacture of permanent preparations. All measurements were made according to the standard method. To assess the number of parasites, standard indicators were used: the extensiveness and intensity of infection.

Results and discussion. In total, we studied 19 species of myxosporeans of the genus *Kudoa* and 8 species of *Kudoa* spp. Six species (*K. stellula*, *K. niluferi*, *K. anatolica* from the Black Sea, *K. unicapsula* from the Mediterranean Sea, *K. borimiri* and *K. igori* from the South China (or East) Sea) were new to science. We have established 24 places of parasitism of myxosporeans of this genus in the body of fish. 83 species (66%, or 2/3 species) are found in muscles, sometimes affecting (8 species) other tissues and organs of the host. 43 species (34%, or 1/3 species) of representatives of the genus *Kudoa* are never found in muscle tissue. The primary sites of parasitism of myxosporeans of the genus *Kudoa* were probably the intestinal wall and gallbladder, then the parasites mastered other internal organs of fish and, ultimately, brain and muscle. The hypothetical ways of getting spores into the external environment and into new hosts are indicated. It is assumed that the most ancient forms are bivalve *Kudoa*, parasitizing in the gallbladder, four-valve *Kudoa* of an unusual shape, resembling representatives of other genera and parasitizing mainly in internal organs, as well as four-valve *Kudoa* with a classical square spore shape, rounded valve tops, with four equal polar capsules and the smallest sizes. Spores with a pointed stellate shape (only muscular forms) and spores with five or more valves and polar capsules (occurring in muscle and brain and having a larger size) should be considered to have arisen at a later time. The ways of getting spores into the environment and into new hosts are highlighted.

Keywords: Myxosporeans, *Kudoa*, localization, evolutionary paths, spore form, distribution variants

Acknowledgments. The work was carried out within the framework of the state task of the FGBUN FRC InByuM. A. O. Kovalevsky RAS No. 121030100028-0 "Regularities of formation and anthropogenic transformation of biodiversity and bioresources of the Azov-Black Sea basin and other regions of the World Ocean".

Financial Disclosure: the author has no financial interest in submitted materials or methods.

There is no conflict of interests.

For citation: Yurakhno V. M. Myxosporeans of the genus *Kudoa* (localization in the fish body, the form of spores and ways of their entry into the environment and into new hosts). *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2023; 17(1): 57–73. (In Russ.).

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2023-17-1-57-73>

© Yurakhno V. M., 2023

Введение

Изучение паразитов рода *Kudoa* имеет большой теоретический интерес в свете новых данных, доказавших участие в качестве окончательного хозяина олигохет, полихет и сипункулид в жизненном цикле некоторых видов миксоспоридий, отнесения этих паразитов, ранее считавшихся простейшими, к примитивным многоклеточным животным, новых находок миксоспоридий в головоногих моллюсках (осьминоге) [22], насекомых (жуке) [8] и теплокровных животных (кроте и утке) [9, 15]. Большие изменения претерпела и систематика сем. *Kudoidae*, когда на основе молекулярно-генетических данных было доказано, что к этому семейству относятся виды, споры которых имеют не только 4, а от 2 до 15 створок и полярных капсул [12, 21].

Исследование миксоспоридий рода *Kudoa* имеет и важное практическое значение. Эти паразиты могут портить товарный вид рыбной продукции, гидролитически разжижая мускулатуру рыб или придавая ей вид червивости за счет образования в мышечной ткани многочисленных цист. В этих случаях целые партии товара выбраковываются и утилизируются. Кроме того, *Kudoa* могут быть возбудителями заболеваний – кудоозисов, приводящих к ослаблению и даже смерти рыб, что особенно часто наблюдается в марикультуре, где паразиты могут вести себя «агрессивно» и поражать многие органы и ткани хозяев, резко расширяя их круг и усиливая заражение в дикой природе.

Стирание границы естественного ареала *Kudoa* при перемещениях посадочного материала по планете и заражение аборигенных видов при выращивании рыбы в садках, помещенных в естественные водоемы, также представляет существенную проблему [13, 20].

Таким образом, изучение паразитов рода *Kudoa* является не только интересным, но и актуальным. В данной работе мы решили рассмотреть вопросы особенностей локализации данных миксоспоридий, пути освоения ими различных мест паразитирования в рыбах, связанную с локализацией форму спор паразитов и пути их попадания во внешнюю среду и в новых хозяев.

Материалы и методы

В основу работы положены собственные материалы по миксоспоридиям рыб Черного,

Азовского и Средиземного морей, а также Атлантического, Индийского и Тихого океанов, собранные в 1987–2021 гг. Всего нами исследовано более 12000 экз. рыб более чем 100 видов. Также проанализированы все доступные литературные данные по 126 видам миксоспоридий рода *Kudoa* (450 отечественных и зарубежных источников). Материал собирали методом неполных паразитологических вскрытий [1]. Первоначально псевдоцисты искали визуально. Если они не были найдены, то расплюснутые компрессорным методом куски мышц просматривали под биноклем при увеличении $\times 15$ – 25 на предмет обнаружения мелких псевдоцист миксоспоридий. В случаях отсутствия последних делали слепые мазки из мышечной ткани, а также мазки из желчи и псевдоцист, найденных в мышцах или других местах локализации, которые исследовали на микроскопе Olympus CX41, оснащённом фотокамерой CX50 с программным обеспечением Infinity Analyze и фазовым контрастом, при увеличении $\times 1000$. Далее мазки обрабатывали по общепринятой методике с изготовлением постоянных препаратов [2]. Все промеры были выполнены по стандартной методике [18]. Для оценки численности паразитов использованы стандартные показатели: экстенсивность и интенсивность инвазии [11].

Результаты и обсуждение

В ходе исследования нами найдено 19 видов миксоспоридий рода *Kudoa* (*K. alliaris* Schulman and Kovaleva, in: Ковалёва, Шульман, Яковлев, 1979, *K. anatolica* Özer, Okay, Gürkanlı, Çiftçi and Yurakhno, 2018, *K. borimiri* Yurakhno, Slynko, Chinh, Ha, Whipps, 2022, *K. clupeidae* (Hahn, 1917), *K. dicentrarchi* Sitja-Bobadilla and Alvarez-Pellitero, 1992, *K. histolytica* (Perard, 1928), *K. igori* Yurakhno, Slynko, Chinh, Ha, Whipps, 2022, *K. inornata* Dykova, Buron, Fiala and Roumillat, 2009, *K. mirabilis* Naidenova and Gaevskaya, 1991, *K. monodactyli* Gunter, Cribb, Whipps and Adlard, 2006, *K. niluferi* Özer, Okay, Gürkanlı, Çiftçi and Yurakhno, 2018, *K. nova* Naidenova, 1975, *K. paniformis* Kabata and Whitaker, 1981, *K. rosenbuschi* (Gelormini, 1943), *K. stellula* V. Yurakhno, 1991, *K. thyrssites* (Gilchrist, 1924), *K. trifolia* Holzer, Blasco-Costa, Sarabeev, Ovcharenko and Balbuena, 2006, *K. unicasula* Yurakhno, Ovcharenko, Holzer, Sarabeev and Balbuena, 2007, *K. whippesi* Burger

and Adlard, 2010) и 8 *Kudoa* spp. 6 видов (*K. stellula*, *K. niluferi*, *K. anatolica* из Черного моря, *K. unicapsula* из Средиземного моря, *K. borimiri* и *K. igori* из Южно-Китайского (или Восточного) моря оказались новыми для науки.

С целью изучения локализации миксоспоридий рода *Kudoa* и связанной с ней формой спор всего проанализированы описания 126 видов миксоспоридий рода *Kudoa* Meglitsch, 1947, известные в мировой научной литературе до 2021 г. включительно.

Еще около тридцати лет назад было высказано мнение о том, что тканевая и органная специфичность остается забытым аспектом исследования миксоспоридий [19]. Это верно и в настоящее время, что удивительно, ибо особенности паразитирования миксоспоридий в различных органах и тканях хозяев имеют не только практический, но и теоретический интерес. В обеих монографиях С. С. Шульмана этот вопрос рассматривался в главе, посвященной эволюции и филогении данных паразитов [3, 4]. При этом подчеркивалось, что в процессе эволюции важное значение занимали морфофизиологические преобразования, которые происходили с плазмодиями и спорами миксоспоридий. А путями эволюции вегетативных форм являлись освоение наибольшего числа систематических групп и видов хозяев, а также захват разнообразных экологических ниш в их организме, что выразилось в паразитировании миксоспоридий во всех органах и тканях рыб.

Мы согласны с мнением С. С. Шульмана с соавт. [4], что первоначально миксоспоридии возникли в желчном пузыре морских видов рыб, о чем свидетельствуют: а) наличие в этом органе представителей рода *Sphaeromyxa* с самыми примитивными спорами, имеющими толстые створки и широкие лентовидные стрекательные нити, б) обитание в желчном пузыре паразитов рода *Ceratomyxa* с наиболее примитивными вегетативными формами, в) большое разнообразие встречающихся в данном органе родов двустворчатых миксоспоридий (18), г) преобладание среди всех полостных форм обитателей именно желчного пузыря. При этом из 60 представителей отряда многостворчатых миксоспоридий, 59 из которых были известны на тот момент как тканевые формы, для желчного пузыря рыб была указан только один вид – *Trilospora californica*.

По современным представлениям в этом органе встречаются также 8 представителей рода *Kudoa* – *K. dicentrarchi*, *K. eugeres*, *K. haridasae*, *K. petala*, *K. pyramidalis*, *K. sagarica*, *K. tachysuriae* и *K. trifolia* [12, 14, 17].

Интересен и сложен вопрос о том, какими путями дальше шло освоение организма хозяина. По мнению С. С. Шульмана с соавт. [4], в далеком прошлом амeboидный зародыш, попавший в желчный пузырь, вероятно, внедрялся в его стенку и проникал в кровяное русло, разносясь по телу и оседая в органе, в котором паразит смог локализоваться. Первыми органами, в которые могли попасть миксоспоридии помимо желчного пузыря, считались мочевой пузырь, как среда, похожая на желчный пузырь по строению и питательности содержимого, затем мочеточники и мочевые каналы, а также почки, далее – жабры и другие органы. Слабое развитие или полное отсутствие мальпигиевых клубочков у морских рыб С. С. Шульман и др. считали причиной слабого развития тканевого паразитизма у морских рыб. Всех многостворчатых, за исключением полостных форм, он относил к внутриклеточным паразитам, имеющим чаще всего небольшие размеры спор. На тот период времени он указал *Kudoa eleotrizi* и *K. branchiata* в эпителии жабр, *K. cerebralis* в соединительно-тканной оболочке спинного и головного мозга, *K. tetraspora* в головном мозге, а почти все остальные известные виды *Kudoa* отнес к паразитам мышечной ткани.

Преобладание многостворчатых миксоспоридий в мышцах С. С. Шульман, З. С. Донец и А. А. Ковалева [4] связывали с тем, что внутриклеточное существование – это лимитирующий фактор для размеров и вегетативных форм, и спор паразитов, отчего представители отр. Multivalvulida предпочитают более крупные клетки мышечных волокон. При этом, по их данным, *Kudoa* лизируют мышечные фибриллы и некоторые другие элементы клеток (*K. quadratum*), либо еще и плазмолемму, причем плазмодии окружены соединительной тканью хозяина (*K. alliaria*, *K. clupeidae*, *K. nova*, *K. rosenbushi* и др.). У других видов (например, *K. kabatai*) наблюдается более сильное гидролизующее воздействие, причем частичному гистолиту подвергается окружающая псевдоцисту паразита мышечная ткань. В ряде случаев (при паразитировании *K. cruciformis*, *K. hystolitica*, *K. thyrsites*

и др.) при значительно более сильном гистологическом анализе тканей соединительно-тканная капсула вокруг плазмодиев не образуется, а посмертному разжижению подвергается вся мышечная ткань рыбы. При этом споры *Kudoa* могут иметь большие размеры.

По мнению К. Молнара [19], развитие многих миксоспоридий рода *Kudoa* идет по предложенному им *Muxobolus*-типу. При таком пути развития поражающая рыбу форма, по всей видимости, идентична спороплазме, выходящей из актиноспоридии (в случае ее участия в жизненном цикле, которое для *Kudoa*, по нашим сведениям, пока не доказано). Она проникает в эпителий, покрывающий тело рыбы, претерпевает там некоторое число делений, и затем перемещается к конечному месту колонизации по нервным путям или через поток крови. Инфекционная форма начинает развиваться в специфической клетке, типичной для данного вида, и образует относительно крупный плазмодий. Внутри плазмодия появляются вегетативные ядра и генеративные клетки: последние в большинстве случаев развиваются в панспоробласты.

Традиционно *Kudoa* ассоциируются с их локализацией в мышцах рыб. Однако, в последние годы стало ясно, что эти паразиты часто встречаются в различных внутренних органах, иногда на жабрах, коже, в глазах. Ранее нами установлено [6, 7], что 53 из 95 (56%) определенных до вида *Kudoa* паразитировали исключительно в мышечной ткани хозяев (8). 37 видов (39%) *Kudoa* никогда не встречались в мышцах рыб, локализуясь на жабрах, в пищеводе, кишечнике, пилорических придатках, печени, почках, мезентерии, яичниках, мочевом и желчном пузырях, сердце, мозгу или на поверхности тела. 5 видов (5%) были обнаружены как в мышцах, так и в различных внутренних органах хозяев. Из 34 *Kudoa* spp. 21 (62%) локализовался в мускулатуре рыб, один встречался как в мышцах, так и в других тканях и органах хозяина (3%), 12 (35%) паразитировали в мозгу, желчном пузыре, почках, пищеводе, мезентерии и брюшине, крови сердца и на жабрах. На настоящий момент известно, что 83 из 126 идентифицированных до вида миксоспоридий рода *Kudoa* (66%) встречаются в мышцах рыб, причем 8 из них (10%) может паразитировать также и в других органах и тканях хозяев. 43 вида (34%) никогда не встречаются в мышечной ткани (табл. 1). Из

последних наибольшее число видов констатировано в кишечнике (12), мозге (11) и желчном пузыре (8). Несколько меньшее число видов известно для сердца (8), жабр (7), серозы (6), мезентерии (5), гонад (5), почек (4), плавательного пузыря (3), пилорических придатков, печени, селезенки, мочевого пузыря, кожи, плавников и глаз (по 2 вида, соответственно), рта, пищевода, желудка, поджелудочной железы, внутрочерепного жира и подкожного слоя (по одному виду соответственно). Всего миксоспоридии рода *Kudoa* имеют 24 места паразитирования в организме хозяина.

При этом на примере паразитов мозга была обнаружена связь между морфологией спор и локализацией миксоспоридий рода *Kudoa* [10]. Из 6 видов (*K. chaetodoni*, *K. lethrini*, *K. neurophila*, *K. paralichthys*, *K. tetraspora* и *K. yasunagai*) и одного *Kudoa* sp. (Langdon, 1990), поражающих мозг, 4 (*K. chaetodoni*, *K. lethrini*, *K. neurophila* и *K. yasunagai*) обладали множественными морфотипами с 5 и более створками и полярными капсулами, а 3 (*K. paralichthys*, *K. tetraspora* и *Kudoa* sp.) – одним морфотипом с 4 створками и полярными капсулами. По нашему анализу, согласно последним данным, из паразитов мозга множественными морфотипами также обладают *K. lemniscati* (7–8 створок и полярных капсул) и *K. prunusi* (5–6), а одним морфотипом с 4 створками и полярными капсулами – *K. cerebralis*, *K. iwatai* и *K. lutjanus*.

Миксоспоридии рода *Kudoa* с 5 и более створками локализуются не только в мозге. 12 видов встречаются в мышечной ткани (*K. grammorini*, *K. hexapunctata*, *K. igami*, *K. konishiae*, *K. monodactyli*, *K. muscularis*, *K. neothunni*, *K. permulticapsula*, *K. schulmani*, *K. scomberomori*, *K. thalassomi* и *K. septempunctata*), а один вид локализован на коже (*K. cutanea*). Из них множественными морфотипами обладают *K. igami* (6, реже 5 створок и полярных капсул), *K. monodactyli* (5, реже 4 и 6–10), *K. permulticapsula* (13, реже 14–15), *K. schulmani* (5, реже 4 и 6), *K. thalassomi* (6, реже 7) и *K. septempunctata* (7, реже 6 створок и полярных капсул). Остальные виды с 5 и более створками, локализацией которых служит не мозг, обладают одним морфотипом с 5 (*K. cutanea*, *K. muscularis*) и 6 (*K. grammorini*, *K. hexapunctata*, *K. konishiae*, *K. neothunni*, *K. scomberomori*) створками и полярными капсулами. Большая изменчивость в числе створок и полярных

Таблица 1 [Table 1]

Локализация идентифицированных до вида микроспоридий рода Kudoa в различных органах и тканях рыб мировой фауны с указанием формы спор
[Localization of the genus Kudoa mxyosporeans identified to species of fish of the world fauna, indicating the shape of the spores]

Вид Kudoa [Kudoa sp.]	Органы и ткани рыб [Organs and tissues of fish]																							
	Мышцы [Muscles]	Сероза [Serosa]	Рот [Mouth]	Пищевод [Esophagus]	Желудок [Stomach]	Пилорические придатки [Pyloric appendages]	Кишечник [Intestines]	Желчный пузырь [Gallbladder]	Печень [Liver]	Поджелудочная железа [Pancreas]	Селезенка [Spleen]	Плавательный пузырь [Swim bladder]	Мезентерий [Mesenterium]	Гонады [Gonads]	Мочевой пузырь [Bladder]	Почки [Kidneys]	Сердце [Heart]	Мозг [Brain]	Внутричерепной жир [Intracranial fat]	Жабры [Gills]	Кожа [Skin]	Подкожный слой [subcutaneous layer]	Плавники [Fins]	Глаза [Eyes]
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
K. aburakarei ⁷	+																							
K. acentrogobia ⁵	+																							
K. aegyptia ⁵																	+							
K. aequidens ⁵	+																							
K. akimotoi ⁷	+																							
K. alliaria ⁵	+																							
K. amamiensis ⁵	+	+															+				+		+	
K. anatolica ⁵	+														+									
K. atropi ⁵																				+				
K. azevedoi ⁵														+										
K. azoni ⁵	+																							
K. barracudai ⁵	+																							
K. bengalensis ⁷	+																							
K. boopsi ⁵																				+				
K. bora ⁵	+																							
K. branchiata ⁵																				+				
K. camarguensis ⁵	+																							
K. carcharhini ⁵	+																							
K. cascasia ⁵							+																	
K. caudata ⁵	+																							
K. cerebrealis ⁵																		+						

Продолжение таблицы 1 [Continuation of the table 1]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>K. cheilodipteri</i> ⁷	+																							
<i>K. chikaensis</i> ⁵	+	+																						
<i>K. ciliatae</i> ⁵		+				+	+		+				+											
<i>K. clupeidae</i> ⁵	+																			+				
<i>K. coibori</i> ⁵							+																	
<i>K. cooki</i> ⁵							+																	
<i>K. crenimugilis</i> ⁵							+																	
<i>K. cruciformum</i> ⁷	+																							
<i>K. crumena</i> ⁵	+																							
<i>K. cutanea</i> ⁸																					+			
<i>K. cynoglossi</i> ⁷	+																							
<i>K. decaptera</i> ⁷	+																							
<i>K. dianae</i> ⁵				+									+											
<i>K. dicentrarchi</i> ¹		+			+		+	+	+	+	+	+		+		+								
<i>K. eleotrisi</i> ⁵																				+				
<i>K. empressmichikoae</i> ⁷	+																							
<i>K. eugeres</i> ¹								+																
<i>K. fujitai</i> ⁵	+																							
<i>K. funduli</i> ⁵	+																						+	
<i>K. grammatorcyni</i> ⁸	+																							
<i>K. guangdongensis</i> ²	+																							
<i>K. gunterae</i> ⁷	+																							
<i>K. hallado</i> ⁵	+																							
<i>K. haridasae</i> ⁶								+																
<i>K. hemiscyllii</i> ⁵	+																							
<i>K. hexapunctata</i> ⁸	+																							
<i>K. histolytica</i> ⁷	+																							
<i>K. hypoepicardialis</i> ⁵																	+							
<i>K. igami</i> ⁸	+																							
<i>K. iidae</i> ⁷	+																							
<i>K. inornata</i> ⁵	+																							

Продолжение таблицы 1 [Continuation of the table 1]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>K. insolita</i> ⁵	+																							
<i>K. intestinalis</i> ⁵							+																	
<i>K. islandica</i> ⁵	+																							
<i>K. iwatai</i> ⁵	+	+	+				+					+	+	+		+	+	+				+		+
<i>K. javaensis</i> ⁵	+																							
<i>K. kabatai</i> ⁷	+																							
<i>K. kenti</i> ⁷	+																							
<i>K. konishiae</i> ⁸	+																							
<i>K. lateolabracis</i> ⁷	+																							
<i>K. leiostomi</i> ⁵	+																							
<i>K. lemmiscati</i> ⁸																		+						
<i>K. leptacanthae</i> ⁵																	+							
<i>K. lethrini</i> ⁸																		+						
<i>K. lunata</i> ⁷	+																							
<i>K. lutjanus</i> ⁵	+	+										+						+						+
<i>K. megacapsula</i> ⁷	+																							
<i>K. miniaturiculata</i> ⁷	+																							
<i>K. minilysites</i> ⁷	+																							
<i>K. mirabilis</i> ⁷	+																							
<i>K. monodactyli</i> ⁸	+																							
<i>K. muscularis</i> ⁸	+																							
<i>K. musculoliquefaciens</i> ⁵	+																							
<i>K. neothunni</i> ⁸	+																							
<i>K. neuropbila</i> ⁸																		+						
<i>K. niluferi</i> ⁵	+																							
<i>K. nova</i> ⁵	+																		+					
<i>K. ogawai</i> ⁵	+																							
<i>K. orbicularis</i> ⁵	+																							
<i>K. ovivora</i> ⁵																								
<i>K. pagrusi</i> ⁵																	+							
<i>K. paniformis</i> ⁵	+																							

Продолжение таблицы 1 [Continuation of the table 1]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	2	23	24	25
<i>K. paralicthys</i> ⁵																		+						
<i>K. paraquadricornis</i> ⁷	+																							
<i>K. pericardialis</i> ⁵																	+							
<i>K. permulticapstula</i> ⁸	+																							
<i>K. peruvianus</i> ⁵	+																							
<i>K. petala</i> ⁵								+																
<i>K. pleurogrammi</i> ⁵	+																							
<i>K. prunisi</i> ⁸																		+						
<i>K. pyramidalis</i> ⁵								+																
<i>K. quadratum</i> ⁷	+																							
<i>K. quadricornis</i> ⁷	+																							
<i>K. quraishii</i> ⁵	+																							
<i>K. ramsayi</i> ⁷	+																							
<i>K. rayformis</i> ⁷	+																							
<i>K. rosenbuschi</i> ⁵	+																							
<i>K. sagartica</i> ⁵								+																
<i>K. saudiensis</i> ⁵														+										
<i>K. schulmani</i> ⁸	+																							
<i>K. sciaenae</i> ⁵	+																							
<i>K. scomberi</i> ⁵	+																							
<i>K. scomberomori</i> ⁸	+																							
<i>K. sebastea</i> ⁵	+																							
<i>K. septempunctata</i> ⁸	+																							
<i>K. shiomitsui</i> ⁵																	+							
<i>K. shikae</i> ⁵	+																							
<i>K. sphyraeni</i> ⁵							+																	
<i>K. stellula</i> ⁶																+								
<i>K. surabayaensis</i> ⁵	+																							
<i>K. tachysurae</i> ⁵								+																
<i>K. tetraspora</i> ⁵																		+						
<i>K. thalassomi</i> ⁸	+																							

Окончание таблицы 1 [End of table 1]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>K. thumi</i> ⁵	+																							
<i>K. thyrises</i> ⁷	+																							
<i>K. trachuri</i> ⁵	+																							
<i>K. trifolia</i> ⁴							+	+			+		+			+			+					
<i>K. uncinata</i> ⁷	+																							
<i>K. unicapsula</i> ³						+	+					+												
<i>K. valamugili</i> ⁵							+																	
<i>K. vesica</i> ⁵															+									
<i>K. visuentis</i> ⁵	+																							
<i>K. whippsi</i> ⁷	+																							
<i>K. yasunagai</i> ⁸																		+						
Всего:	83																							

Примечание. [Note]. 1 – двустворчатые споры строением по типу *Sphaerospora*; 2 – трехстворчатые споры по типу *Trilospora*; 3 – четырехстворчатые споры; 4 – по типу *Unicapsula*; 5 – по типу *Neoparvicapsula*; по классическому типу строения спор рода *Kudoa*: 5 – квадратной формы с округлыми вершинами створок, 6 – квадратной формы с заостренными вершинами створок, 7 – звездчатой формы, преимущественно с острыми концами створок; 8 – звездчатой формы споры с 5–15 створками. Число створок пропорционально числу полярных капсул.

[1 – bivalve spores of *Sphaerospora* type; 2 – tricuspid spores of the *Trilospora* type; four-valved spores: 3 – *Unicapsula* type; 4 – according to the *Neoparvicapsula* type; according to the classical type of structure of spores of the genus *Kudoa*: 5 – square shape with rounded valve tips, 6 – square shape with pointed valve tips, 7 – star-shaped, mainly with sharp valve ends; 8 – star-shaped spores with 5–15 valves. The number of valves is proportional to the number of polar capsules]

капсул у видов, имеющих их более четырех, по нашему мнению, свидетельствует о том, что эти микоспоридии эволюционно возникли в более позднее время.

Наряду с этим, мы считаем, что наиболее древними являются, в первую очередь, двустворчатые *Kudoa* – паразиты желчного пузыря *K. eugerres*, *Kudoa dicentrarchi* n. comb. и *Kudoa* sp. (*Mugil curema*) n. comb., по морфологии спор близкие к роду *Sphaerospora*. При этом, *K. dicentrarchi* освоила еще и другие органы рыб – гонады, плавательный пузырь, кишечник, желудок, почки, селезенку, печень, поджелудочную железу и серозу. К древним видам также относятся, по нашему мнению, паразитически похожая по форме спор на двустворчатую *Neoparvicapsula* четырехстворчатая *K. trifolia* из соединительной ткани селезенки, почек, стенки кишечника, желчного пузыря, мезентерия и жабр, а также напоминающая трехстворчатую *Unicapsula* четырехстворчатая *K. unicapsula*, имеющая толстую полярную нить, что является признаком строения наиболее примитивных спор, характерных для *Sphaeromyxa*, и паразитирующая в мезентерии, кишечнике и пилорических придатках. *K. haridasae* из желчного пузыря с четырьмя створками похожа на трехстворчатую *Trilospora* по сильной расщепленности спор на большие лопасти. Внутренние органы рыб, в которых встречаются эти виды двустворчатых и многостворчатых *Kudoa*, мы считаем одними из первых, которые стали местами паразитирования представителей данного рода в эволюционном плане.

Если рассматривать всех микоспоридий рода *Кудоя* по форме спор при различной локализации (табл. 2), 73 из 126 видов обладают спорами квадратной формы с округлыми створками и встречаются как в мышцах, так и во внутренних органах и тканях хозяина, 27 видов

Таблица 2 [Table 2]

Число видов рода *Kudoa* с различной формой спор в органах и тканях рыб Мировой фауны
[The number of species of the genus *Kudoa* with different forms of spores in the organs and tissues of fish of the world fauna]

Органы и ткани рыб [Organs and tissue of fish]	Форма спор* [Spore form]								всего видов [total species]
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Мышцы [Muscles]	–	1	–	–	35	–	27	12	75
Внутренние органы и ткани рыб не мышечной природы [Internal organs and tissues of non-muscular fish]	2	–	1	1	30	2	–	7	43
Смешанный тип локализации (в мышцах и иных местах) [Mixed type of localization (in muscles and other places)]	–	–	–	–	8	–	–	–	8
Всего видов [Total species]	2	1	1	1	73	2	27	19	126

Примечание. [Note]. * 1 – двустворчатые споры строением по типу *Sphaerospora*; 2 – трехстворчатые споры по типу *Trilospora*; четырехстворчатые споры: 3 – по типу *Unicapsula*; 4 – по типу *Neoparvicapsula*; по классическому типу строения спор рода *Kudoa*: 5 – квадратной формы с округлыми вершинами створок, 6 – квадратной формы с заостренными вершинами створок, 7 – звездчатой формы, преимущественно с острыми концами створок; 8 – звездчатой формы споры с 5–15 створками. Число створок пропорционально числу полярных капсул в споре.

[* 1 - bivalve spores with a structure similar to *Sphaerospora*; 2 - tricuspid spores of the *Trilospora* type; four-valved spores: 3 - according to the *Unicapsula* type; 4 - according to the *Neoparvicapsula* type; according to the classical type of structure of spores of the genus *Kudoa*: 5 - square shape with rounded valve tips, 6 - square shape with pointed valve tips, 7 - star-shaped, mainly with sharp valve ends; 8 - star-shaped spores with 5–15 valves. The number of valves is proportional to the number of polar capsules in the spore]

имеют четырехстворчатую звездчатую форму с заостренными вершинами створок и паразитируют только в мышцах, 19 видов звездчатой формы с 5 и более створками и полярными капсулами обитают в мышцах (12 видов) и мозге (7 видов). Остальные 7 видов имеют редко встречающуюся форму спор; один из них встречается в мышцах, а 6 – в других местах локализации.

В вопросах пути заражения новых хозяев и маршрутах попадания микоспоридий в места паразитирования в их организме, мы придерживаемся мнения о том, что, вероятно, амeboидный зародыш, выходящий из спор Кудоя в просвет кишечника рыбы после их заглатывания в процессе поедания пищи, в первую очередь, освоил его стенку путем внедрения в нее, а также желчный пузырь через желчный проток.

Рассматривая *Kudoa*, паразитирующих в желчном пузыре, мы обратили внимание на то, что, исключая необычных представителей, сходных по строению с двустворчатыми и трехстворчатыми видами, о которых речь шла выше, остальные 4 (*K. petala*, *K. pyramidalis*, *K. sagarica* и *K. tachysurae*) имеют квадратную форму с округлыми вершинами створок. При этом размеры спор всех обитателей желчного пузыря, как правило, довольно малы (3,5–6,0 μm средней длиной $\times$ 6–11,0 μm ши-

риной и толщиной). Исключение составляют *K. sagarica* размерами 8,5–10,0 $\times$ 12,0–14,0 μm и *K. trifolia*, длина спор которой достигает 15,5 μm при очень мелких полярных капсулах и небольшой ширине спор. Это, скорее всего, является также признаками более древних Кудоя. Интересно отметить, что для четырех видов, встречающихся в желчном пузыре (*K. dicentrarchi*, *K. haridasae*, *K. igori* и *K. sagarica*), хозяевами являются кефалевые рыбы.

Паразиты кишечника и других органов пищеварительной системы, являющихся, по нашему мнению, одними из первых мест локализации Кудоя, также, как и паразиты желчного пузыря, в большинстве своем имеют небольшие размеры (3,0–10,2 μm длиной $\times$ 5,0–11,0 μm шириной и толщиной) и квадратную округлую четырехстворчатую форму спор. Исключение составляют *K. dicentrarchi*, *K. trifolia* и *K. unicapsula*, также встречающиеся в желчном пузыре и по форме либо имеющие две створки, либо походящие на дву- и трехстворчатых микоспоридий.

Среди немногочисленных паразитов почек и мочевого пузыря есть виды, найденные и в пищеварительном тракте (*K. dicentrarchi*, *K. iwatai*, *K. trifolia*). Споры *K. anatolica* немного отходят от квадратной схемы, имея более выраженный разрез створок, но вершины последних округлые. Что касается *K. stellula* из

почек и *K. vesica* из мочевого пузыря рыб, их форма похожа; она квадратная с закругленными створками, но с несколько оттянутыми вершинами. Размеры спор этих видов также довольно малы и колеблются в пределах $3,5\text{--}6,7 \times 5,0\text{--}10,6 \mu\text{m}$.

В печени локализуются *K. ciliatae* и *K. dicentrarchi*, которые являются также паразитами пищеварительного тракта, как и встречающиеся в селезенке *K. dicentrarchi* и *K. trifolia*. Микоспоридии *K. dicentrarchi*, *K. iwatai*, *K. lutjanus* локализуются и в плавательном пузыре наряду с другими органами. *K. lutjanus* также обладает квадратными спорами с округлыми вершинами, и размеры его также невелики – $6,3\text{--}7,9 \times 7,4\text{--}9,2 \mu\text{m}$. Все виды, констатированные в мезентерии, встречаются и в различных отделах пищеварительной системы. Из восьми видов, паразитирующих в сердце, все имеют квадратную форму спор с закругленными вершинами, а их небольшие размеры находятся в диапазоне $4,0\text{--}8,6 \times 4,5\text{--}11,2 \mu\text{m}$. 5 видов, паразитирующих в гонадах, в четырех случаях встречаются лишь в яичниках, и только *K. dicentrarchi* может поражать и семенники. *K. azevedoi*, *K. ovivora* и *K. saudiensis* паразитируют исключительно в половой системе. Все эти виды имеют также квадратную форму спор с закругленными вершинами створок и мелкие размеры порядка $2,4\text{--}7,5 \times 3,4\text{--}8,3 \mu\text{m}$. Эта закономерность касается и паразитов, локализующихся на коже, плавниках и в глазах, из которых все, кроме *K. funduli* с плавников рыб, констатированы и в других органах, а также для всех, кроме *K. trifolia*, паразитов жабр, размеры которых варьируют в пределах $3,9\text{--}11,0 \mu\text{m}$ по длине до $4,4\text{--}11,0 \mu\text{m}$ по ширине и толщине спор.

Таким образом, большинство (30 видов) микоспоридий рода Кудоа, паразитирующих в органах и тканях брюшной полости, а также на коже, плавниках, в глазах и на жабрах, имеют классическую четырехстворчатую форму спор, характерную для данного рода, отличающуюся квадратной формой с закругленными вершинами створок и довольно мелкими размерами спор (табл. 2). Исключением являются несколько видов с двустворчатой либо похожей на двустворчатых и трехстворчатых микоспоридий формой спор, для большинства из которых объединяющим местом локализации служит желчный пузырь. Виды с классической формой округлых квадратных

четырехстворчатых спор встречаются и в мышечной (35 видов), и в мозговой (5 видов – *K. cerebralis*, *K. iwatai*, *K. lutjanus*, *K. paralichthys*, *K. tetraspora*) тканях, и именно они, на наш взгляд, первоначально осваивали эти места локализации. Для 8 видов со смешанной локализацией, встречающихся как в различных органах и тканях рыб, так и в мышцах, характерна такая же форма спор.

Мы считаем все эти виды эволюционно более древними, чем виды с крупными спорами с заостренными вершинами, нередко (в случае 19 видов) имеющими более пяти створок и полярных капсул, паразитирующими исключительно в мозге и мышцах рыб.

Филогенетическое родство двустворчатых *Kudoa* (*K. euggeres*, *K. dicentrarchi* и *Kudoa* sp. от *Mugil curema*) и многочисленных *Kudoa* с квадратными округлыми небольшими спорами (при виде сбоку нередко каплевидной формы, как представители рода *Sphaerospora*), находящихся в соседних кластерах филогенетического древа и являющихся мышечными паразитами, подтверждают молекулярно-генетические исследования [12]. Рассматривая же филогенетическое древо, созданное при описании *K. trifolia* [16], мы видим, что этот вид генетически близкородственен четырехстворчатым микоспоридиям с заостренными створками и неравными размерами полярных капсул, одна из которых больше остальных, а также Кудоа с числом створок больше 4. Большинство из этих близких по происхождению видов являются паразитами мышц, а *K. yasunagai* и *K. neurophila* – паразитами мозга. Однако, при описании нами совместно с тем же генетиком, который описывал *K. trifolia* (Астрид Холзер) другого кефалевого паразита из испанских вод (*K. unincapsula*) [23], этот вид образовал четкий кластер с *K. trifolia*, а близкородственным оказалась *K. quadricornis* – микоспоридия звездчатой формы при виде сверху, но имеющая грушевидную (каплевидную) форму спор при виде сбоку с выростами на заднем полюсе, и обитающая в мышцах. А уже этот кластер близок по происхождению к тем видам, которые находятся сравнительно недалеко в филогенетическом древе от *K. trifolia*. Следует отметить, что и *K. unincapsula*, и *K. trifolia* сходны по строению спор с видами со звездчатой формой спор только неравными размерами полярных капсул.

Мы считаем, что для большинства видов данного рода характерно попадание амёбидного зародыша через стенку кишечника в кровяное русло и разнесение кровью заразного начала паразита по организму с оседанием в местах его локализации. Мышцы стали наиболее подходящей средой для развития данных микоспориций, благодаря, в первую очередь, большим размерам мышечных фибрилл, идеально подходящих для развития плазмодиев. Именно этим обуславливается паразитирование в них большинства видов рода *Kudoa*, причем именно в мышцах наблюдается встречаемость видов с более крупными размерами спор (это виды со звездчатыми четырехстворчатыми спорами со средней длиной 4–13,4 μm , шириной 5–16,1 μm (до 41,1 μm в случае *K. decaptera*), толщиной 5,6–16,7 μm (до 40,0 μm в случае *K. megacapsula*)). Средние размеры спор с пятью и более створками для мышечных форм – 5,4–8,5 μm длиной, 7,5–13,7 μm шириной и 6,8–11,5 μm толщиной. Для видов, паразитирующих в мозге, средняя длина спор колеблется от 6,1 до 9,3 μm , ширина от 9,6 до 15,7 μm , толщина от 7,7 до 15,3 μm . Это также несколько большие размеры, чем принятые для четырехстворчатых спор классической квадратной формы с закругленными вершинами створок.

Разнообразие чисто мышечных форм выражается в делении видов на споры с тремя (1 вид), четырьмя (62 вида), пятью и более створок и полярных капсул (12 видов) (табл. 2). При этом, часть четырехстворчатых видов имеют споры квадратной формы с округлыми вершинами створок (35 видов), другая часть таких видов имеет звездчатую форму с заостренными вершинами створок (27 видов). Подавляющее большинство микоспориций рода *Kudoa* с округлыми квадратными спорами не имеет выростов. Исключение составляют мышечные паразиты *K. caudata* с тонкими нитевидными отростками на вершинах створок, *K. aequidens* с лентовидными выростами на вершинах створок и *K. fudjitai* с маленькими выростами на вершинах створок. Среди форм с заостренными четырехстворчатыми спорами все являются паразитами мышечной ткани. Из них 12 видов обладают полярными капсулами равных размеров, из которых 5 видов имеют необычную форму спор. Так, у *K. empressmichikoe*, *K. paraquadricornis* и *K. quadricornis* имеются четыре небольших кону-

совидных выростов на заднем полюсе споры, а у *K. lunata* и *K. uncinata* вершины створок сильно выгнуты вверх, что хорошо видно при рассмотрении спор в боковой плоскости. 13 видов с заостренными вершинами створок имеют полярные капсулы неравных размеров и выростов створок не имеют. Два мышечных вида стоят особняком, обладая приближающейся к звездчатой, но совершенно необычной формой спор. Это *K. iidae* с большим конусовидным выростом одной из створок и *K. rayiformis* с четырьмя неравными створками, периферийный край одной из которых закруглен, двух других заострен, а последняя заостренная створка имеет нитевидный вырост, отчего спора напоминает по форме ската.

Эти дополнительные структуры в виде выростов спор, вероятно, возникли эволюционно для улучшения плавучести спор. Также для этого, вероятно, послужило увеличение размеров спор и сильное укрупнение одной из полярных капсул мышечных четырехстворчатых *Kudoa* у видов с заостренными спорами, таких, например, как звездчатые *K. mirabilis*, *K. cheilodipteri*, *K. decaptera* и *K. lateolabracis*, ромбовидные *K. akikitoi*, *K. gunterae* и *K. whippsi*, трехстворчатая звездчатая с крыловидными створками *K. megacapsula*, в меньшей степени – *K. aburakarei*, *K. cruciformum*, *K. minithyrsites*, *K. thyrsites* и *K. histolytica*.

Микоспориции рода *Kudoa* – в подавляющем большинстве тканевые паразиты, в связи с чем большой интерес представляют пути попадания их спор во внешнюю среду и в новых хозяев:

1. В более простых случаях плазмодии развиваются вблизи поверхности тела (в коже, на плавниках и жабрах) и споры выделяются непосредственно во внешнюю среду (воду) после вскрытия цисты [19]. Примерами могут служить *K. atamiensis*, встречающаяся на коже и плавниках рыб, *K. cutanea*, паразитирующая на коже, и *K. funduli*, локализуемая помимо мышц на плавниках, *K. atropi*, *K. boopsi*, *K. branchiata*, *K. clupeidae*, *K. eleotrisi*, *K. nova* и *K. trifolia*, констатированные на жабрах. Споры также высвобождаются естественным путём из язв, образующихся на мышцах живой рыбы (*K. clupeidae*, *K. mirabilis*) [5, 7].

2. При паразитировании в органах, имеющих выводящие протоки (желчный пузырь, кишечник, почки), споры выходят из орга-

низма рыб аналогичным, достаточно простым способом [19]. По нашему мнению, к таким паразитам можно отнести также виды, которые встречаются во рту, глотке, пищеводе и пилорических придатках. Примерами могут служить 9 видов паразитов желчного пузыря, о которых сказано выше, 12 видов, паразитирующих в кишечнике – *K. cascasia*, *K. ciliatae*, *K. coibori*, *K. cookie*, *K. crenimugilis*, *K. dicentrarchi*, *K. intestinalis*, *K. iwatai*, *K. sphyraeni*, *K. trifolia*, *K. unicapsula* и *K. valamugili*, а также 4 вида, обитающих в почках – *K. anatolica*, *K. dicentrarchi*, *K. iwatai* и *K. trifolia*.

3. Из плазмодиев, развивающихся во внутренних органах (в селезенке, печени и почечной паренхиме, сердце, головном мозге, мышцах и на серозных мембранах) споры могут попасть во внешний мир только по току лимфы и крови. При этом, многочисленные споры, выделяющиеся из распавшихся цист в межклеточное пространство, переносятся к жабрам, коже, почкам и кишечнику, где они вызывают закупорку капилляров и незначительные некрозы, а также в места, где они выделяются во внешний мир с помощью макрофагов. Большое число спор может застревать в макрофаговых центрах селезенки, печени и почек, где они подвергаются постепенному разрушению. Неопытные исследователи часто обращают внимание на большое число спор (иногда до нескольких сотен), расположенных в макрофаговых центрах, и ошибочно указывают такой орган в качестве места развития паразита [19]. Примеры многочисленны (см. табл. 1).

4. Заражённая рыба погибает естественным путём, разлагается с высвобождением спор во внешнюю среду.

5. Заражённая рыба поедается хищниками (рыбами, кальмарами, птицами). При этом, часть спор сразу попадает в воду из разорванных тканей хозяина, часть может выходить во внешнюю среду с фекалиями хищников через некоторое время, часть служит непосредственным источником заражения хищника-рыбы в случае подходящей среды его организма [5, 7].

6. Заражение миксоспоридиями новых особей хозяев может происходить путем заглатывания спор, содержащихся в попавших в воду фекалиях зараженных рыб. Это было наглядно продемонстрировано на примере опыта с представителем другого рода – *Myxidium*

leei Diamant, Lom and Dykova, 1994 от дорады *Sparus aurata* [13].

7. Заражение происходит путём поедания инвазированной икры рыб и высвободившихся из неё во внешнюю среду спор (*K. ovivora* Swearer and Robertson, 1999, *K. azevedoi* Mansour, Thabet, Chourabi, Harrath, Gtari, Omar and Hassine, 2013, *K. saudiensis* Mansour, Harrath, Abdel-Baki, Alwasel, Al-Quraishy and Al Omar, 2015).

8. Заражение может происходить и при поедании различных беспозвоночных животных (в первую очередь, полихет и олигохет), чьё необходимое участие в жизненном цикле миксоспоридий в качестве промежуточных хозяев уже доказано для около 40 видов других родов, подавляющее большинство которых являются пресноводными формами [5, 7].

Заключение

Всего известно 24 места паразитирования миксоспоридий рода *Kudoa* в организме хозяина. Большая часть видов (83 вида из 126, что составляет 66%) так или иначе локализована в мышцах рыб, иногда поражая (в случае 8 видов из них) и другие ткани и органы хозяина. 43 вида (34%) представителей этого рода не встречается в мышечной ткани.

Освоение мест локализации хозяина эволюционно шло, скорее всего, первично через стенку кишечника и желчный пузырь, далее – через внутренние органы рыб и в конечном итоге паразиты попали в мозговую и мышечную ткани. Наиболее древними формами следует считать двустворчатых Кудоа, паразитирующих в желчном пузыре, мышечную трехстворчатую и четырехстворчатых миксоспоридий данного рода необычной формы, приближающейся к представителям других родов и паразитирующих, главным образом, во внутренних органах, а также четырехстворчатых Кудоа с классической квадратной формой спор, округлыми вершинами створок, с четырьмя равными полярными капсулами и наиболее мелкими размерами (примерно равное число видов встречается как в мышцах, так и при другой локализации). Споры с заостренной звездчатой формой (исключительно мышечные формы) и споры с пятью и более створками и полярными капсулами (встречающиеся в мышцах и мозге и имеющие большие размеры) следует считать воз-

никшими в более позднее время. Пути попадания спор во внешнюю среду и в дальнейшем в организм нового хозяина предположительно представляют собой 8 вариантов.

Список источников

1. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Методы зоологических исследований – практике. Л.: Наука, Ленинград. отделение, 1985. 123 с.
2. Донец З. С., Шульман С. С. О методах исследования Мухосporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. 1973. Т. 7, Вып. 2. С. 191-193.
3. Шульман С. С. Микоспоридии фауны СССР. М.-Л.: Наука, 1966. 504 с.
4. Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. Класс микоспоридий мировой фауны. Т. 1. Общая часть. Санкт-Петербург: Наука, 1997. 578 с.
5. Юрахно В. М. Микоспоридии рода *Kudoa* (Protozoa: Мухосpororea) рыб Мирового океана // Рыб. хоз-во: Анал. и реф. информ. / Сер. «Болезни гидробионтов в аквакультуре». 2003. Вып. 1. С. 16-32.
6. Юрахно В. М. Мировая фауна микоспоридий рода *Kudoa* (Мухосpororea, Kudoidea) // Современные проблемы теоретической и морской паразитологии: сборник научных статей. Севастополь: Изд-ль Бондаренко Н. Ю., 2016. С. 135-137.
7. Юрахно В. М. Микоспоридии рода *Kudoa* (Мухосpororea, Kudoidea) рыб мировой фауны и их значение для рыбного промысла и марикультуры: обзор // Морской биологический журнал. 2017. Т. 2, № 4. С. 15-29.
8. Abdel-Aal A. A., Badawy G. A., Gattas M. W. Light and electron microscopic studies on myxosporean parasites of some marine fishes with description of two new species. Assiut veterinary medical journal. 2001; 44. 2115-2131.
9. Bartholomew J. L., Atkinson S. D., Hallett S. L., Lowenstine L. J., Keel K., Brown J. Myxozoans in waterfowl: an example of parasite host range expansion? Parassitologia. 2007; 49 (2): 140.
10. Burger M. A. A., Adlard R. D. Phenotypic variation in a significant spore character in *Kudoa* (Myxosporea: Multivalvulida) species infecting brain tissue. Parasitology. 2010; 137 (12): 1759-1772. doi: 10.1017/S0031182010000673
11. Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M., Shostak A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. Journal of Parasitology. 1997; 83. 575-583.
12. Casal G., Soares E. C., Rocha S., Silva T. J., Santos E. L., Nascimento R., Oliveira E., Azevedo C. Description of a new myxozoan *Kudoa eugeres* n. sp. and reclassification of two *Sphaerospora sensu lato* species. Parasitology Research. 2019; 118. 1719-1730. doi:10.1007/s00436-019-06324-8
13. Diamant A., Ucko M., Paperna I., Colorni A., Lipshitz A. *Kudoa iwatai* (Myxosporea: Multivalvulida) in wild and cultured fish in the Red Sea: redescription and molecular phylogeny. Journal of Parasitology. 2005; 91 (5): 1175-1189. doi: 10.1645/GE-491R.1
14. Eiras J. C., Saraiva A., Cruz C. Synopsis of the species of *Kudoa* Meglitsch, 1947 (Myxozoa: Myxosporea: Multivalvulida). Systematic Parasitology. 2014; 87. 153-180. doi: 10.1007/s11230-013-9461-4
15. Friedrich C., Ingolic E., Freitag B., Kastberger G., Hohnmann V., Skofitsch G., Neumaister U., Kepka O. A myxozoan-like parasite causing xenomas in the brain of the mole *Talpa europaea* L., 1758. Parasitology. 2000; 121. 438-492.
16. Holzer A. S., Blasco-Costa I., Sarabeev V. L., Ovcharenko M. O., Balbuena J. A. *Kudoa trifolia* sp. n. – molecular phylogeny suggests a new spore morphology and unusual tissue location for a well-known genus. Journal of Fish Diseases. 2006; 29 (12): 743-755. doi: 10.1111/j.1365-2761.2006.00770.x
17. Li Y.-Ch., Inoue K., Zhang J.-Y., Sato H. Phylogenetic relationships of three *Kudoa* spp. with morphologically similar myxospores (*K. iwatai*, *K. lutjanus*, and *K. bora*), with the redescription of *K. uncinata* and *K. petala* and description of a new species (*K. fujitai* n. sp.) in fishes in the South China Sea. Parasitology Research. 2020; 119 (4): 1221-1236. doi: 10.1007/s00436-020-06636-0
18. Lom J., Dyková I. Protozoan parasites of fishes. Developments in aquaculture and fisheries science. Elsevier, Amsterdam, 1992; 26. 315.
19. Molnar K. Comments on the host, organ and tissue specificity of fish myxosporeans and on the types of their intrapiscine development. Parasit. Hung. 1994; 27. 5-20.
20. Patashnik M., Groninger H. S., Barnett H., Kudo G., Koury B. Pacific whiting, *Merluccius productus*: I. Abnormal muscle texture caused by myxosporidian-induced proteolysis. Marine Fisheries Review. 1982; 44 (5): 1-12.
21. Whipps C. M., Grossel G., Adlard R. D., Yokoyama H., Bryant M. S., Munday B. L., Kent M. L. Phylogeny of the Multivalvulidae (Myxozoa: Myxosporea) based upon comparative rDNA sequence analysis. Journal of Parasitology. 2004; 90 (3): 618-622.

22. Yokoyama H., Masuda K. *Kudoa* sp. (Myxozoa) causing a post-mortem myoliquefaction of North-Pacific octopus *Paroctopus dofleini* (Cephalopoda: Octopodidae). Bulletin of the European Association of Fish Pathologists. 2001; 21 (6): 266-268.
23. Yurakhno V. M., Ovcharenko M. O., Holzer A. S., Sarabeev V. L., Balbuena J. A. *Kudoa unicapsula* n. sp. (Myxosporea: Kudoidae) a parasite of the Mediterranean mullets *Liza ramada* and *L. aurata* (Teleostei: Mugilidae). Parasitology Research. 2007; 101 (6): 1671-1680.

Статья поступила в редакцию 15.07.2022; принята к публикации 10.02.2023

Об авторе:

Юрахно Виолетта Михайловна, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН (299011, г. Севастополь, проспект Нахимова, 2), г. Севастополь, Россия, кандидат биологических наук, ORCID ID: 0000-0002-0571-6716, viola_taurica@mail.ru

Автор прочитал и одобрил окончательный вариант рукописи.

References

1. Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. Fish parasites: A study guide. Methods of zoological research – practice. Leningrad, Nauka, Leningrad department, 1985; 123. (In Russ.)
2. Donets Z. S., Shulman S. S. On the methods of investigation of Myxosporidia (Protozoa, Cnidosporidia). *Parasitology*. 1973; 7 (2): 191-193. (In Russ.)
3. Shulman S. S. Myxosporean fauna of the USSR. Moscow-Leningrad, Nauka, 1966; 504. (In Russ.)
4. Shulman S. S., Donets Z. S., Kovaleva A. A. A class of myxosporeans of the world fauna. T. 1. General part. St. Petersburg, Nauka, 1997; 578. (In Russ.)
5. Yurakhno V. M. Myxosporeans of the genus *Kudoa* (Protozoa: Myxosporea) of fishes of the World Ocean. Fisheries: Anal. and ref. inform. / Ser. "Diseases of hydrobionts in aquaculture". 2003; 1: 16-32. (In Russ.)
6. Yurakhno V. M. World fauna of myxosporeans of the genus *Kudoa* (Myxosporea, Kudoidae). *Sovremennyye problemy teoreticheskoy i morskoy parazitologii: sbornik nauchnykh statey = Modern problems of theoretical and marine parasitology: collection of scientific articles*. Sevastopol, Publishing house Bondarenko N. Yu., 2016; 135-137. (In Russ.)
7. Yurakhno V. M. Myxosporeans of the genus *Kudoa* (Myxosporea, Kudoidae) of fish of the world fauna and their importance for fisheries and mariculture: a review. *Morskoy biologicheskiy zhurnal = Marine Biological Journal*. 2017; 2 (4): 15-29. (In Russ.)
8. Abdel-Aal A. A., Badawy G. A., Gattas M. W. Light and electron microscopic studies on myxosporean parasites of some marine fishes with description of two new species. *Assiut veterinary medical journal*. 2001; 44. 2115-2131.
9. Bartholomew J. L., Atkinson S. D., Hallett S. L., owenstine L. J., Keel K., Brown J. Myxozoans in waterfowl: an example of parasite host range expansion? *Parassitologia*. 2007; 49 (2): 140.
10. Burger M. A. A., Adlard R. D. Phenotypic variation in a significant spore character in *Kudoa* (Myxosporea: Multivalvulida) species infecting brain tissue. *Parasitology*. 2010; 137 (12): 1759-1772. doi: 10.1017/S0031182010000673
11. Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M., Shostak A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*. 1997; 83. 575-583.
12. Casal G., Soares E. C., Rocha S., Silva T. J., Santos E. L., Nascimento R., Oliveira E., Azevedo C. Description of a new myxozoan *Kudoa eugeres* n. sp. and reclassification of two *Sphaerospora sensu lato* species. *Parasitology Research*. 2019; 118. 1719-1730. doi:10.1007/s00436-019-06324-8
13. Diamant A., Ucko M., Paperna I., Colorni A., Lipshitz A. *Kudoa iwatai* (Myxosporea: Multivalvulida) in wild and cultured fish in the Red Sea: redescription and molecular phylogeny. *Journal of Parasitology*. 2005; 91 (5): 1175-1189. doi: 10.1645/GE-491R.1
14. Eiras J. C., Saraiva A., Cruz C. Synopsis of the species of *Kudoa* Meglitsch, 1947 (Myxozoa: Myxosporea: Multivalvulida). *Systematic Parasitology*. 2014; 87. 153-180. doi: 10.1007/s11230-013-9461-4
15. Friedrich C., Ingolic E., Freitag B., Kastberger G., Hohnmann V., Skofitsch G., Neumaister U., Kepka O. A myxozoan-like parasite causing xenomas in the brain of the mole *Talpa europaea* L., 1758. *Parasitology*. 2000; 121. 438-492.
16. Holzer A. S., Blasco-Costa I., Sarabeev V. L., Ovcharenko M. O., Balbuena J. A. *Kudoa trifolia*

- sp. n. – molecular phylogeny suggests a new spore morphology and unusual tissue location for a well-known genus. *Journal of Fish Diseases*. 2006; 29 (12): 743-755. doi: 10.1111/j.1365-2761.2006.00770.x
17. Li Y.-Ch., Inoue K., Zhang J.-Y., Sato H. Phylogenetic relationships of three *Kudoa* spp. with morphologically similar myxospores (*K. iwatai*, *K. lutjanus*, and *K. bora*), with the redescription of *K. uncinata* and *K. petala* and description of a new species (*K. fujitai* n. sp.) in fishes in the South China Sea. *Parasitology Research*. 2020; 119 (4): 1221-1236. doi: 10.1007/s00436-020-06636-0
 18. Lom J., Dyková I. Protozoan parasites of fishes. Developments in aquaculture and fisheries science. Elsevier, Amsterdam, 1992; 26. 315.
 19. Molnar K. Comments on the host, organ and tissue specificity of fish myxosporeans and on the types of their intrapiscine development. *Parasit. Hung*. 1994; 27. 5-20.
 20. Patashnik M., Groninger H. S., Barnett H., Kudo G., Koury B. Pacific whiting, *Merluccius productus*: I. Abnormal muscle texture caused by myxosporidian-induced proteolysis. *Marine Fisheries Review*. 1982; 44 (5): 1-12.
 21. Whipps C. M., Grossel G., Adlard R. D., Yokoyama H., Bryant M. S., Munday B. L., Kent M. L. Phylogeny of the Multivalvulidae (Myxozoa: Myxosporea) based upon comparative rDNA sequence analysis. *Journal of Parasitology*. 2004; 90 (3): 618-622.
 22. Yokoyama H., Masuda K. *Kudoa* sp. (Myxozoa) causing a post-mortem myoliquefaction of North-Pacific octopus *Paroctopus dofleini* (Cephalopoda: Octopodidae). *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*. 2001; 21 (6): 266-268.
 23. Yurakhno V. M., Ovcharenko M. O., Holzer A. S., Sarabeev V. L., Balbuena J. A. *Kudoa unicapsula* n. sp. (Myxosporea: Kudoidae) a parasite of the Mediterranean mullets *Liza ramada* and *L. aurata* (Teleostei: Mugilidae). *Parasitology Research*. 2007; 101 (6): 1671-1680.

The article was submitted 15.07.2022; accepted for publication 10.02.2023

About the author:

Yurakhno Violetta M., A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (299011, Sevastopol, Nakhimov avenue, 2), Sevastopol, Russia, Candidate of Biological Sciences, ORCID ID: 0000-0002-0571-6716, viola_taurica@mail.ru

The author has read and approved the final manuscript version.