



**Н.Л. Асеева
А.В. Ермоленко
М.Б. Шедько**

**МИКСОСПОРИДИИ
(МУХОЗОА, МУХОСПОРЕА)
МОРСКИХ И ПРОХОДНЫХ РЫБ
БАСЕЙНА ЯПОНСКОГО МОРЯ**

DOI: <https://doi.org/10.25221/myx>

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
FAR EASTERN BRANCH
FEDERAL SCIENTIFIC CENTER
OF THE EAST ASIA TERRESTRIAL BIODIVERSITY

PACIFIC BRANCH OF THE FEDERAL STATE
BUDGET SCIENTIFIC INSTITUTION RUSSIAN FEDERAL
RESEARCH FSBSI INSTITUTE OF FISHERIES AND OCEANOGRAPHY
(TINRO)

N.L. Aseeva,
A.V. Ermolenko,
M.B. Shedko

**MYXOSPORIDIA
(MYXOZOA, MYXOSPOREA)
OF THE MARINE AND ANADROMOUS FISH
IN JAPAN SEA BASIN**

Vladivostok
2022

DOI: <https://doi.org/10.25221/myx>

ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
БИОРАЗНООБРАЗИЯ НАЗЕМНОЙ БИОТЫ ВОСТОКА АЗИИ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ТИХООКЕАНСКИЙ ФИЛИАЛ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
БЮДЖЕТНОГО НАУЧНОГО УЧЕРЕЖДЕНИЯ
«ВСЕРОССИЙСКОГО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ

**Н.Л. Асеева,
А.В. Ермоленко,
М.Б. Шедько**

**МИКСОСПОРИДИИ
(МУХОЗОА, МУХОСПОРЕА)
МОРСКИХ И ПРОХОДНЫХ РЫБ
БАССЕЙНА ЯПОНСКОГО МОРЯ**

Владивосток
2022

Асеева Н.Л., Ермоленко А.В., Шедько М.Б. Микоспоридии (Мухозоа, Мухоспореа) морских и проходных рыб бассейна Японского моря. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2022. 229 с. ISBN 978-5-6048441-0-6

По результатам собственных исследований и литературных данных у морских и проходных рыб бассейна Японского моря (всего вскрыто более 2700 экз. рыб). Было выявлено 128 видов простейших типа Мухозоа, относящихся к 22 родам, 13 семействам, 5 подотрядам, 2 отрядам. Приводятся рисунки большинства паразитов, перечисляются хозяева, указываются данные о локализации, местах обнаружения и распространении вне пределов района исследований. Рассматриваются некоторые аспекты экологии паразитов.

Рекомендуется в качестве справочного и учебного пособия специалистам и студентам биологических специальностей ВУЗов.

Библ. 233, табл. 24, рис. 129.

Aseeva N.L., Ermolenko A.V., Shedko M.B. Myxosporidia (Myxozoa, Myxosporaea) of the marine and anadromous fish in Japan Sea basin. Vladivostok: FSCEATB FEB RAS, 2022. 229 p. ISBN 978-5-6048441-0-6

On the basis of own and literature data 128 myxosporidian species (Myxozoa, Myxosporaea) belonging to 22 genus, 13 families and 2 orders there were determine in marine and anadromous species from Japan Sea basin. Host, data above localization, place of localities and figures of these parasites are shown.

Bibl.233, tab. 24, ill.129.

Ответственный редактор
д-р биол. наук *Е.А. Макаrenchко*

Рецензенты:
д-р биол. наук *Т.Е. Буторина*, канд.биол. наук *Д.М. Атопкин*

Утверждено к печати
Ученым советом Федерального научного центра
биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН

ВВЕДЕНИЕ

Миксоспоридии, или слизистые споровики (Muxozoa Grasse, 1970, Muxosporea Bütschli, 1881) – многочисленная группа животных, паразитирующих у рыб.

Эволюция их как паразитов длилась около 300 млн. лет и была связана, главным образом, с одной группой хозяев – костными рыбами. Находки представителей этих животных у хрящевых рыб и земноводных немногочисленны и носят явный характер вторичного перехода на новых хозяев (Шульман и др., 1997). Столь длительное совместное существование миксоспоридий и костных рыб (обитание вместе, синхронизированный цикл развития и т.д.) привело к выработке у этих паразитов адаптаций к заражению рыб. Инвазионные споры миксоспоридий распределяются обычно в толще воды в том горизонте, в пределах которого большую часть времени обитают их дефинитивные хозяева (наиболее ярко это выражено у миксоспоридий морских рыб в силу хорошо выраженной стратификации вод). Жизненные циклы слизистых споровиков и дефинитивных хозяев синхронизированы таким образом, что периоды спорообразования миксоспоридий приходится на время массовых скоплений рыб (во время нагула или нереста).

Собственно, изучение жизненного цикла миксоспоридий в некоторых случаях позволяет (хотя и косвенно) судить об особенностях биологии их хозяев (а коль скоро экологических групп рыб достаточно много, то и вариантов жизненных циклов миксоспоридий должно быть, по крайней мере, не меньше). Заражение хозяина происходит при заглатывании спор. Затем амeboидный зародыш проникает в кровь и достигает соответствующего места локализации.

В последнее время некоторые ученые (Wolf & Markiw, 1984; Успенская, 1993; Uspenskaja, 1995 и др.) выдвинули предположение, что миксоспоридии, возможно, используют в своем развитии промежуточных хозяев – олигохет. Однако не все исследователи согласны с этим мнением.

Знание фауны миксоспоридий рыб конкретной акватории является фактической основой для различных теоретических построений исторической или зоогеографического характера, а также в отдельных случаях позволяет решать спорные вопросы систематики и родственных взаимоотношений хозяев.

Некоторые из миксоспоридий являются возбудителями опасных заболеваний рыб. Миксоспоридиозы относятся к тем немногим инвазионным заболеваниям, против которых до сих пор не разработаны средства и методы лечения. Борьба с миксоспоридиозами строится только на проведении

комплекса профилактических мероприятий, что считается возможным лишь в условиях рыбоводных хозяйств прудового типа или на рыбозаводах с артезианским водоснабжением (Бауер и др., 1981). Даже если заражение этими паразитами не приводит к гибели хозяев, они ухудшают товарный вид и вкусовые качества рыб. Вышесказанное предполагает, что знание видового состава и биологии миксоспоридий является необходимым не только в случаях искусственного рыборазведения, где предполагаются очень уплотненные посадки при выращивании рыб, но и для проведения паразитологического мониторинга в районах промысла массовых видов рыб.

Японское море – древняя глубоководная котловина, неоднократно изолировавшаяся в прошлом от остальной акватории Тихого океана (Васильковский, 1959, 1960; 1979). Это привело к появлению здесь большого числа эндемичных форм практически во всех группах животных, в том числе, как показали наши исследования, и среди миксоспоридий.

В настоящей работе представлены результаты изучения фауны и биологии миксоспоридий морских и проходных рыб северо-западной части Японского моря.

ГЛАВА 1

Материал и методика

Основным материалом для работы послужили сборы миксоспоридий, проведенные сотрудниками лаборатории паразитологии морских животных ТИНРО-центра в 1987-1989 и 1996-2001 гг. в прибрежных районах северо-западной части Японского моря, вдоль побережья России от Татарского пролива на севере до залива Посьета на юге на научных судах ТИНРО-центра, а также на промысловых судах, сдававших уловы на рыбокомбинаты о. Попова и п. Южно-Морской. Помимо этого сборы во время маршрутных исследований проводились в устьях рек Приморья: Самарга, Единка, Большая Кема, Джигитовка, Серебрянка, Аввакумовка, Киевка, Нарва, Раздольная, Гладкая, Лебединка (рис. 1, табл. 1).

Видовая идентификация рыб проводилась по определителям Г.У. Линдберга и М.И. Легеза (1959, 1965), Г.У. Линдберга и З.В. Красюковой (1969, 1975, 1987), Линдберга и В.В. Федорова (1993), Линдберга и др. (1997) и частично сотрудниками лаборатории прибрежного рыболовства ТИНРО-центра А.Н. Вдовиним, П.В. Калчугиним и Д.В. Измятинским. У каждой рыбы измерялась длина тела (до окончания позвоночного столба, АВ), определялся пол.

Всего нами было вскрыто 1845 экз. рыб, относящихся к 74 видам, 25 семействам и 2 классам. Зараженными оказалось 815 рыб, принадлежащих к 52 видам (табл. 1). С учетом предыдущих исследований других авторов всего в Японском море обследовано более 2700 экз. рыб.

Миксоспоридии собирались в ходе полных паразитологических вскрытий (Быховская-Павловская, 1969, 1985). Мышцы, жабры, серозная оболочка кишечника исследовались с помощью бинокулярных стереоскопических микроскопов МБС-1 и МБС-9. С их же помощью измерялись цисты миксоспоридий. В полевых условиях наличие миксоспоридий определялось с помощью дорожного микроскопа «Биолам-13». Из свежих мазков цист паразитов, а также спор, найденных в содержимом и стенках мочевого, желчного и плавательного пузырей и других внутренних органов хозяев изготавливались глицерин-желатиновые препараты по методике З.С. Донец и С.С. Шульмана (1973). Дальнейшая обработка препаратов проводилась на микроскопе «Биолам-211» с использованием фазового контраста. Рисунки были сделаны с помощью рисовального аппарата РА-4. Размеры масштабной линейки на всех оригинальных рисунках 10 мкм.

В настоящей работе приведены как иллюстрации тех видов, которые исследованы на оригинальном материале, так и описанных в этом регионе. Препараты синтипов новых для науки видов слизистых споровиков хранят-

ся в лаборатории экологии ТИНРО-центра. При составлении систематического списка использована макросистема микроспориций С.С. Шульмана и А.А. Ковалевой (1987).

Для сравнения видового состава микроспориций у различных камбал использовался коэффициент видового сходства Соренсена (Одум, 1975), определяемый по формуле:

$K = 2c * 100 \% / (a + b)$, где **K** – коэффициент видового сходства; **a** и **b** – количество видов микроспориций у сравниваемых видов камбал, **c** – количество совпадающих видов.

Места сбора проб

- 1 – северо-восточное Приморье (реки Едinka, Самарга и Большая Кема, Татарский пролив);
- 2 – бухта и р. Серебрянка;
- 3 – бухта Джигит и р. Джигитовка;
- 4 – бухта Рудная;
- 5 – залив Владимира;
- 6 – р. Аввакумовка;
- 7 – бухта Ольга;
- 8 – бухта Кит;
- 9 – р. Киевка;
- 10 – залив Восток;
- 11 – о-в Путятин;
- 12 – о-в Аскольд;
- 13 – Уссурийский залив;
- 14 – р. Артемовка;
- 15 – пролив Старка;
- 16 – бухта Алексева;
- 17 – Амурский залив;
- 18 – р. Раздольная;
- 19 – р. Амба;
- 20 – бухта и р. Нарва, бухта Северная;
- 21 – р. Гладкая;
- 22 – залив Посьета;
- 23 – бухта Сивучья.

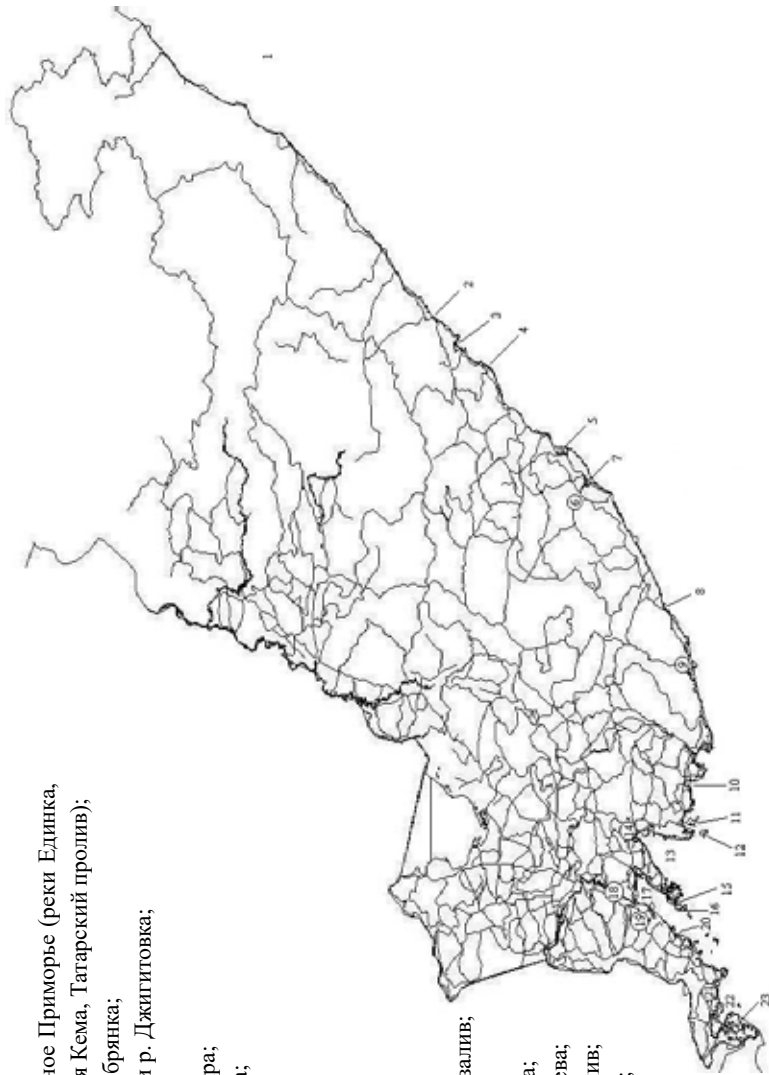


Рис. 1. Карта-схема района исследования

Таблица 1

Виды рыб	Виды обследованных рыб																					
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12	13	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
	*																					
	Районы исследования рыб*																					
	Класс <i>Chondrichthyes</i> Huxley – Хрящевые рыбы																					
	Семейство <i>Squalidae</i> Blainville – Колючие акулы																					
<i>Squalus acanthias</i> Linné – катран 5/0**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5/0**
	Класс <i>Osteichthyes</i> Huxley – Костные рыбы																					
	Семейство <i>Clupeidae</i> Cuvier – Сельдевые																					
<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes – тихоокеанская сельдь 65/12	-	6/0	-	-	-	7/0	-	-	-	-	-	-	14/0	-	10/5	6/0	9/4	10/5	-	-	-	3/0
<i>Clupanodon punctatus</i> (Temminck et Schlegel) – пятнистый киносор 25/18	-	1/1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24/17
	Семейство <i>Salmonidae</i> Jarocki et Schinz – Лососевые																					
<i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort) – сима 9/43	2/0	30/4	-	-	-	4/3	-	-	-	-	-	-	-	-	10/8	10/0	24/1	13/1	-	-	-	-

Виды рыб	Районы исследования рыб*																						
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12	13	15	16	17	18	19	20	21	22	23		
<i>Gymnoscaphus herzensteini</i> Jordan et Starks – шлемоносец Герценштейна 16/7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6/1	-	-	-	-	-	-	-	10/6	-	
<i>G. intermedius</i> (Temminck et Schlegel) – средний шлемоносец 2/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>G. pistilliger</i> (Pallas) – нитчатый шлемоносец 16/4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10/4	-	-	-	-	-	-	-	6/0	-	
<i>G. detritus</i> Gilbert et Burke) – охотский шлемоносец 1/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Myoxocephalus stelleri</i> Tilesius – керчак Стеллера 6/4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6/4	-	-	-	
<i>M. brandtii</i> (Steindachner) – снежный керчак 15/10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4/4	5/3	-	-	-	-	-	6/3	-	

Виды рыб	Районы исследования рыб*																						
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12	13	15	16	17	18	19	20	21	22	23		
<i>Podothecus sturionides</i> (Guichenot) – личка Гилберга 11/4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5/ 2	6/ 2	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Percis japonicus</i> (Pallas) – японская собачья личка 7/0	-	-	-	-	-	-	5/ 0	-	-	-	-	2/ 0	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Sarritor leptorhynchus</i> (Gilbert) – тонкорылая личка 6/3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2/ 0	4/ 3	-	-	-	-	-	-	-	-		
Семейство Liparidae Gill – Липарисовые																							
<i>Liparis niger</i> Soldatov et Lindberg – черный морской слизень 10/4	4 / 0	-	-	-	-	-	-	6 / 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Семейство Pleuronectidae Cuvier – Камбаловые																							
<i>Cleisthenes herzensteini</i> Schmidt – острогловая камбала 73/46	9 / 5	-	-	-	-	-	-	-	2/ 1	-	8/ 6	-	41 /2 6	-	-	-	-	-	-	13 /8	-		

Виды рыб	Районы исследования рыб*																						
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12	13	15	16	17	18	19	20	21	22	23		
<i>Hippoglossoides dubius</i> Schmidt – японская палтусовидная камбала 70/55	1	-	-	-	-	6	6/5	-	-	-	17	-	27	-	-	4/0	-	-	-	9/9	-		
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i> Schmidt – колочная камбала Надежного 10/10	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1/1	-	4/4	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Limanda aspera</i> (Pallas) – желтоперая камбала 89/45	2	-	-	5/0	-	-	2/2	-	1/0	-	15	-	37	14	-	-	1/0	-	-	-	12/10		
<i>L. punctatissima</i> (Steindachner) – длиннорылая лиманда 43/33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9/7	2/0	24	4/4	-	-	1/0	-	-	-	3/3		
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i> (Jordan et Snyder) – желтополосая камбала 62/39	2	-	-	-	-	-	2/0	-	2/0	-	11	2/0	20	9/5	-	-	3/0	-	-	11/8	-		
<i>P. yokohamae</i> (Günther) – японская камбала 126/85	-	3/1	-	-	-	-	-	-	13/6	-	9/6	2/0	56	18	-	-	8/6	-	-	17/1	6		

Виды рыб	Районы исследования рыб*																						
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12	13	15	16	17	18	19	20	21	22	23		
<i>T. xanthopterus</i> Temminck et Schlegel – желтоперая собака-рыба 1/1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1/1	-		
Семейство Centrolophidae Bonaparte – Центролофовые																							
<i>Hyperoglyphe japonica</i> (Döderlein) – японский гипероглиф 1/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1/0	-		
Семейство Gasterosteidae Bonaparte – Коллюшковые																							
<i>Pungitius sinensis</i> (Guichenot) – амурская девятииглая коллюшка 18/3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18/3	-	-	-	-	-		
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linné – трехиглая коллюшка 9/1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9/1	-	-	-	-	-		

Примечания: * номера мест сбора материала соответствуют обозначениям на рис. 1; ** в числителе – число исследованных рыб, в знаменателе – число зараженных рыб

ГЛАВА 2 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКСОСПОРИДИЙ ЯПОНСКОГО МОРЯ

До настоящего исследования по миксоспоридиям рыб Японского моря было опубликовано очень немного научных работ, которые в большинстве своем были посвящены описанию видов. Лишь в отдельных из них содержатся сведения о биологии этих паразитов. Одним из первых изучение слизистых споровиков этого региона начал японский ученый Т. Фуджита (Fujita, 1912, 1923), описавший 32 вида миксоспоридий. Фуджита проводил исследования в водах западного и восточного побережий острова Хоккайдо и на севере острова Хонсю. Из описанных им видов миксоспоридий, 18 были найдены в прибрежных водах Японского моря, остальные – на тихоокеанском побережье Хоккайдо. Сравнивая данные по восточному и западному побережьям острова Хоккайдо, автор отмечал более высокую зараженность рыб миксоспоридиями с япономорской стороны острова. Особенно сильно заражены были камбалы, у которых Фуджита описал 11 видов миксоспоридий из родов *Ceratomyxa*, *Leptotheca*, *Muxidium*. Он указывал, что зараженность камбал миксоспоридиями увеличивается с севера на юг и зависит от удаленности от берега и глубины места обитания рыб.

В 40-х гг. XX в. исследования паразитических простейших в российских территориальных водах Японского моря были проведены В.А. Догелем. Основываясь на исследовании паразитофуны 57 видов морских и солоноватоводных рыб, он выявил 20 видов миксоспоридий, 14 из которых оказались новыми для науки (Догель, 1948). Эта работа существенно пополнила список данной группы паразитов Японского моря, хотя сам Догель предполагал, что фауна миксоспоридий Японского моря может насчитывать не менее 200 видов миксоспоридий.

Большое внимание в последней работе уделено распространению, экологии и зависимости строения миксоспоридий рыб Японского моря от различных факторов среды. Было показано, что эти паразиты способны изменяться в силу определенных условий, даже при паразитировании на одном и том же хозяине. Догель выделил виды, встречающиеся только в данном районе и у определенных хозяев, и виды, географически широко распространенные и имеющие широкий круг хозяев. Им отмечены некоторые закономерности распространения миксоспоридий по различным группам рыб: например, то, что у рыб семейства тресковых, в отличие от камбаловых, миксоспоридии рода *Ceratomyxa* вообще отсутствуют, но, напротив, *Zschokkella hildae* отмечается в мочевом пузыре у всех представителей этого семейства, и что в целом фауна споровиков у камбаловых богатая, а у тресковых очень бедная. Однако при попытке проследить, от каких факто-

ров зависит зараженность рыб (филогенетических, экологических и пр.) Догель столкнулся с недостатком фактического материала. В завершение своей работы он отмечает, что виды миксоспоридий, описанные им из рыб Японского моря, характерны именно для данного района, и только 3 вида встречаются у европейских рыб.

М.М. Исакова-Кео (1952) опубликовала статью о паразитофауне угая (*Leuciscus brandti*), где были отмечены цисты миксоспоридии *Muxobolus marinus* на жабрах красноперки.

Первое сообщение о находке многостворчатых миксоспоридий в Японском море было сделано японскими учеными (Arai & Matsumoto, 1954), которые описали новый вид *Hexacapsula neothunni* из мышц тунца. Пораженная рыба имела нетоварный вид, на поверхности отмечались участки желеобразной консистенции, внутри которых находились белые цисты, содержащие огромное количество спор. Особенно сильно желеобразное разжижение мышц развивалось после смерти рыбы.

С.С. Шульман (1966), работая в заливе Посьета в конце 50-х гг. XX в., описал 8 новых видов миксоспоридий от рыб разных семейств.

В последние годы данные по распространению и хозяевам миксоспоридий дополнялись Т.Е. Буториной и Н.И. Скибой (2001), С.Е. Фроловой (2011а,б), Т.Е. Буториной (2015).

Всего к началу наших исследований в Японском море выявлено около 40 видов миксоспоридий.

ГЛАВА 3 ФАУНА МИКСОСПОРИДИЙ РЫБ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

Систематический список миксоспоридий рыб северной части Японского моря с учетом литературных данных насчитывает 128 видов миксоспоридий, относящихся к 22 родам, 13 семействам, 5 подотрядам, 2 отрядам.

После названия вида миксоспоридий приводится перечень хозяев, у которых он зарегистрирован, локализация, район обнаружения и краткое описание. Для большинства видов приводятся оригинальные рисунки. Все размерные показатели исследованных видов миксоспоридий и масштабы рисунков приведены в микронах. При указании исследованного материала в скобках указаны число исследованных и число зараженных рыб.

Отмеченные небольшие различия в строении и размерах спор из нашего материала и литературных данных связаны как с разными способами фиксации, так и с тем, что некоторые виды описывались из другого географического района или найдены у иного по систематическому положению хозяина.

Тип *Myxosporea* Bütschli, 1881 emend Schulman et Podlipaev, 1980

Отряд *Bivalvulida* Schulman, 1959

Подотряд *Sphaeromyxina* Lom et Noble, 1984

Семейство *Sphaeromyxidae* Lom et Noble, 1984

Род *Sphaeromyxa* Thélohan, 1892

***Sphaeromyxa balbiani* Thélohan, 1895 (рис. 2)**

Хозяин: *Taurocottus bergi* (у всех 4 вскрытых рыб).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: у мыса Белкина, глубина 60 м.

Описание. Вегетативные формы: крупные многоспоровые плазмодии, до 7 мм, овальной формы. Экто- и эндоплазма четко выражены. Панспоробласты двухспоровые.

Споры веретеновидные, прямые концы спор усечены. Полярные капсулы крупные, стрекательные нити скручены петлеобразно. Исчерченность едва заметна или совсем отсутствует. Шовный валик прямой, идет параллельно исчерченности. Длина спор 17.2-20.5, ширина 5.65-7.0, длина полярных капсул 5.0-6.5, их диаметр 3.8.

Литература: Асеева, 2005, 2008.

Примечания: вид был описан от *Trisopterus minutus* Linné из Кельтского моря (Thélohan, 1895). Позднее его отмечали более чем от 15 различных видов рыб из бассейна Атлантического океана (Davis, 1917; Kudo, 1919;

Lom 1969; Khan et al., 1986; Юрахно 1988; Lubat et al., 1989; Ковалева и др., 1993; Kratcha et al., 1996; Gracia et al., 1997). Н.Л. Асеевой споры этого вида обнаружены еще в Беринговом море у мягкого бычка *Malacocottus zonurus* Bean.

Исследованные нами споры отличаются от ранее описанных большей длиной и шириной.

Sphaeromyxa cottidarum Dogiel, 1948 (рис. 3)

Хозяева: *Hemitripterus villosus*, *Enophrys diceraus*, *Myoxocephalus stelleri*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: б. Андреева, б. Северная.

Описание (по Догелю, 1948). Вегетативные формы: небольшие плазмодии с двумя спорами (возможно, это выпавшие из плазмодия панспробласты).

Споры дуговидно изогнуты, крупные, концы притуплены, полярные капсулы крупные, расстояние между ними больше чем 6 мкм, стрекательные нити длинные и скручены петлеобразно. Длина спор 33-35, ширина 7-8, длина полярных капсул 10. По Жукову (1964) – длина спор 23.8-26.6, полярной нити 45.9-47.7.

Литература: Догель, 1948; Шульман, 1966; Буторина и Скиба, 2001; Буторина, 2015.

Примечание: вид зарегистрирован еще у бычков в Беринговом море (Жуков, 1964) и в Атлантическом океане (Lom, 2004).

Sphaeromyxa elegini Dogiel, 1948 (рис. 4)

Хозяин: *Eleginus gracilis* (19 из 60).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: б. Старка, б. Северная, б. Андреева, б. Ольга, Усурийский залив, р. Раздольная и р. Гладкая, глубина 0.5-10 м.

Описание (по Догелю, 1948). Вегетативные формы: небольшие округлые плазмодии, размером 18 x 10, содержащие две споры.

Споры дуговидно изогнуты, с притупленными концами. Поверхность створок имеет легкую исчерченность в продольном направлении. Стрекательные нити очень толстые и короткие, располагаются петлеобразно в полярных капсулах. Длина споры 15.0-22.5, ширина 4.0-6.5, длина полярной капсулы 5.0-7.6, длина полярной нити 26.

Литература: Догель, 1948; Шульман, 1966; Асеева, 2000, 2008; Буторина и Скиба, 2001; Буторина, 2015.

Примечание: вид был обнаружен еще у этого же хозяина в Охотском море (Асеева, 2002; Фролова, 2011а).

Sphaeromyxa exneri Awerinsew, 1913 (рис. 5)

Хозяин: *Sarritor leptorhynchus* (3 из 6).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: пр. Старка, глубина 15 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры вытянуты, слегка изогнуты, тупо закруглены на полюсах. Стороны створок почти параллельны друг другу. Шовная линия S-образно изогнута. Полярные капсулы овальные, несколько сужаются на дистальном конце. Полярная нить тонкая и длинная, образует продольные неупорядоченные петли. Длина спор 21.0-24.4, ширина 3.2-4.0, длина полярных капсул 8.5-9.0, их диаметр 2.8.

Литература: Асеева, 2008.

Примечания: вид был описан от плоскоголова *Thrysanophrys japonicus* Tilesius из Индийского океана (Awerinzew, 1913).

Исследованные нами споры отличаются от ранее описанных большей изогнутостью створок. Несмотря на небольшие различия в строении и форме спор, их морфология и размеры в целом совпадают с указанными в первоописании. Поэтому принадлежность найденных нами спор к *Sphaeromyxa exneri* не вызывает сомнения.

Sphaeromyxa hellandi Auerbach, 1909 (рис. 6)

Хозяин: *Freemanichthys thompsoni* (13 из 14).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: Татарский пр., б. Ольга, глубина 12-100 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры спирально закручены, поэтому при определенном их положении одна сторона створки выглядит изогнутой больше, чем другая. Полюса спор сужены и тупо закруглены. Крупные полярные капсулы овальные, слегка сужены на дистальном конце. Расстояние между ними 5.9-6.0. Полярная нить толстая и короткая. Длина спор 17.3-22.3, ширина 4.0-5.3, длина полярных капсул 6.5-8, их ширина 2.7.

Литература: Асеева, 2008.

Примечания: вид был описан от морской щуки *Molva molva* Linné из Атлантического океана (Норвежское побережье) (Auerbach, 1909b). Отмечен в Кельтском море у берикса *Beryx scolopax* Cuvier (Гаевская и Ковалева, 1975, 1984) и у разных рыб в Индийском океане (Kalavati & MacKenzie, 1999).

Найденные нами споры отличаются несколько меньшими размерами по сравнению с указанными в описании разных авторов (Auerbach, 1909b; Полянский, 1955; Гаевская и Ковалева, 1984).

Sphaeromyxa hexagrammi Dogiel, 1948 (рис. 7)

Хозяева: *Hexagrammos octogrammus* (2 из 11; по Догелю 3 из 12), *H. stelleri* (3 из 16), *Pleurogrammus azonus* (16 из 73).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: пр. Старка, б. Алексеева, б. Андреева, б. Северная, зал. Восток, глубина 5-25 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры дуговидно изогнуты. Обе стороны створок изогнуты в одном направлении, причем одна из них изогнута больше, чем другая. Полюса спор несколько сужены и усечены. Створки исчерчены в направлении, параллельном слабо изогнутому шву. Овальные полярные капсулы несколько сужены на дистальном конце. Стрекательные нити свернуты в продольные петли. Длина спор 18.0-21.5, ширина 4.2-5.4, длина полярных капсул 6.0-7.3, их диаметр 3.0-3.5.

Литература: Догель, 1948; Буторина и Скиба, 2001; Асеева, 2008; Буторина, 2015.

Примечание: был обнаружен еще Н.Л. Асеевой в Охотском море у северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monoptygius* Pallas.

Sphaeromyxa japonica Aseeva, 2002 (рис. 8)

Хозяева: *Triglops scepticus* (3 из 16), *T. jordani* (3 из 4), *Eurymen gyrinus* (3 из 4).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около б. Рудная, глубина 55 м.

Описание. Вегетативные формы: крупные плазмодии, размеры которых достигают до 5 мм. Содержат большое число спор. Экто- и эндоплазма плохо различимы.

Споры почти прямые, стороны створок параллельны друг другу. Полюса спор резко усечены. Створки большинства спор лишены исчерченности, но у некоторых экземпляров она слабо просматривается. Шовная линия несколько изогнутая, проходит из одного края споры к противоположному. Полярные нити тонкие и длинные, располагаются в капсулах в виде продольных петель. Длина спор 18.5-23.7, ширина 4.3-4.5, длина полярных капсул 5.0-6.3, их диаметр 3.8.

Литература: Асеева, 2002; Асеева, 2005, 2008.

Примечание: вид зарегистрирован Н.Л. Асеевой еще в Охотском море у *Malacocotus zonurus* Bean.

Sphaeromyxa parva Dogiel, 1948 (рис. 9)

Хозяева: *Cololabis saira* (по Догелю 3 из 10), *Pholis picta* (по Догелю 2 из 8).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: б. Андреева.

Описание (по Догелю, 1948). Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры небольших размеров, слегка изогнуты в одном направлении (при этом одна сторона почти прямая, другая выпуклая), с притупленными полюсами. Длина спор 15-17, ширина 4, длина полярных капсул 5.

Литература: Догель, 1948; Шульман, 1966.

Sphaeromyxa solomoni Aseeva, 2002 (рис. 10)

Хозяева: *Gymnocanthus pistilliger* (4 из 16), *Enophrys diceraus* (4 из 7).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: б. Старка, б. Нарва, зал. Посыета, глубина до 15 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры веретеновидные, несколько спирально закручены, в связи с чем шовная линия слегка S-образно изогнута. Концы спор сужены и закруглены. На створках имеется слабая исчерченность, идущая параллельно шву. Полярные капсулы грушевидные, стрекательные нити тонкие, многократно свернуты в неупорядоченные продольные петли. Длина спор 25.0-27.7, ширина 5.4-7.2, длина полярных капсул 9.4-11.5, их ширина 3.4-3.9.

Литература: Aseeva, 2002; Асеева, 2005, 2008.

Примечание: этот вид зарегистрирован Н.Л. Асеевой еще в Охотском море у *Gymnocanthus herzensteini*.

***Sphaeromyxa* sp.** (рис.11)

Хозяева: *Oncorhynchus keta* (1 из 70), *O. masou* (1 из 93).

Локализация: мочевого пузыря.

Места обнаружения: б. Ольга, р. Аввакумовка, глубина 2-5 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры дуговидно изогнутые с зауженными концами. Длина спор 27-30, ширина 5.0-6.4, длина полярных капсул 10, их диаметр 3.8.

Литература: Асеева, 2000, 2008.

Виды рода *Sphaeromyxa* встречаются практически во всех океанах в основном в желчных пузырях разных морских рыб (Шульман, 1966; Lom, 2004). Найденные в Японском море 10 видов этого рода зарегистрированы у рыб 9 семейств. При этом только у представителей сем. Cottidae паразитируют 4 вида этого рода, у Agonidae 2, а у рыб из остальных 7 семейств – по одному виду.

Sphaeromyxa sp. можно считать случайным паразитом лососевых (см. ниже). *S. japonica* и *S. parva* найдены у рыб 2 семейств, остальные отмечены только у представителей 1 семейства хозяев.

Два вида – *S. parva*, и *Sphaeromyxa* sp. вне бассейна Японского моря не обнаружены, *S. japonica*, *S. hexagrammi*, *S. solomoni* и *S. elegini*, помимо Японского найдены еще у рыб Охотского моря. Оставшиеся 4 вида имеют более широкое распространение.

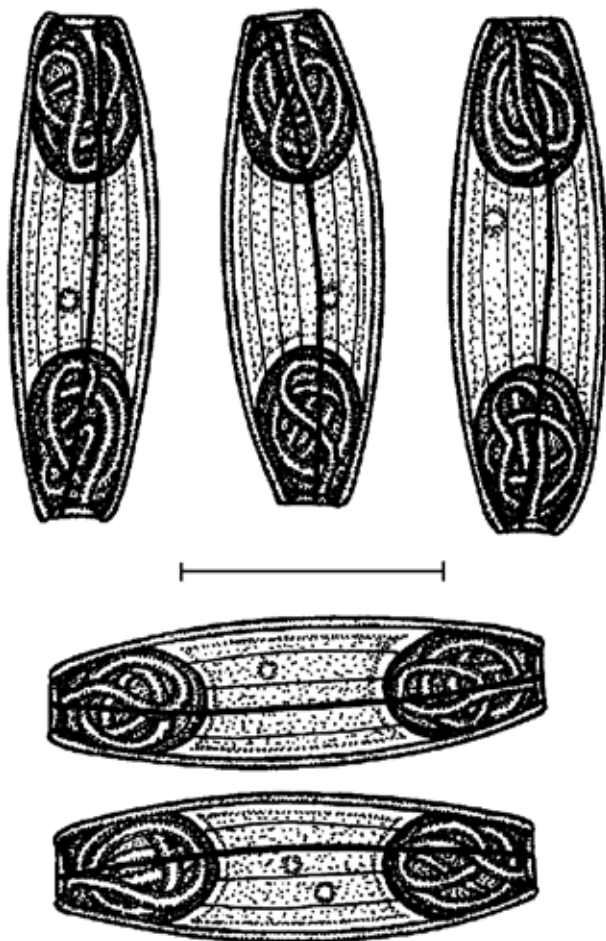


Рис. 2. *Sphaeromyxa balbiani* (споры) (из: Жуков, 1964)

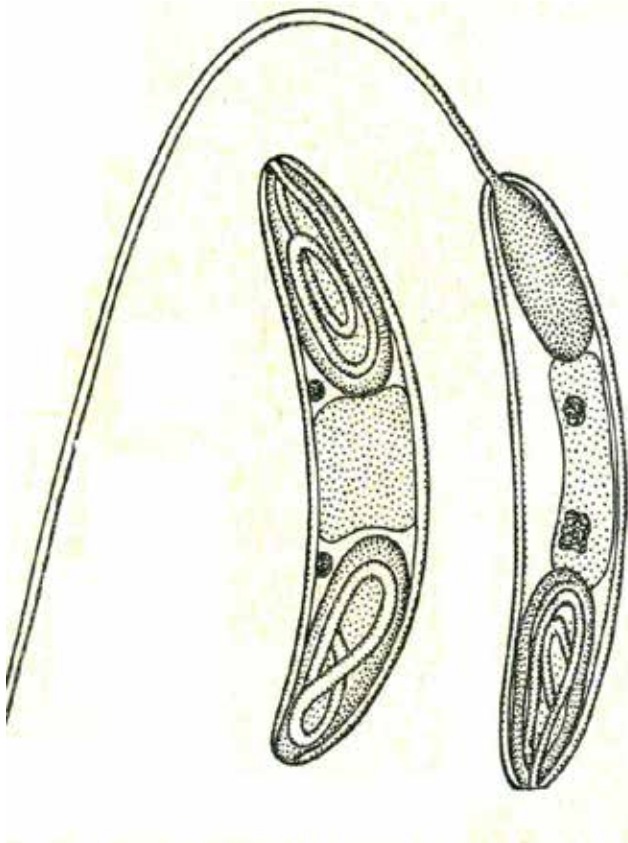


Рис. 3. *Sphaeromyxa cottidarum* (споры) (из: Жуков, 1964)

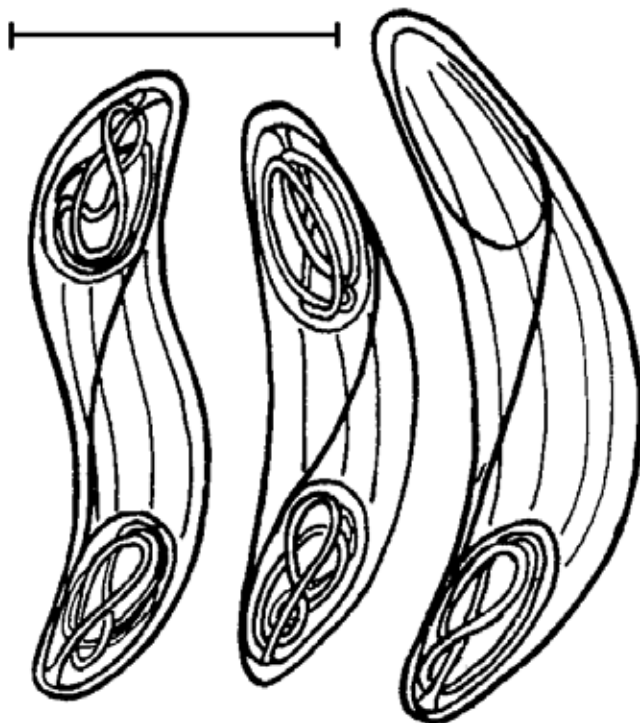


Рис. 4. *Sphaeromyxa elegini* (споры)

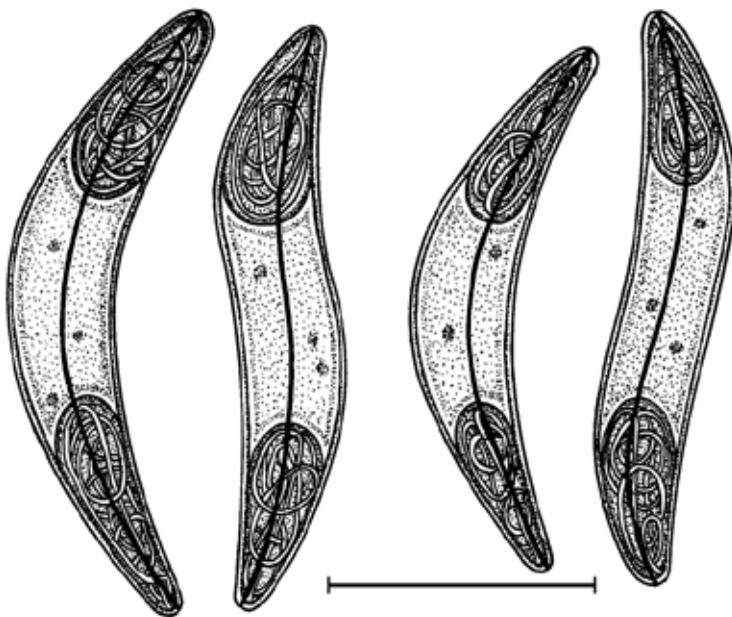


Рис. 5. *Sphaeromyxa exneri* (споры)

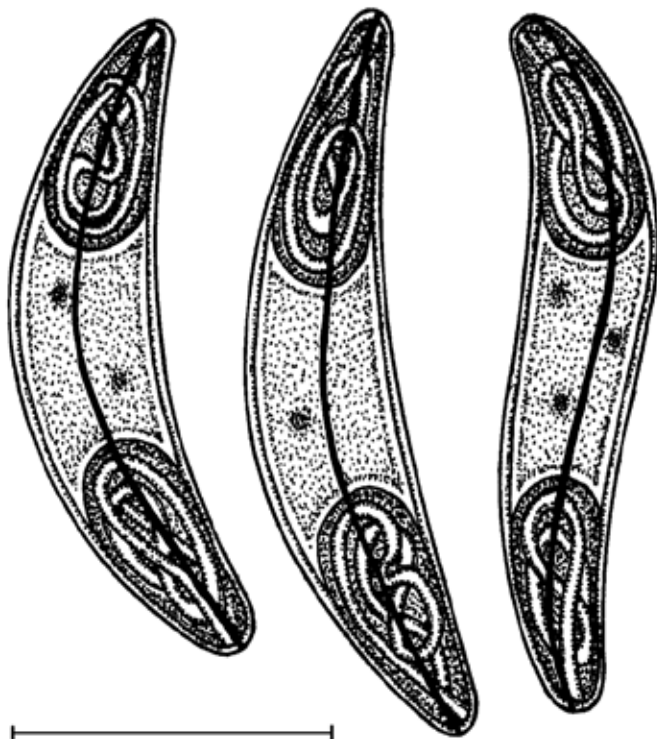


Рис. 6. *Sphaeromyxa hellandi* (споры)

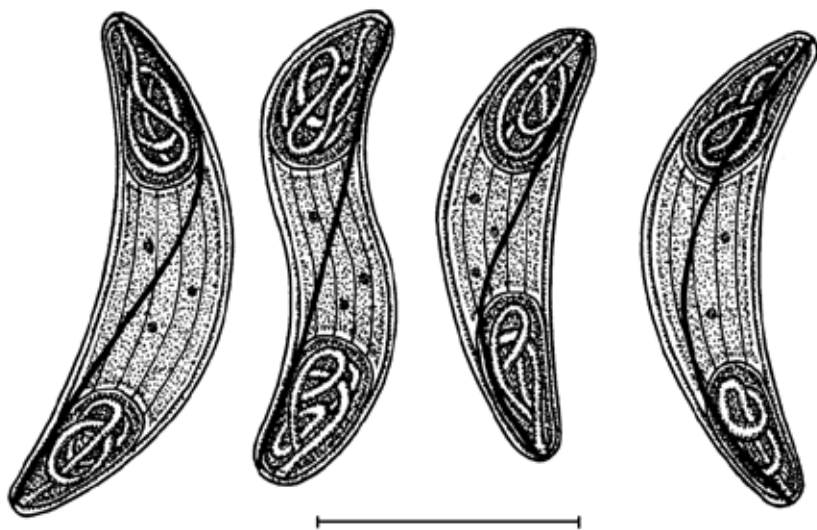


Рис. 7. *Sphaeromyxa hexagrammi* (споры)

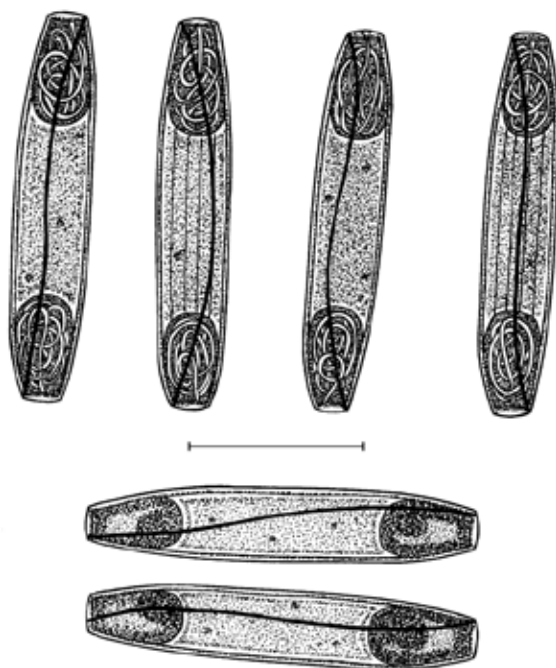


Рис. 8. *Sphaeromyxa japonica* (споры)



Рис. 9. *Sphaeromyxa parva* (споры) (из: Догель, 1948)

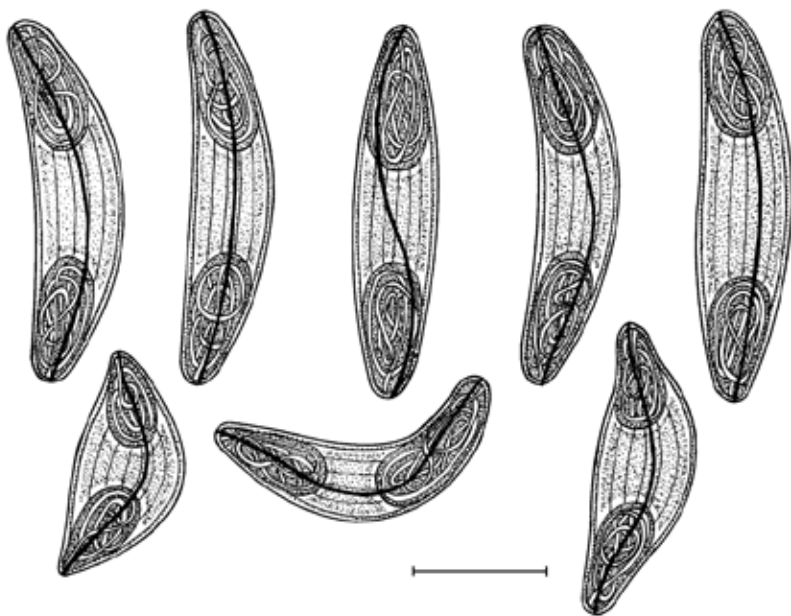


Рис. 10. *Sphaeromyxa solomoni* (споры)

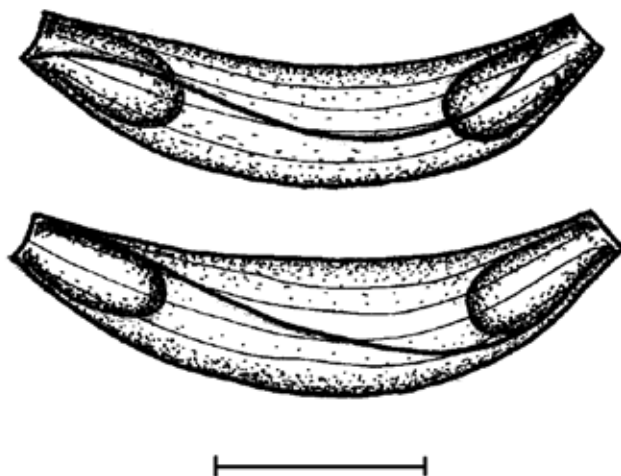


Рис. 11. *Sphaeromyxa* sp. (споры)

Подотряд *Vipolarina* Tripathi, 1949, emend. Schulman, 1959

Семейство *Myxididae* Thélohan, 1892

Род *Myxidium* Bütschli, 1882

Myxidium crassum Fujita, 1923 (рис. 12)

Хозяин: *Eopsetta grigorjewi*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около о. Хоккайдо.

Описание. Вегетативные формы: не известны.

Споры веретенообразные, слегка изогнутые, с небольшим вздутием посередине. Полюса спор заострены. Стенки спор толщиной до 1 мкм, лишены исчерченности. Шовная линия не замечена, однако по изогнутости спор можно предположить, что она S-образная. Полярные капсулы благодаря спиральной закрученности спор расположены под углом к продольной оси спор, расстояние между полярными капсулами больше их длины. Длина спор 19-21, ширина 9, толщина 10-12, длина полярных капсул 4-5.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: никем, кроме автора вида, не регистрировался.

Myxidium clidodermatis Fujita, 1923 (рис. 13)

Хозяин: *Clidoderma asperrimum*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около о. Хоккайдо.

Описание. Вегетативные формы: молодые плазмодии имеют сферическую форму, зрелые плазмодии размером 30x20, имеют удлинненно-овальную форму и одну тупоконечную псевдоподию.

Споры во всех плоскостях удлинненные, несколько вздуты посередине. Полюса спор заострены и S-образно изогнуты. Створки тонкие и мягкие, шовная линия тонкая, едва заметная. В спороплазме два ядра. Полярные капсулы мелкие, грушевидной формы. Длина спор 16-19, ширина 7-10, толщина 6-8, длина полярных капсул 3.2.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: никем кроме автора вида, не регистрировался.

Myxidium fusiforme Fujita, 1923 (рис. 14)

Хозяин: *Sebastes flammeus*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около о. Хоккайдо.

Описание. Вегетативные формы: одно-двуспоровые плазмодии неправильной формы, размером 20, эктоплазма тонкая, прозрачная, мелкогранулированная.

Споры веретеновидные, совершенно прямые со всех сторон, спереди несколько заостренные концы и створки вздуты в средней части. Створки равные толстостенные легкие с тонким швом. Полярные капсулы удлинненно-овальные в 1/3 длины споры каждая. В саркоплазме два ядра, лежащие в центре. Длина спор 30, ширина 9, длина полярных капсул 9 ширина 3, длина полярной нити 50.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: никем, кроме автора вида, не регистрировался.

Myxidium incurvatum Thélohan, 1892 (рис. 15)

Хозяева: *Podothecus sturioides* (4 из 11), *Sebastes minor* (4 из 6), *Syngnathus schlegeli* (по Догелю 1 из 11).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: пр. Старка, б. Алексева, б. Андреева, глубина 5-15 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры веретеновидные, вытянутые, S-образно изогнутые. Полюса спор заострены, винтообразно закручены. Шовная линия S-образно изогнутая. Полярные капсулы грушевидные. Длина спор 15.4-17, ширина 6.7-8.0, длина полярных капсул 5.5-6.6, их диаметр 2.5-3.6. Амебоидный зародыш располагается в центре споры.

Литература: Догель, 1948; Асеева, 2008.

Примечания: паразит описан от лобана из Средиземного моря (Thélohan, 1892). Широко распространен в Тихом и Атлантическом океанах, в Средиземном, Баренцевом, Белом морях (Thélohan, 1895; Kudo, 1919; Noble, 1941; Базиликова, 1932; Шульман и Шульман-Альбова, 1953; Пет-

рушевский и Шульман, 1958; Жуков, 1964; Шульман, 1966; Гаевская и Ковалева, 1975). Возможно, является сборным (Шульман, 1966).

Для первых двух из указанных хозяев микроспоридия отмечается впервые

Myxidium japonicum Dogiel, 1948 (рис. 16)

Хозяева: *Myoxocephalus jaok* (2 из 35), *Gymnocanthus pistilliger* (3 из 16), *Liparis niger* (4 из 10), *Acantopsetta nadeshnyi* (1 из 10), *Lepidopsetta mochigarei* (1 из 21), *Cleisthenes herzensteini* (4 из 73), *Hippoglossoides dubius* (4 из 70), *H. Ellassodon*, *Limanda punctatissima* (1 из 43), *L. aspera* (3 из 90), *Pseudoleuronectes yokohamae* (29 из 126), *Liopsetta obscura* (3 из 37), *L. mochigarei*, *Bero elegans* (2 из 3; по Догелю 2 из 8), *Gymnocanthus herzensteini* (3 из 16; по Догелю 3 из 7), *Hemitripterus villosus* (1 из 2; по Догелю 1 из 5), *Enophris diceraus* (по Догелю 1 из 2), *Myoxocephalus brandti* (по Догелю 1 из 3), *M. stelleri*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: б. Кит, б. Северная, о. Путятин, пролив Старка, зал. Посъета, о. Аскольд, глубина 2-45 м, Татарский пр.

Описание. Вегетативные формы: овальные плазмодии, 13.6-14.5, содержащие две споры.

Споры веретенообразные, с заостренными полюсами, сильно S-образно изогнутые. Стенки створок могут быть параллельными друг другу или слегка выпуклыми. Шовная линия S-образно изогнута. Расстояние между полярными капсулами либо равно, или несколько больше их длины. Длина спор 14.0-20.0, ширина 6.6-8.0, длина полярных капсул 4.0.

Литература: Догель, 1948; Буторина и Скиба, 2001; Асеева, 2005, 2008; Фролова, 2011б.

Примечания: паразит отмечен еще в Охотском и Беринговом морях – у камбаловых рыб и *Liparis ochotensis* (находки Н.Л. Асеевой).

У рыб семейства камбаловых размеры спор крупнее, чем у остальных видов рыб.

Myxidium licodae Aseeva, 2003 (рис. 17)

Хозяин: *Lycodes raridens* (2 из 3).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: Татарский пр., глубина 90 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры веретеновидные, с заостренными полюсами, сильно S-образно изогнуты. Стенки створок параллельны друг другу в средней части споры при рассмотрении их со стороны шва, но кажутся выпуклыми при рассмотрении в другом ракурсе. На поверхности створок имеются ребрышки, переходящие с одной створки на другую. Эти ребрышки образуют петлю на каждом полюсе, проходящую над полярной капсулой. На каждой створке петли соединены идущими по диагонали продольными ребрышками. Шов-

ная линия S-образно изогнута. Полярная нить образует 6-7 витков. Из-за сильной изогнутости споры иногда создается впечатление, что полярные капсулы неравной величины. Длина спор 12.8-16.6, ширина 8.0-9.4, длина полярных капсул 5.0-6.6, их диаметр 3.2.

Литература: Асеева, 2003а, 2008.

Примечание: этот вид найден Н.Л. Асеевой еще у тихоокеанского побережья Северных Курил у ликода Бражникова *Lycodes brashnikovi* и у одноцветного ликода *L. concolor* Gill et Townsend из Охотского моря.

***Myxidium microcapsulare* Fujita, 1923 (рис. 18)**

Хозяин: *Atheresthes evermanni*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: сферической формы с псевдоподией, общей длиной 43 и шириной 21. Эктоплазма хорошо выражена, особенно по псевдоподии, эндоплазма мелкозернистая, непрозрачная.

Споры веретеновидные, со спирально закрученными створками и сравнительно слабо заостренными полюсами. Стенки тонких размеров в центральной части споры параллельно друг другу. Шовная линия S-образно изогнута. Полярные капсулы мелкие, грушевидной формы, расположены под некоторым углом к продольным оси споры. Расстояние между полярными капсулами в 2.0-2.5 раза превышает их длину.

Длина спор 16.0-19.0, ширина 8.0-11.0, толщина 9-12. Размер полярных капсул 4.0 x 3.0.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: никем, кроме автора вида, не регистрировался.

***Myxidium oncorhynchi* Fujita, 1923 (рис. 19)**

Хозяин: *Oncorhynchus masou*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: р. Исикари (о. Хоккайдо).

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: плазмодии на стадии споруляции шаровидной формы, 27 в диаметре. Эндоплазма мелкозернистая, с примесью крупных, полупрозрачных и бесцветных шариков. В плазмодии формируется 2 споры.

Споры во фронтальной проекции эллиптические, в латеральной – веретенообразные, без изгибов, тупо закругленные на концах. Створки тонкие, равносторонние, в месте соединения образуют более или менее выступающий гребнем шовный валик. Створки исчерчены 4 или 5 линиями, идущими параллельно друг другу и шовному валику. Длина спор 11-12, ширина 5-8 и толщина 3-5. Полярные капсулы от овальных до шаровидных, 3-4 в длину. Полярная нить около 45.

Литература: Fujita, 1923.

Myxidium oshroense Fujita, 1923 (рис. 20)

Хозяева: *Paralichthys olivaceus*, *Platichthys stellatus* (17 из 66), *Glyptocephalus stelleri* (4 из 84), *Pseudopleuronectes herzensteini* (2 из 62), *Lepidopsetta mochigarei*, *Limanda aspera*.

Локализация: желчный пузырь, внутренние органы.

Места обнаружения: пр. Старка, б. Алексеева, зал. Посъета, о. Аскольд, б. Серебрянка, б. Нарва, , глубина 5-45 м, б. Северная, район о. Хоккайдо.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры веретенообразные, S-образно изогнуты, с заостренными полюсами. Стенки створок тонкие, параллельны друг другу при рассматривании спор в одном ракурсе, и расширены при рассмотрении под другим углом. Шовная линия тонкая, S-образно изогнутая. Полярные капсулы грушевидные, расположены под углом к продольной оси споры. Длина споры 10-14 ширина 6.5-8.0, длина полярных капсул 3.5-4.0.

Литература: Fujita, 1923; Асеева, 2008; Буторина, 2015.

Примечание: Н.Л. Асеевой паразит найден еще в Охотском море у звездчатой и малоротой камбал.

Myxidium oviforme Parisi, 1912 (рис. 21)

Хозяин: *Theragra chalcogramma* (2 из 26).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около б. Рудная, глубина 60 м.

Описание. Вегетативные формы: нами не найдены.

Споры прямые, расширенные в центральной части. Полюса спор закруглены. Шовная линия несколько изогнута, створки исчерчены параллельно шовной линии. Грушевидные полярные капсулы сужены к концам. Длина споры 9.8-13.5, ширина 7.2-9.3, длина полярных капсул 3.4-4.6.

Литература: Асеева, 2008.

Примечания: вид описан от балтийской трески *Gadus morhua calaris* Linné у берегов Норвегии (Parisi, 1912). Широко распространен у разных рыб (Шульман и Шульман-Альбова, 1953; Полянский, 1955; Шульман, 1956, 1966; Жуков, 1964; Коновалов и др., 1970; Асеева, 2002).

Найденные нами споры отличаются от описанных ранее (Parisi, 1912; Kudo, 1919) незаостренными дистальными полюсами.

Myxidium rarum Aseeva, 2003 (рис. 22)

Хозяева: *Sebastes owstoni* (2 из 2 обследованных).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: Татарский пр., глубина 40 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры веретеновидные, удлинённые, с вытянутыми и заостренными полюсами, на которых имеются крышечки. Полярные капсулы длинные. Количество витков полярной нити – 8-10. У молодых спор заметны ядра в амёбидном зародыше. Створки спор имеют продольную исчерченность.

Длина спор 13.0-16.0, их ширина 3.0-4.0, длина полярных капсул 4.5-5.0, их диаметр 2.0-2.2.

Литература: Асеева, 2003а, 2008.

Примечание: Н.Л. Асеевой эта микоспоридия обнаружена еще в Охотском море у тихоокеанского клювача *Sebastes alutus* Gilbert.

Myxidium salmonis Kulakowskaja, 1954

Хозяева: *Salvelinus malma* (2 из 47), *S. leucomaenis* (2 из 25).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: р. Единка.

Литература: Ермоленко, 1992; Ермоленко и др., 1998.

Примечание: паразит встречается в основном у лососеобразных рыб Голарктики (Донец и Шульман, 1984).

Myxidium salvelini Konovalov et Schulman, 1966

Хозяева: *Oncorhynchus masou* (7 из 93), *Salvelinus malma* (2 из 47), *S. leucomaenis* (1 из 25).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: р. Единка.

Литература: Ермоленко, 1992; Ермоленко и др., 1998.

Примечание: паразитирует у нескольких видов лососевых рыб бассейнов дальневосточных морей (Донец и Шульман, 1984).

Myxidium theragrae Fujita, 1923 (рис. 23)

Хозяева: *Theragra chalcogramma* (19 из 26; по Догелю 5 из 9), *Gadus macrocephalus* (2 из 14), *Eleginus gracilis* (4 из 60).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: Татарский пр., Амурский зал., о. Аскольд, б. Старка, глубина 5-45 м, около о. Путятин и о. Хоккайдо.

Описание. Вегетативные формы: округлые или вытянутые плазмодии размером 16.0-18.5.0. Эктоплазма и эндоплазма плохо различимы, в эндоплазме имеются крупные жировые гранулы. В плазмодиях образуются две споры.

Споры веретенообразные, изогнутые, с небольшим вздутием посередине. Полюса спор несколько заострены. Шовная линия несколько изогнута. Полярные капсулы грушевидные. Длина спор 12.8-15.3, ширина 5.8-6.8, длина полярных капсул 4.1-5.3, их диаметр 2.7-2.9.

Литература: Fujita, 1923; Догель, 1948; Диденко, 1994; Асеева, 2002, 2008; Михайлов, 2002.

Примечание: вид зарегистрирован Н.Л. Асеевой (2002) еще у трески, минтая, сайки и наваги в Беринговом и у минтая и трески в Охотском море у берегов Сахалина.

Myxidium tsudae Fujita, 1923 (рис. 24)

Хозяева: *Sebastes taczanowskii* (2 из 9), *Sebastolobus macrochir*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: около о. Хоккайдо, зал. Петра Великого.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: небольшие (23 мкм в диаметре) округлые плазмодии. В плазмодиях образуется обычно 2 споры.

Споры веретенообразные, по Догелю (1948) в средней части заметно расширены. Створки и шовная линия S-образно изогнуты. Поверхность створок имеет легкую исчерченность, направленную параллельно шовной линии. Полярные капсулы вытянутые, заостренные. Длина спор 16-19 (по Догелю -14-6), ширина 8-9 (5-6), длина полярных капсул 4 (3), диаметр 3, длина полярной нити 28.

Литература: Fujita, 1923; Догель, 1948; Буторина и Скиба, 2001.

Представители рода *Myxidium* являются паразитами желчного и мочевого пузыря (реже – мочеточников и почек) морских, проходных и пресноводных рыб (Шульман, 1966). Зарегистрированные в Японском море 15 видов этого рода четко разбиваются на 2 группы – пресноводные (3 вида, паразитирующие у лососевых рыб – *M. oncorhynchi*, *M. salmonis* и *M. salvelini*) и морские (остальные 12 видов, найденные у представителей 9 семейств). В пользу такого утверждения говорит то, что указанные для лососевых виды рода *Myxidium* встречались у них до катадромных миграций и в первые недели пребывания в море. Только в одном случае мы нашли *M. salmonis* у совершающей анадромную миграцию кунджи – вида рыб, который в море придерживается опресненных прибрежных зон моря (Ермоленко и др., 1998).

Наибольшее количество видов *Myxidium* – 5 – найдено у рыб сем. Pleuronectidae. Четыре вида заражают рыб сем. Sebastidae, 3 – Salmonidae, 2 – Gadidae. У видов остальных 6 семейств найдено только по одному из этих паразитов.

Myxidium japonicum отмечен у рыб 4 семейств, *M. incurvatum* и *M. salmonis* – 3, остальные 12 видов – у представителей только одного семейства. Только для Японского моря известны *M. crassum*, *M. chilodermatis*, *M. fusiforme*, *M. microcapsularis*, *M. tsudae*. В бассейне Тихого океана найдены *M. japonicum*, *M. licodae*, *M. oshroense*, *M. oncorhynchi*, *M. rarum*, *M. theragrae*, *M. salvelini*. Три оставшихся вида имеют более широкое распространение.

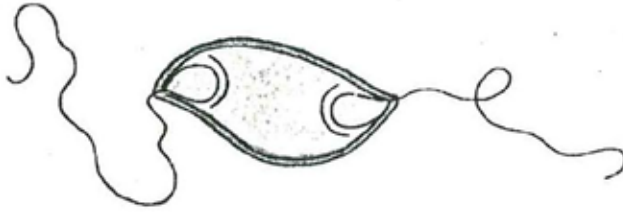


Рис. 12. *Myxidium crassum* (спора) (из Fujita, 1923)

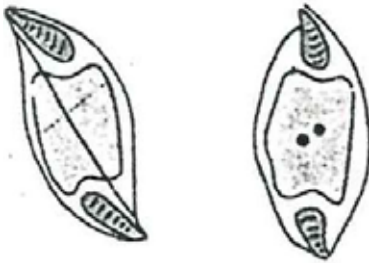


Рис.13. *Myxidium clidodermalis* (споры) (из: Fujita, 1923)

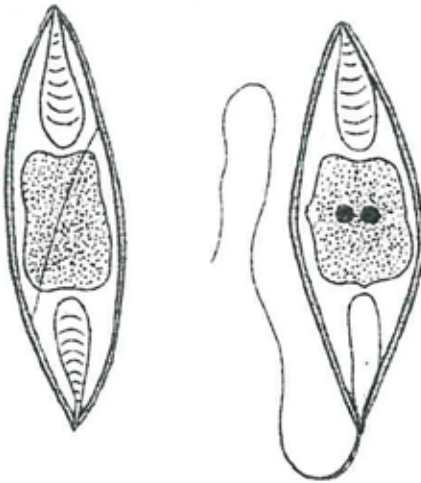


Рис. 14. *Myxidium fusiforme* (споры) (из: Fujita, 1923)

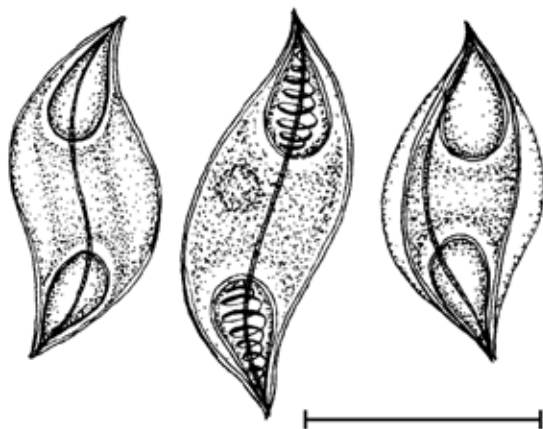


Рис. 15. *Myxidium incurvatum* (споры)

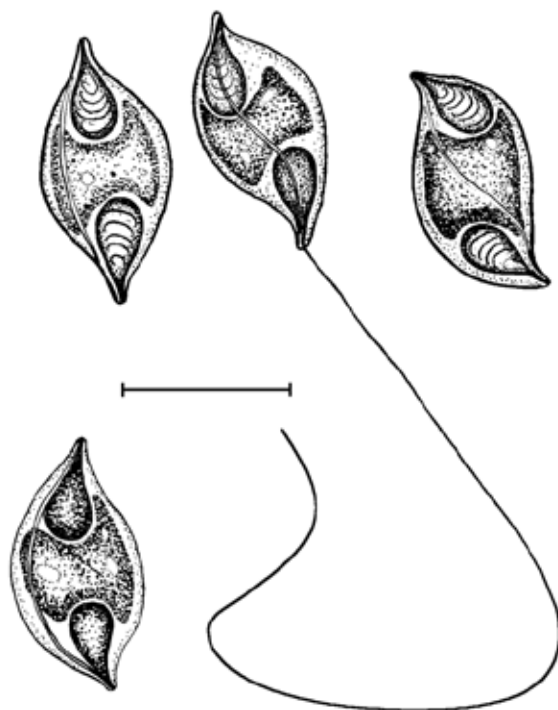


Рис. 16. *Myxidium japonicum* (споры)

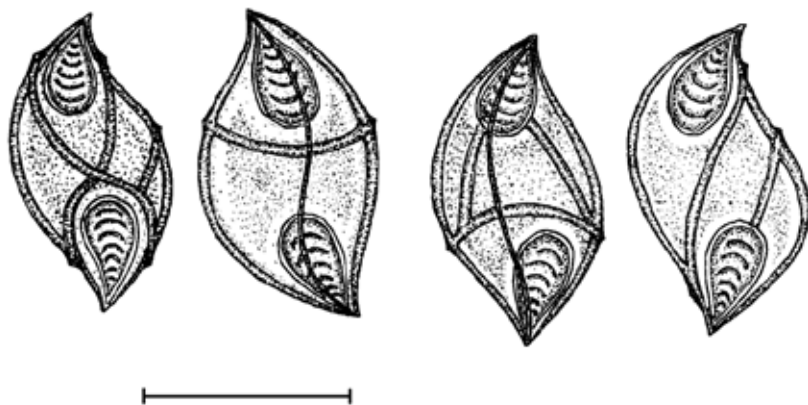


Рис. 17. *Muxidium licodae* (споры)

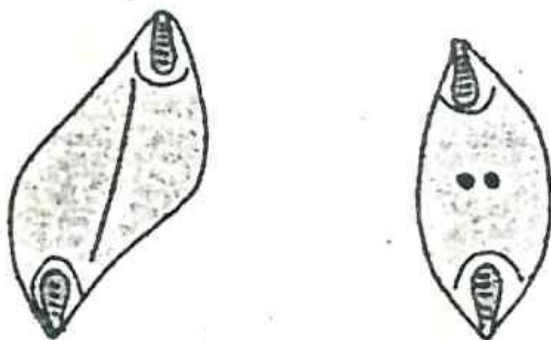


Рис. 18. *Muxidium microcapsulare* (споры) (из: Fujita, 1923)



Рис. 19. *Muxidium oncorhynchi* (спора) (из: Fujita, 1923)

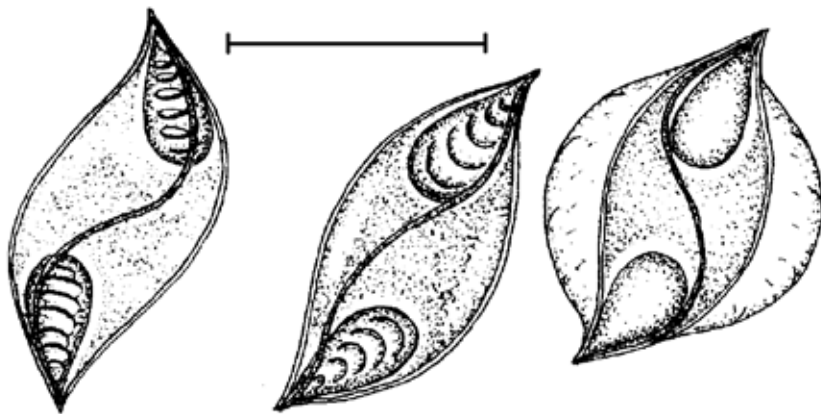


Рис. 20. *Muxidium oshroense* (споры)

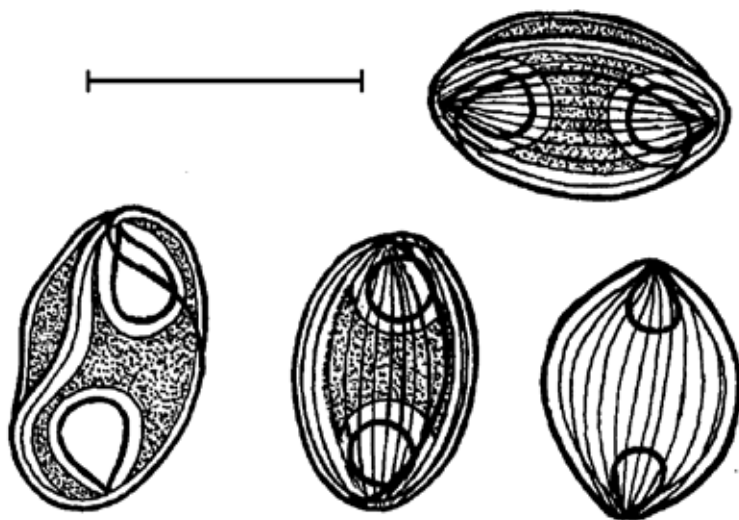


Рис. 21. *Myxidium oviforme* (споры)

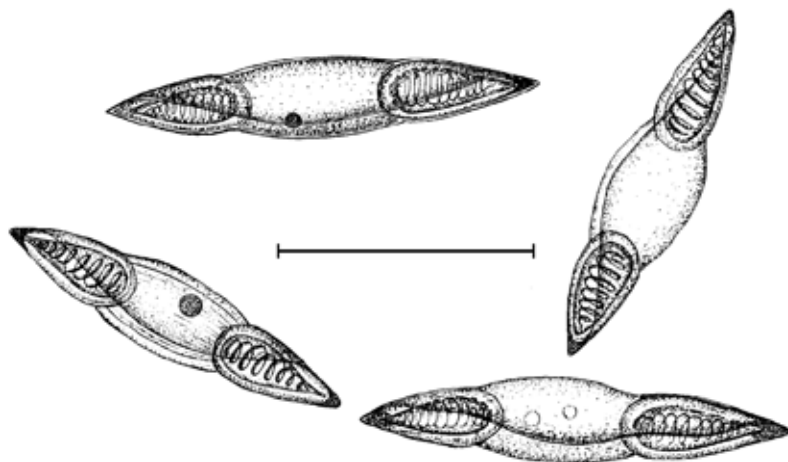


Рис. 22. *Myxidium rarum* (споры)

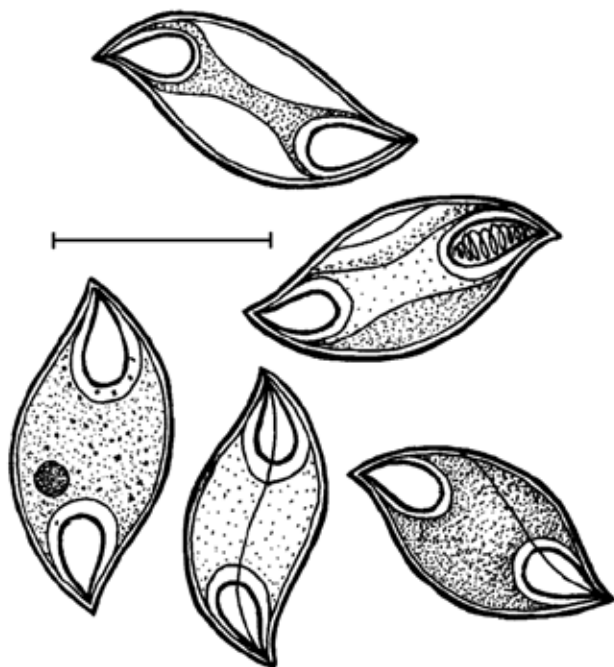


Рис. 23. *Muxidium theragrae* (споры)

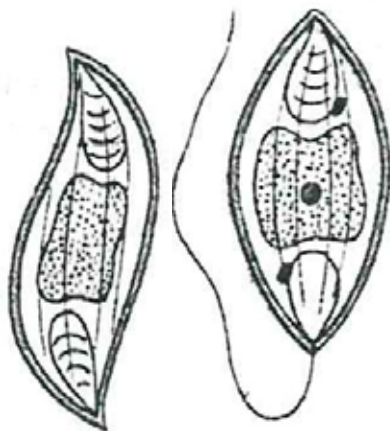


Рис. 24. *Muxidium tsudae* (споры) (из: Fujita, 1923)

Род *Zschokkella* Auerbach, 1909

***Zschokkella hildae* Auerbach, 1909 (рис. 25)**

Хозяева: *Gadus macrocephalus* (1 из 14), *Theragra chalcogramma* (5 из 26).

Локализация: мочевого пузыря, почки.

Места обнаружения: Уссурийский зал., Амурский зал., пр. Старка, Татарский пр., глубина 5-45 м.

Описание. Вегетативные формы: округлые или овально-удлиненные плазмодии. Эктоплазма хорошо выражена, эндоплазма мелкозерниста. В плазмодиях образуются две-три споры.

Споры крупные, полусферические. Створки гладкие, в плоскости шва с заостренными полюсами. Шовная линия изогнута. Амебoidalный зародыш заполняет всю свободную от полярных капсул полость споры. Полярные капсулы открываются на некотором расстоянии от переднего конца споры. Длина спор 11.0-20.0, ширина 6.0-12.0, диаметр полярных капсул 3.0-5.0.

Литература: Асеева, 2002, 2008; Михайлов, 2002.

Примечание: вид описан от балтийской трески *Gadus morhua calaris* Linné у берегов Норвегии (Auerbach, 1909c). Широко распространен в Белом, Баренцевом, Карском морях, Атлантическом и Тихом океанах в основном у тресковых рыб (Шульман, 1966; Асеева, 2002).

***Zschokkella russelli* Tripathi, 1948 (рис.26)**

Хозяин: *Hexagrammos stelleri* (1 из 26).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: пр. Старка, глубина 15 м.

Описание. Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры эллипсоидные с закругленными концами, створки спор умеренно тонкие. Шовная линия S-образно изогнута. Параллельно ей идет легкая исчерченность, но встречаются споры и без исчерченности. Амебoidalный зародыш заполняет центральную часть споры. Полярные капсулы сферические, со слегка оттянутыми передними концами. Длина спор 12.6-15.9, ширина 7.9-9.9, диаметр полярных капсул 3.9-4.6.

Литература: Асеева, 2008.

Примечания: вид описан от трехусого морского налима *Gaidropsarus vulgaris* (Cloquet) из Атлантического океана у берегов Плимута (Tripathi, 1948). Н.Л. Асеевой обнаружен у зайцевого (или красного) терпуга *Hexagrammos lagocephalus* (Pallas) в Охотском море.

В целом морфология спор исследованного материала совпадает с первоописанием, отличаясь лишь более округлой формой.

***Zschokkella* sp. (рис. 27)**

Хозяин: *Pseudopleuronectes herzensteini* (1 из 62).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: б. Кит, глубина 25 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры округлые в плоскости шва, створки спор равные, сферические. Полярные капсулы мелкие, открываются в разные стороны у переднего полюса на значительном расстоянии друг от друга. Амебoidalный зародыш не имеет постоянного места. Длина спор 9.0-10.0, ширина 8.3-9.0, диаметр полярных капсул 1.3-1.5.

Литература: Асеева, 2008.

Представители рода *Zschokkella* являются паразитами желчного и мочевого пузырей морских и пресноводных рыб (Шульман, 1966). Отмеченные нами паразиты явно морского происхождения. Из них *Z. hildae* найдена у рыб в бассейнах Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого, а *Z. russeli* – Тихого и Атлантического океанов.

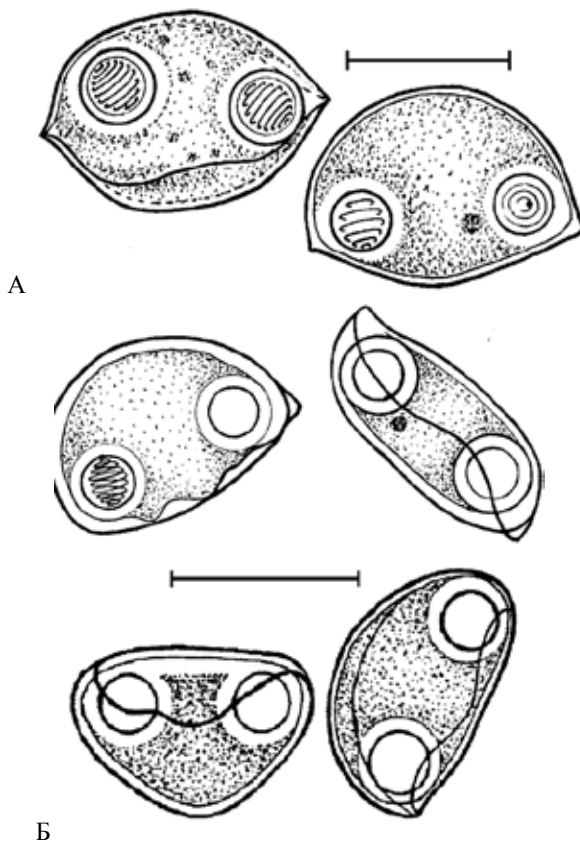


Рис. 25. *Zschokkella hildae* (А – из трески; Б – из минтая)

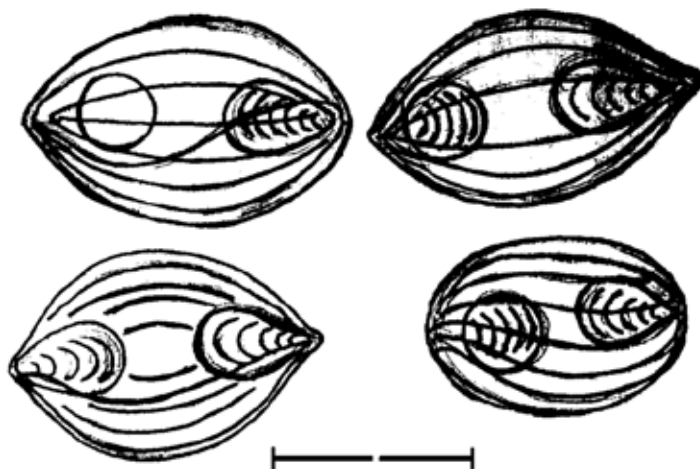


Рис. 26. *Zschokkella russelli* (споры)

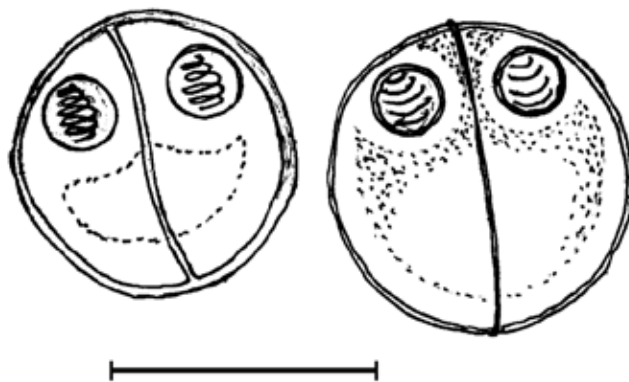


Рис. 27. *Zschokkella* sp. (споры)

Семейство *Sinuolineidae* Schulman, 1959

Род *Sinuolinea* Davis, 1917

Sinuolinea magna Yoshino et Noble, 1973 (рис. 28)

Хозяин: *Gymnocanthus herzensteini* (1 из 16).

Локализация: мочевой пузырь.

Место обнаружения: около пр. Старка, глубина 25 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры крупные, сферические, иногда вытянуты в длину. Шов прямой или слегка изогнутый, образует четкое шовное кольцо. Створки несколько утолщены. Крупные сферические полярные капсулы расположены в центре споры. Полярная нить имеет 7 витков. Мелкозернистый амeboидный зародыш занимает всю свободную от полярных капсул полость споры. Длина спор 18.0-28.0, ширина 17-19.8, диаметр полярных капсул 6.5-7.4.

Литература: Асеева, 2005.

Примечания: вид был описан от черного долгохвоста *Coryphaenoides acrolepis* Bean, из Калифорнийского залива (Yoshino & Noble, 1973). Н.Л. Асеевой вид был обнаружен еще в Охотском море у малоглазого, пепельного и черного макруросов *Coryphaenoides pectoralis* (Gilbert), *C. acrolepis* (Bean), *C. cinereus* (Gilbert).

Исследованные нами споры отличаются от ранее описанных несколько более вытянутой формой.

***Sinuolinea triangulata* Schulman, 1966 (рис. 29)**

Хозяин: *Takifugu xanthopterus* (у единственного вскрытого), *Takifugu porphyreus*.

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: район пр. Старка, глубина 25 м, зал. Посъета.

Описание. Вегетативные формы: округлые или неправильной формы плазмодии, размером до 20 мкм. В плазмодиях образуются 1-2 споры.

Споры имеют округлую форму. Передний конец несколько уплощенный. Шовная линия чрезвычайно извилистая. Сферические полярные капсулы расположены ближе к уплощенному полюсу споры. Их концы открываются в противоположные стороны друг от друга. Амeboидный зародыш не всегда заполняет всю полость споры. Размеры спор 9.0-14.0 x 12.0-15.0, длина полярной капсулы 5.2-6.0, ее диаметр 2.5-3.0.

Литература: Шулман, 1966; Асеева, 2008.

Примечание: вид отмечен еще в Беринговом море у *Boreogadus saida* (Lerechin) (Асеева, 2002).

***Sinuolinea* sp. (рис. 30)**

Хозяин: *Dasyctottus setiger* (1 из 2).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: б. Рудная, глубина 15 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры почти сферические, шовная линия очень извилистая. Толсто-стенные округлые полярные капсулы расположены примерно по экватору, открываются на противоположных сторонах споры на значительном расстоянии друг от друга. Амeboидный зародыш заполняет всю полость споры. Наибольший диаметр споры 19-21, перпендикулярный ему 17.0-18.2, диаметр полярных капсул 5.5-6.0.

Литература: Асеева, 2008.

Микроспоридии рода *Sinuolinea* являются паразитами мочевого пузыря морских рыб (Шульман, 1966). Найденные нами виды (по одному у рыб семейств Cottidae, Psychrolutidae и Tetraodontidae) распространены в бассейне Тихого океана, причем *Sinuolinea* sp. отмечена только в Японском море.

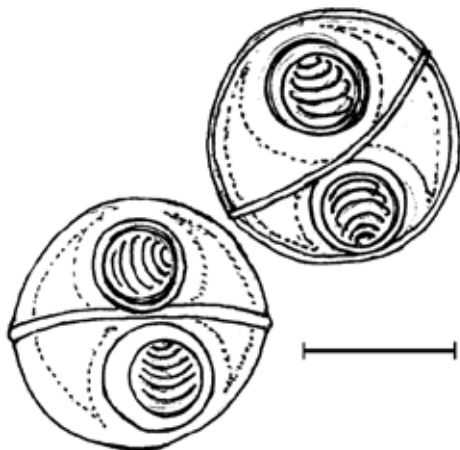


Рис. 28. *Sinuolinea magna* (споры)

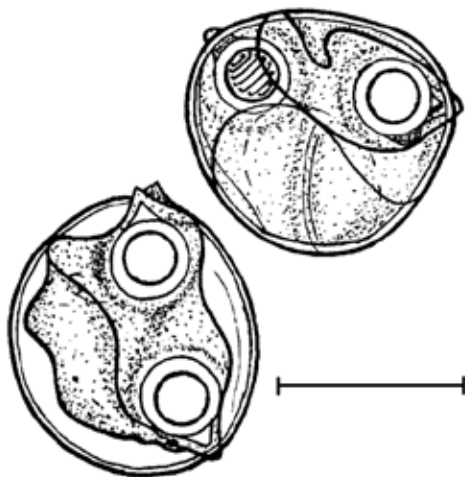


Рис. 29. *Sinuolinea triangulata* (споры)

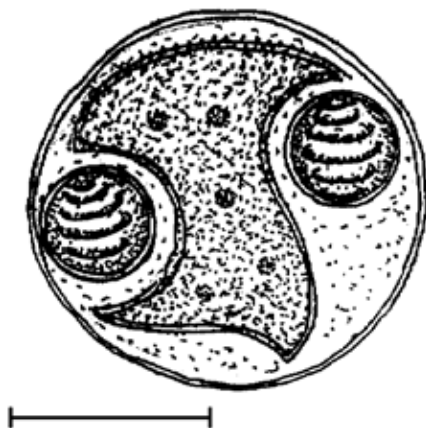


Рис. 30. *Sinuolinea* sp. (спора)

Под *Davisia* Laird, 1953

Davisia longifilus Aseeva, 2003 (рис. 31)

Хозяин: *Hippoglossoides dubius* (5 из 70).

Локализация: мочевого пузыря.

Места обнаружения: зал. Посьета, о. Аскольд, глубина 10-15 м.

Описание. Vegetативные формы: округлые или овальные плазмодии размером 20.2-22.0 x 17.0-30.0. Эктоплазма плохо выражена, эндоплазма мелкозернистая, содержит светопреломляющие включения. В плазмодиях формируются две споры.

Форма спор почти сферическая, задний полюс слегка заострен. Створки спор умеренно тонкие, от боков каждой отходят по 4 нитевидных отростка примерно одинаковой длины. Шовная линия очень тонкая, слегка изогнута и проходит над одной из полярных капсул. Полярные капсулы мелкие, грушевидной формы, расположены близко друг к другу. Слабозернистый амeboидный зародыш находится в центре споры. Длина спор 12.0-13.5 мкм, ширина 11.7-13.0, диаметр полярных капсул 3.0-4.5, ширина 2.5-3.0, длина боковых отростков 20.0-23.0.

Литература: Асеева, 2003б, 2008.

Davisia narvi Aseeva, 2002 (рис. 32)

Хозяин: *Myoxocephalus brandti* (3 из 15).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: б. Нарва, глубина 2-4 м.

Описание. Vegetативные формы: овальные или вытянутые плазмодии, без псевдоподий, эктоплазма и эндоплазма не различимы. В плазмодиях формируются две споры. Размеры плазмодиев 21.5-23.0 x 12.7-14.8.

Споры заметно отступают от сферической формы. Передняя часть их либо расширена и закруглена, либо плоская, задняя образует конус с более широким основанием, который несколько заострен, в связи с чем напоминает по форме лесной орех. Шовная линия тонкая, слабо изогнутая. От передней поверхности створок отходят широкие мембрановидные образования, которые немного не доходят до заднего полюса споры. Кроме того, от боков каждой створки отходят равные по длине широкие тонкие латеральные отростки, которые заканчиваются нитевидно. Сферические полярные капсулы располагаются на переднем полюсе и открываются в противоположные стороны. Полярная нить образует 6 витков. Мелкозернистый амебоидный зародыш занимает всю полость споры, свободную от полярных капсул. Длина спор 10.0–11.5, ширина 11.5–14.4, диаметр полярных капсул 4.0–4.5, ширина отростков у основания 3.5–4.5, их длина 20–27.

Литература: Aseeva, 2002; Асеева, 2005, 2008.

Необходимо отметить, что Zhao et al. (2008) считают, что название рода *Davisia* Laird, 1953 является ном. прееос., так как оно использовалось ранее (*Davisia* Del Guercio, 1909 – Insecta: Hemiptera) и предлагают для этого рода микроспоридий (паразитов мочевого пузыря морских рыб) новое название *Muxodavisia* Zhao, Zhou, Kent et Whipps, 2008.

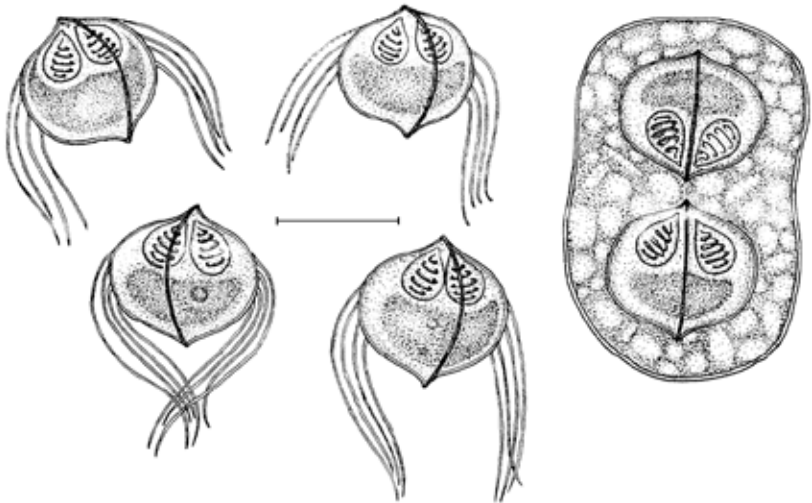


Рис. 31. *Davisia longifilus* (споры и плазмодий)

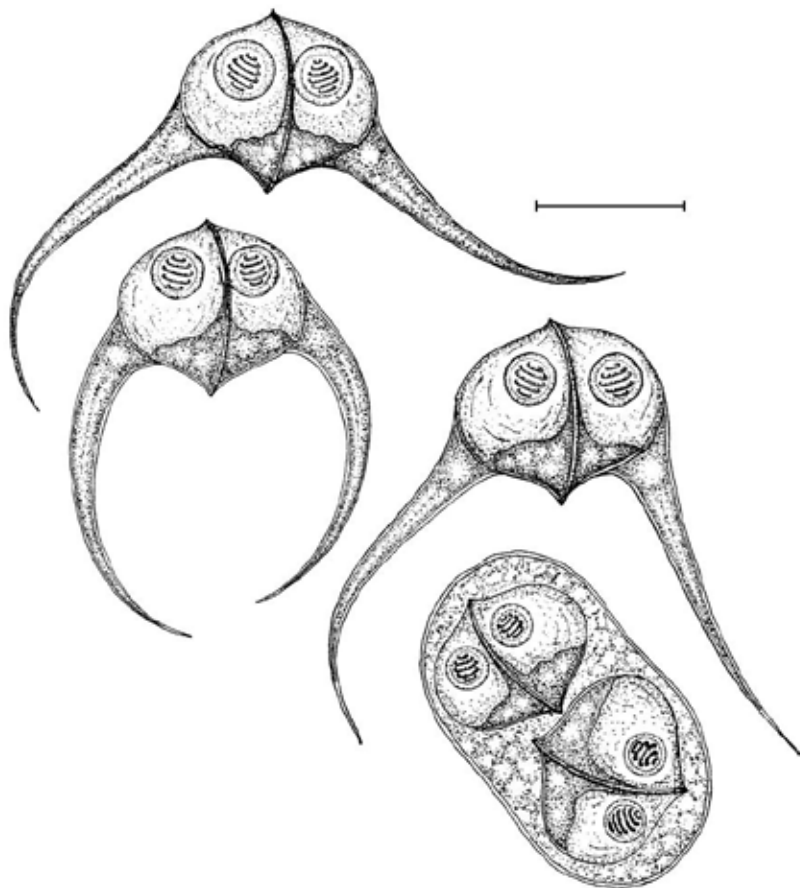


Рис. 32. *Davisia narvi* (споры и плазмодий)

Род *Ortholinea* Schulman, 1962

***Ortholinea clupeidae* Aseeva, 2000 (рис. 33)**

Хозяева: *Clupea pallasii* (2 из 65), *Clupanodon punctatus* (1 из 25).

Локализация: мочевой пузырь, почки, мочевые канальцы.

Места обнаружения: пр. Старка, б. Серебрянка, глубина 5-15 м.

Описание. Вегетативные формы: округлые или овальные плазмодии с хорошо выраженной эктоплазмой. Мелкозернистая эндоплазма содержит светлые гранулы. В плазмодиях образуется от 6 до 10 спор.

Споры ореховидные. Передний полюс уплощен, задний несколько вытянут и закруглен, створки споры тонкие, на них наблюдается легкая ис-

черченность, которая не доходит до заднего полюса споры. Полярные капсулы грушевидные, не соприкасаются друг с другом. Их концы открываются на противоположных концах споры. Шовный валик тонкий, слегка выступающий. Амебоидный зародыш занимает всю свободную от полярных капсул полость споры. Длина споры 7.4-9.5, ширина в области полярных капсул 5.5-6.3, длина полярных капсул 2.5-3.0.

Литература: Асеева, 2000, 2008.

Примечания: вид был обнаружен у тихоокеанской сельди в Охотском море (Асеева и др., 2013).

Есть мнение (Karlsbakk & K ie, 2011), что этот вид является синонимом *Ortholinea orientalis*.

Ortholinea orientalis (Schulman et Schulman-Albova, 1953) (рис. 34)

Хозяин: *Clupea pallasii* (17 из 65).

Локализация: мочевого пузыря, почки.

Места обнаружения: б. Ольга, пр. Старка, р. Гладкая, б. Нарва, р. Раздольная, глубина 0.5-15 м.

Описание. Вегетативные формы: плазмодии неправильной формы. Эктоплазма хорошо выражена. В плазмодиях образуется от 2 до 10 спор.

Споры ореховидные в плоскости шва, со слегка уплощенным передним полюсом и заостренным задним. Створки спор обычно имеют исчерченность, но встречаются споры и без нее. Полярные капсулы открываются на противоположных сторонах споры и не соприкасаются друг с другом. Длина споры 7.5-8.5, ширина в области полярных капсул 5.5-6.0, длина полярных капсул 2.5-3.0.

Литература: Шулман, 1966; Асеева, 2000, 2008.

Примечание: распространенный в Тихом и Северном Ледовитом океане паразит сельдевых и тресковых рыб. В частности, обнаружен у тихоокеанской сельди в Охотском море (Асеева и др., 2013) и у наваги и минтая в Охотском и Беринговом морях (Асеева, 2002).

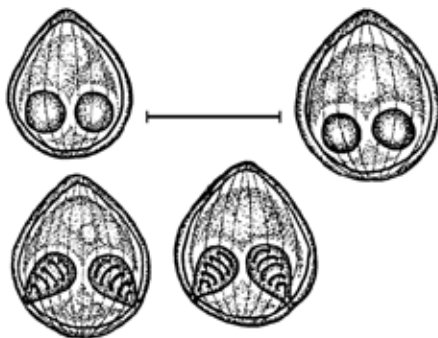


Рис. 33. *Ortholinea clupei* (споры)



Рис. 34. *Ortholinea orientalis* (споры)

Ortholinea – сравнительно небольшой род паразитов мочевого и желчного пузыря морских рыб (Шульман, 1966). С хозяевами может заноситься в приустьевые части рек.

Семейство Мухопротеиды Meglitsch, 1960

Род *Мухопротеус* Dofleijn, 1898

***Мухопротеус inexpectatus* Schulman, 1966 (рис. 35)**

Хозяин: *Liopsetta obscura*.

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: зал. Посыета.

Описание. Описание (по Шульману, 1966). Вегетативные формы: округлые (22-23 в диаметре) плазмодии со слабо выраженной эктоплазмой и гомогенной эндоплазмой, содержат 2 споры.

Споры удлиненные, с уплощенным передним и закругленным задним полюсами. Полярные капсулы сферические, открываются на противоположных сторонах споры. Размер спор 11.7-14 x 5.2-6.5 x 7.8, диаметр полярных капсул 2.5-3.3.

Литература: Шульман, 1966.

Примечание: со времени первоописания вид никем более не регистрировался.

***Мухопротеус ovale* Aseeva, 2003 (рис. 36)**

Хозяин: *Podothecus sturioides* (2 из 11).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: б. Алексеева, глубина 10 м.

Описание. Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры обратнойцевидной формы, расширенные и уплощенные на переднем полюсе и слегка суженные и закругленные на заднем. Створки сравнительно тонкостенные в передней части споры, и утолщенные в зад-

ней части, где часто наблюдаются остатки вальвогенных ядер. Слабозаметная шовная линия S-образно изогнута на каждой стороне споры. Крупные сферические полярные капсулы расположены вблизи переднего полюса споры и открываются на противоположные стороны споры. Полярная нить образует 8 витков. Длина споры 16.6-19.5, ширина 14.0-15.6, диаметр полярных капсул 5.0-5.3.

Литература: Асеева, 2003а, 2008.

Примечание: Н.Л. Асеевой этот вид был обнаружен еще у осетровидной лисички *Podothecus asipenserinus* (Pallas) из Охотского моря.

Представители данного рода – паразиты мочевого пузыря морских рыб (Шульман, 1966).

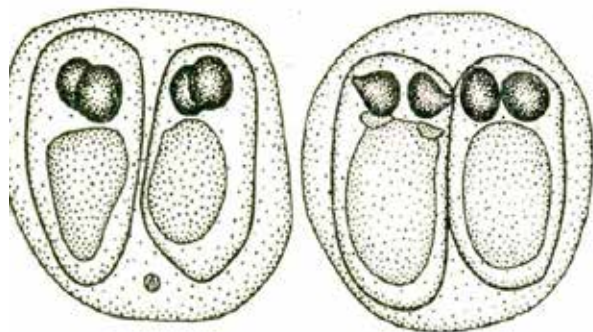


Рис. 35. *Muxoproteus inexpectatus* (споры)

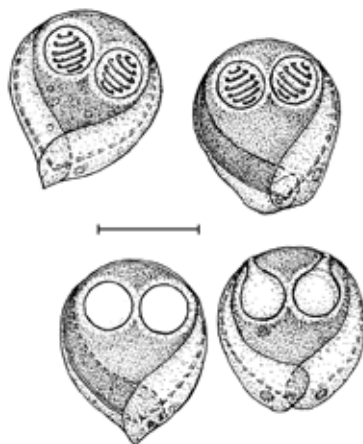


Рис. 36. *Muxoproteus ovale* (споры) (из: Шульман, 1966)

Под *Schulmania* Kovaleva, Zubtschenko et Krasin, 1983

Schulmania quadrilobata Kovaleva, Zubtschenko et Krasin, 1983 (рис. 37)

Хозяева: *Hippoglossoides dubius* (6 из 70), *Glyptocephalus stelleri* (3 из 84).

Локализация: мочевой пузырь.

Места обнаружения: зал. Посыета, район о. Аскольд, глубина 15 м.

Описание. Вегетативные формы: плоские, округлые или неправильной формы двуспоровые плазмодии размером 42.3-60 x 38.2-58.0. Эктоплазма и эндоплазма слабо различимы, грубозернистые, содержат большое количество светопреломляющих включений.

Споры пирамидальной формы, с уплощенным передним и заостренным задним полюсами. Створки споры сравнительно толстые, на вершине их расположены крыловидные выросты. В области шва от створок отходят тонкие прозрачные килевые образования, которые проходят вдоль всей споры от переднего до заднего полюса. Сферические полярные капсулы расположены на переднем конце споры в плоскости, перпендикулярной шву, открываются в разные стороны. Полярная нить образует 8 витков. Амебoidalный зародыш занимает всю полость споры. Длина спор 24.0-28.5, ширина – 11.6-13.3, ширина боковых мембран – 4.6-5.5, диаметр полярных капсул – 5.3-6.0.

Литература: Асеева, 2008.

Примечание: вид был обнаружен у палтусов Берингова и Охотского морей и из Северной Атлантики (Ковалева и Гаевская, 1979; Ковалева и др., 1983). Н.Л. Асеевой найден у палтусовидной камбалы Охотского моря.

Schulmania japonica Aseeva, 2002 (рис 38)

Хозяин: *Dasycottus setiger* (у обеих вскрытых рыб).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: около б. Рудная, глубина 80 м.

Описание. Вегетативные формы: округлые двуспоровые плазмодии размером 18-22 x 20-24. Эктоплазма и эндоплазма не выражены.

Споры пирамидальной формы, с расширенным уплощенным передним полюсом и несколько заостренным задним. У молодых спор задний полюс закруглен. Крыловидные боковые мембраны, идущие по вершине каждой створки, постепенно увеличиваются в размерах по направлению от переднего полюса к заднему, но, не доходя до заднего конца споры, вновь сужаются и обрываются. В боковых мембранах сохраняются вальвогенные клетки. Сферические полярные капсулы расположены у переднего полюса споры и открываются в разные стороны на небольшом расстоянии от шва. Длина споры 16.8-18.2, ширина в области полярных капсул 10.6-12.0, ширина боковых килей 1.5-2.0, диаметр полярных капсул 4.6-5.3.

Литература: Aseeva, 2002; Асеева, 2008.

Род *Schulmania* насчитывает менее десятка видов – паразитов мочевого пузыря морских рыб.

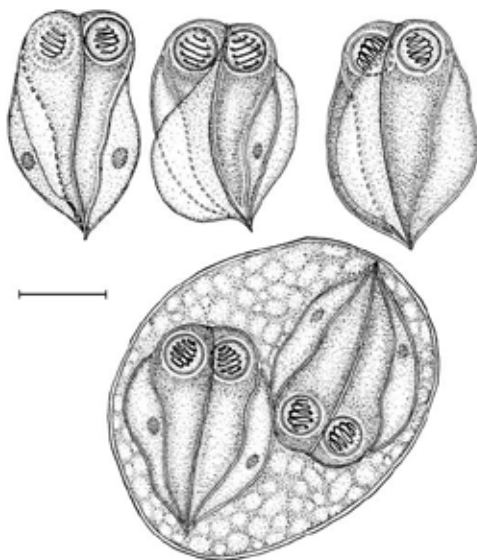


Рис. 37. *Schulmania quadrilobata* (споры и плазмодий)

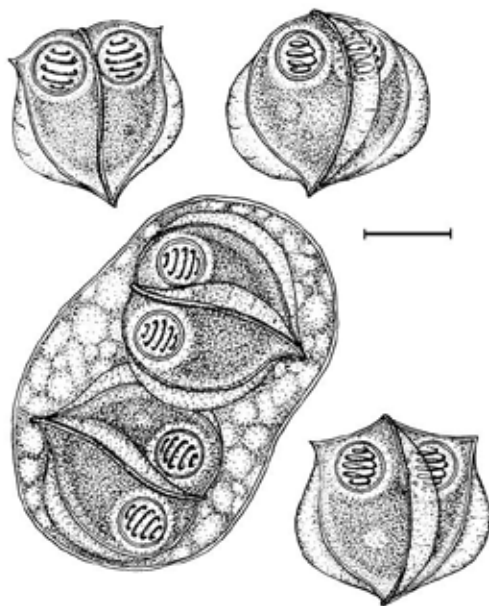


Рис. 38. *Schulmania japonica* (споры и плазмодий)

Род *Bipteria* Kovaleva, Zubtschenko et Krasin, 1983

Bipteria sp. (рис. 39)

Хозяева: *Hippoglossoides dubius* (1 из 70), *Glyptocephalus stelleri* (2 из 84).

Локализация: мочевого пузыря.

Места обнаружения: зал. Посыета, Татарский пр., глубина 25-55 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры сферической формы. Стенки створок гладкие. От каждой створки на уровне полярных капсул отходят широкие крыловидные отростки, в которых находятся остатки вальвогенных ядер. Шовная линия прямая. Сферические полярные капсулы расположены ближе к переднему краю споры. Полярная нить имеет 4-5 витков. Мелкозернистый амебодный зародыш расположен в центре споры. Длина спор 13-15, ширина 13-14, полярные капсулы грушевидные, длиной 4, диаметром 3.5.

Литература: Асеева, 2008.

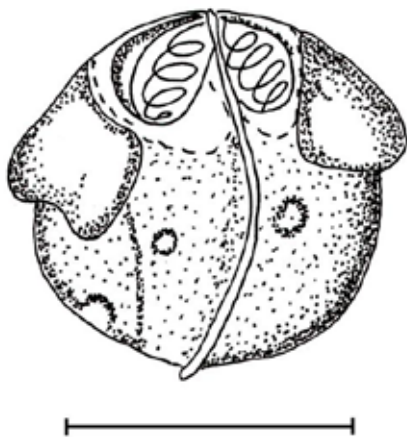


Рис. 39. *Bipteria* sp. (спора)

Семейство Palliatidae Schulman, Donec et Kovaleva, 1997

Род *Palliatius* Schulman, Kovaleva et Dubina, 1979

Palliatius binus Aseeva, 2003 (рис. 40)

Хозяева: *Cleisthenes herzensteini* (4 из 73), *Hippoglossoides dubius* (1 из 70).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: зал. Посъета, Татарский пр., глубина 25-100 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры округлые, несколько вытянуты в длину. Створки спор гладкие. Полярные капсулы относительно крупные, грушевидной формы. Их длина заметно больше половины длины споры. Число витков полярной нити 6-7. Очень тонкая прозрачная мантия располагается вокруг споры в виде купола. Мантия легко деформируется и снимается. Длина спор 17-20, ширина 17-19.5, длина полярных капсул 7.5-8.4, их диаметр 6.0-6.5. Длина споры с мантией 50-58.

Литература: Асеева, 2003б, 2008.

Palliatius japonicus Aseeva, sp. n. (рис. 41)

Материал: Синтипы – препараты № 465, 468.

Место и время обнаружения: Татарский пр., глубина 120 м; 15.VI.1996.

Хозяин: *Acanthopsetta nadeshnyi* (2 из 10).

Локализация: желчный пузырь.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры овальные, несколько вытянуты в ширину. Полярные капсулы грушевидные, открываются на некотором расстоянии от переднего полюса,

вблизи шовного валика. Длина полярных капсул равна половине либо чуть больше половины длины споры. Число витков полярной нити – 7. Спора снабжена плотной мантией, которая закручена вокруг спор. К сожалению, нам не удалось обнаружить одиночные споры. Мы наблюдали по две споры и плотно закрученную мантию вокруг них, причем мантия находилась на разных стадиях раскрытия. Шовный валик прямой, хорошо выражен. Длина спор 10.0-15.0, ширина 16.0-20.0, длина полярных капсул 5.5-6.8, их диаметр – 4.5.

Примечание: описание и рисунки обозначенных (здесь и далее) как sp. n. видов приведены в диссертации Н.Л. Асеевой (2008) (указаны как Aseeva, in lit.). Описание их в литературе так и не появилось. Поскольку по правилам Зоологической номенклатуры в этом случае они должны были считаться *nomina nudum*, мы повторяем их описания в настоящей работе

Palliatius stichae Aseeva, sp. n. (рис. 42)

Материал: Синтипы – препараты № 578, 563.

Место и время обнаружения: около о. Аскольд, глубина 80 м; 25.V.1997.

Хозяин: *Stichaeus grigorjewi* (2 из 4).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Аскольд, глубина 80 м.

Описание. Вегетативные формы: плазмодии округлой формы двух- и трехспоровые. Эктоплазма не выражена. Эндоплазма мелкозернистая, с включениями темного цвета неизвестного происхождения. Размеры плазмодия небольшие, 26-40; возможно, это панспоробласты.

Споры в основном сферической формы, однако встречались и споры, заметно отступающие от сферической формы. Створки спор несколько утолщенные, гладкие. Полярные капсулы грушевидной формы, занимают больше половины длины споры. Число витков полярной нити – 7. Шовный валик хорошо выражен, выступает в виде дуги. Спора снабжена тонкой прозрачной, не очень длинной мантией. Длина спор 8.0-12.0, ширина 12.0-16.0, длина споры с мантией 22-25, длина полярных капсул 6.0-6.8, их диаметр – 4.0-4.5.

Примечание: новый вид наиболее близок к *P. binus* и *P. japonicus*, отличаясь вытянутыми в ширину спорами и короткой мантией.

Относящиеся к данному роду виды являются паразитами желчного пузыря морских рыб разной систематической принадлежности (Шульман, 1966).

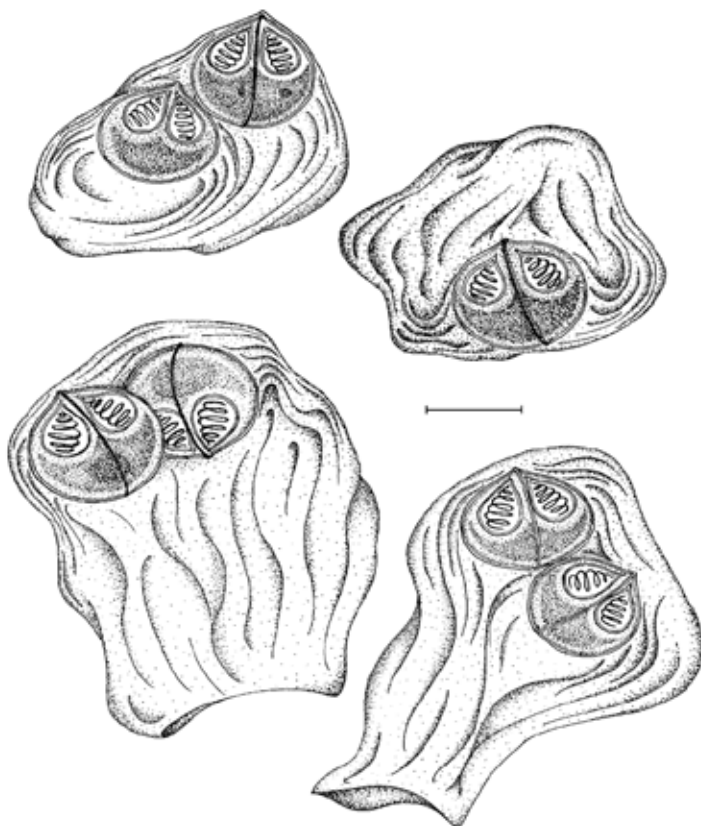


Рис. 40. *Palliatus binus* (споры)

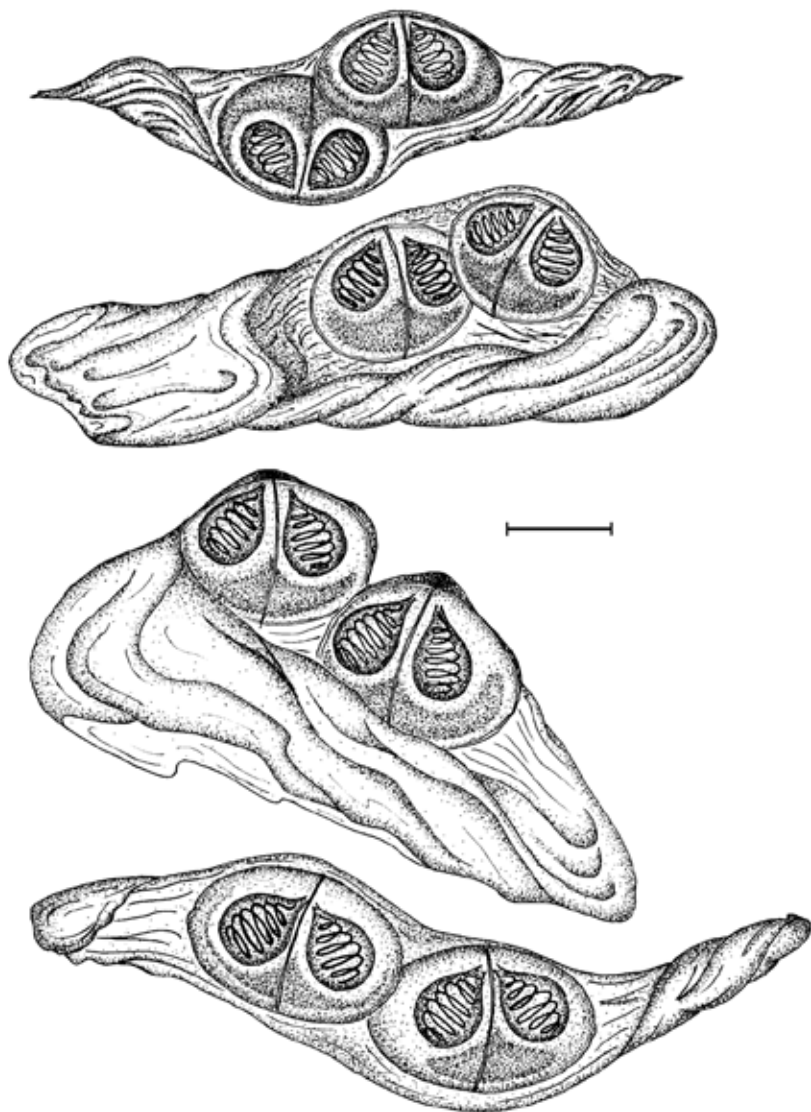


Рис. 41. *Palliatus japonicus* sp. n. (споры)

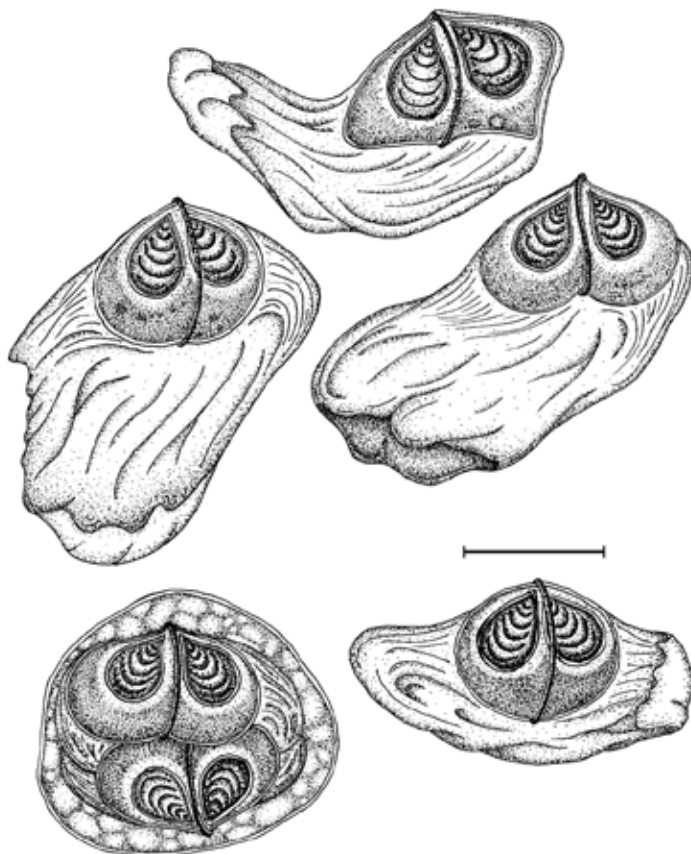


Рис. 42. *Palliatus stichae* sp. n. (споры и плазмодий)

Подотряд: Euroysporina Kudo, 1919: enter Schulman, 1959

Семейство Ceratomyxidae Doflein, 1899

Род *Leptotheca* Thélohan, 1895

Leptotheca amatea Aseeva, 2001 (рис. 43)

Хозяева: *Hippoglossoides dubius* (18 из 70), *Acanthopsetta nadeshnyi* (2 из 10), *Cleisthenes herzensteini* (10 из 73), *Pseudopleuronectes yokohamae* (26 из 126), *P. herzensteini* (10 из 62), *Limanda punctatissima* (7 из 43), *Glyptocephalus stelleri* (5 из 84), *Platichthys stellatus* (4 из 66), *Liopsetta obscura* (4 из 37).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: пр. Старка, о. Аскольд, зал. Посьета, Татарский пр., б. Нарва, б. Алексеева, глубина 2-60 м.

Описание. Вегетативные формы: ранние стадии – округлые или овальные. Зрелые плазмодии имеют более вытянутую форму с одной короткой псевдоподией, которая образована из эктоплазмы. Эктоплазма слабо выражена. Эндоплазма мелкозернистая. В плазмодиях образуются две споры. Размер плазмодиев 15.0 x 34.0.

Споры небольшие, створки симметричные, слегка сужаются к закругленным вершинам. Передний край дугообразно изогнут, а задний почти плоский. Споры снабжены двумя широкими лентовидными латеральными отростками, которые имеют разную длину. Грушевидные полярные капсулы открываются вблизи переднего края спор. Полярная нить образует четыре витка. Прямой шов хорошо выражен и расположен в самой широкой части споры. Зернистый амебодный зародыш занимает всю свободную от полярных капсул полость споры. Длина спор 9.2-10.0, ширина 13.0-15.0, длина полярных капсул 5.0, их диаметр 2.5-2.6. Длина короткого отростка 28-30, длина большего отростка 30-35. Полярная нить образует 4 витка.

Литература: Асеева, 2001а, 2008.

***Leptotheca constricta* Fujita, 1923 (рис. 44)**

Хозяин *Sebastolobus macrochir*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: округлые плазмодии диаметром 16. Эктоплазма тонкая и затемненная, эндоплазма гранулированная, бесцветная и непрозрачная. Обычно в плазмодии формируется одна спора.

Споры в латеральной проекции поперечно-почковидные с тупыми концами, в передней проекции – прямые. Створки неравные, шов хорошо виден. Длина и ширина спор 10, толщина 19. Полярные капсулы большие, от сферических до грушевидных, находятся на некотором расстоянии от шва.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: никем, кроме автора вида, не регистрировался.

***Leptotheca inaequalis* Fujita, 1923 (рис. 45)**

Хозяева: *Lepidopsetta mochigarei*, *Pseudopleuronectes yokohamae*, *Clidoderma asperrimum*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные стадии: сферические плазмодии (10-18 в диаметре). Эктоплазма в виде тонкого гиалинового слоя, нечетко отделена от эндоплазмы. Эндоплазма заполнена крупнозернистыми гранулами. На более зрелой стадии вырастает широкая псевдоподия до 10 длиной. В плазмодии формируются 2 споры.

Споры слегка изогнуты по плохо различимой шовной линии. Створки споры неравные (21-23 и 17-18). Размеры спор 13-16 x 12-15 x 35-37. Полярные капсулы при латеральном рассмотрении овальные, 4 в наибольшем диаметре. Полярная нить в 4-5 раз длиннее полярной капсулы

Литература: Fujita, 1923.

Leptotheca limandae Fujita, 1923 (рис. 46)

Хозяева: *Limanda punctatissima*, *L. aspera*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные стадии: в начале споруляции плазмодии имеют нерегулярную форму с довольно короткими и слегка ветвящимися псевдоподиями. Эктоплазма тонкая и нечетко очерченная, эндоплазма полупрозрачная и мелкозернистая. Размер плазмодия 36 x 16. В нем формируются 2 споры.

Споры в латеральной проекции поперечно-конические, во фронтальной – дугообразно изогнуты. Створки неравные по форме и величине. Большая створка 22-23, заостренная к концу. Меньшая створка 18-20, слабо изогнута, с тупым концом. Размеры спор 14-16 x 14-16 x 24-26. Полярные капсулы сферические, лежат близко друг к другу, 6-8 в диаметре.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: никем, кроме автора вида, более не регистрировался.

Leptotheca minuta Mozer et Noble, 1976 (рис. 47)

Хозяин: *Sebastes owstoni* (2 из 2).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: Татарский пр., глубина 45 м.

Описание. Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры овальные, передний и задний края выпуклые, реже задний уплощенный. Створки спор равные. На них параллельно шву идут извилистые линии. Прямой шов образует валик в виде выступающего кия. Сферические полярные капсулы открываются на некотором расстоянии от переднего полюса и друг от друга. Длина спор 6.6-8.7, ширина 9-10, диаметр полярных капсул 3.3-3.7.

Литература. Асеева, 2008.

Примечание: вид был отмечен из тихоокеанского побережья Японии, запада Атлантического океана и Антильских островов от глубоководных рыб *Coelorinchus occa* (Waite) и *Nezumia condylura* Jordan et Gilbert (Mozer & Noble, 1976). В нашем материале споры данного вида имеют более крупные размеры, а их створки – с извилистыми линиями.

Leptotheca ovale Kovaleva et Gaevskaja, 1983 (рис. 48)

Хозяин: *Limanda aspera* (6 из 90).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: б. Кит, б. Нарва, глубина до 25 м.

Описание. Вегетативные формы: округлые плазмодии без псевдоподий. Граница между эктоплазмой и эндоплазмой не различима. Эндоплазма содержит включения темного цвета неправильной формы. В плазмодиях образуется от 4 до 6 спор.

Споры прямые, с выпуклым передним и задним полюсами, задний полюс иногда слегка уплощенный. Шов тонкий, но выступает в виде гребня в самой широкой части споры. Полярные капсулы небольшие, сферические, открываются вблизи переднего полюса. Мелкозернистый амeboидный зародыш заполняет всю полость споры, свободную от полярных капсул. Длина спор 6.6-8.7, ширина 10.0-12.0, диаметр полярных капсул 2.3-2.7.

Литература. Асеева, 2008.

Примечание: вид был описан от перуанской ставриды *Trachurus murphyi* Nichols, из юго-восточной части Тихого океана (Ковалева и Гаевская, 1983). У имеющихся в нашем распоряжении спор, отнесенных к данному виду, имеются два отличия: форма спор несколько уплощенная, а шов выступающий. На наш взгляд, этого недостаточно для выделения нового вида.

Leptotheca stichae Aseeva, sp. n. (рис. 49)

Материал: синтипы – препараты № 591, 569.

Место и время обнаружения: о. Аскольд, глубина 80 м; 25.V.1997.

Хозяин: *Stichaeus grigorjewi* (3 из 4).

Локализация: желчный пузырь.

Описание. Вегетативные формы: плазмодии полиморфные, овальные. Встречались двух и трехспоровые, а также плазмодии с длинной псевдоподией, на конце которой образуется булавовидное расширение, где образуются две споры. Эктоплазма хорошо выражена, эндоплазма мелкозернистая. Размеры плазмодиев 48 x 20-25, с псевдоподией – 45 x 48, длина последней 120.

Споры почти круглые, передний полюс несколько заострен, задний уплощенный. Створки равной длины. От их боков отходят длинные и тонкие отростки неодинаковой длины. Грушевидные полярные капсулы занимают половину или больше половины споры, открываются вблизи переднего полюса. Полярная нить имеет 6 витков. Шов прямой и тонкий, расположен в самой широкой части споры. Амeboидный зародыш занимает всю полость споры, свободную от полярных капсул. Длина спор 8.0-10.0, их ширина 10.0-12.4, длина полярных капсул 5.0, их диаметр 4.0-4.5. Длина латеральных отростков 58-840, длина полярной нити 86.

Примечание: новый вид наиболее близок к *L. amatea* Aseeva, 2001, отличаясь размерами спор и полярных капсул, формой плазмодиев, длинными и тонкими латеральными отростками спор. От всех представителей этого рода *L. stichae* отличается длинными и тонкими латеральными отростками спор.

Leptotheca yochinensis Fujita, 1932 (рис. 50)

Хозяева: *Sebastes trivittatus* (2 из 5), *S. vulpes* (5 из 5).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Vegetативные формы: молодые плазмодии почти сферические, диаметром 5. Когда они достигают размера 12, начинают формироваться споры. На конечной стадии (диаметр 17) эндоплазма становится непрозрачной, что не позволяет рассмотреть находящиеся внутри нее споры.

Споры удлинено-овальные, в любой проекции прямые. Створки слабо асимметричны, толщиной 9 и 12. Окончание короткой створки более округлое. Длина спор 9, толщины 21. Полярные капсулы округлые, 3 в диаметре. Полярная нить длиной 13.

Литература: Fujita, 1923.

***Leptotheca* sp.** (рис. 51)

Хозяин: *Lepidopsetta mochigarei* (1 из 21).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: район б. Кит, глубина 45 м.

Vegetативные формы: не найдены.

Описание. Споры различной формы, овальные или треугольные. Створки спор асимметричны. Передний полюс чаще выпуклый, задний уплощенный. Тонкий шов немного изогнут, находится в самой широкой части споры. Створки спор несколько сужаются к широкозакругленным вершинам. Сферические полярные капсулы открываются вблизи переднего полюса, но на некотором расстоянии от шва и друг от друга. Длина спор 12.2-14.0, их ширина 15.0-19.0, диаметр полярных капсул 4.0-4.2.

Литература: Асеева, 2008.

Примечание: возможно, найденные нами споры относятся к новому виду, но для решения данного вопроса необходим дополнительный материал.

Миксоспоридии рода *Leptotheca* являются паразитами желчного и мочевого пузыря, а также почек и мочеточников морских и пресноводных (лососеобразных) рыб (Шульман, 1966). Отмеченные в Японском море 8 представителей этого рода известны от рыб трех семейств: *Pleuronectidae* (5 видов), *Sebastidae* (3) и *Stichaeidae* (1 вид). Каждый из видов паразитов найден у представителей только одного семейства. Самой широкой специфичностью обладает *Leptotheca amatea* (найдена у 9 видов камбаловых).

L. minuta отмечена в Тихом и Атлантическом, *L. ovale* – в нескольких точках Тихого океана, а остальные 7 видов пока вне Японского моря не обнаружены.

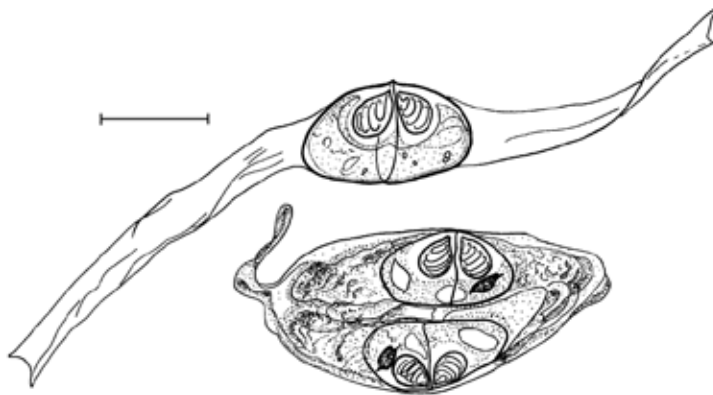


Рис. 43. *Leptotheca amatea* (споры и плазмодий)

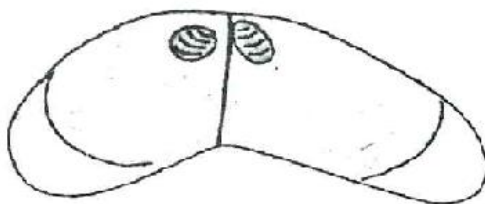
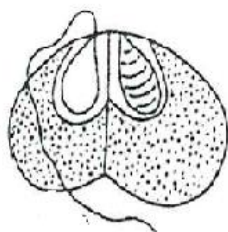


Рис. 45. *Leptotheca inaequalis* (спора)
(из: Fujita, 1923)

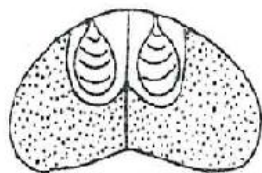
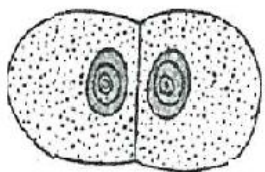


Рис. 44. *Leptotheca constricta* (споры)
(из: Fujita, 1923)

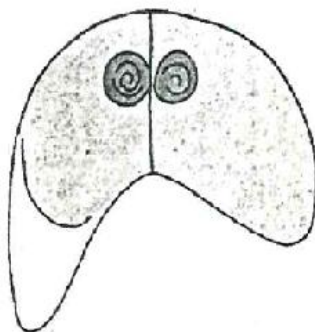


Рис. 46. *Leptotheca lindae* (спора)
(из: Fujita, 1923)

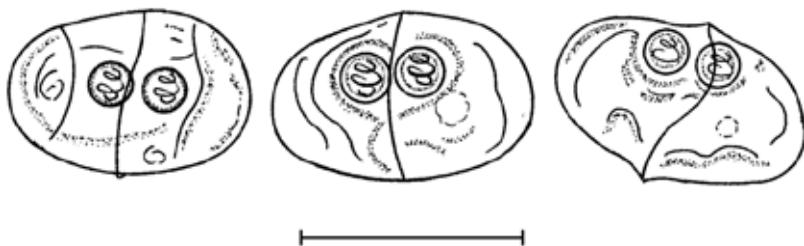


Рис. 47. *Leptotheca minuta* (споры)

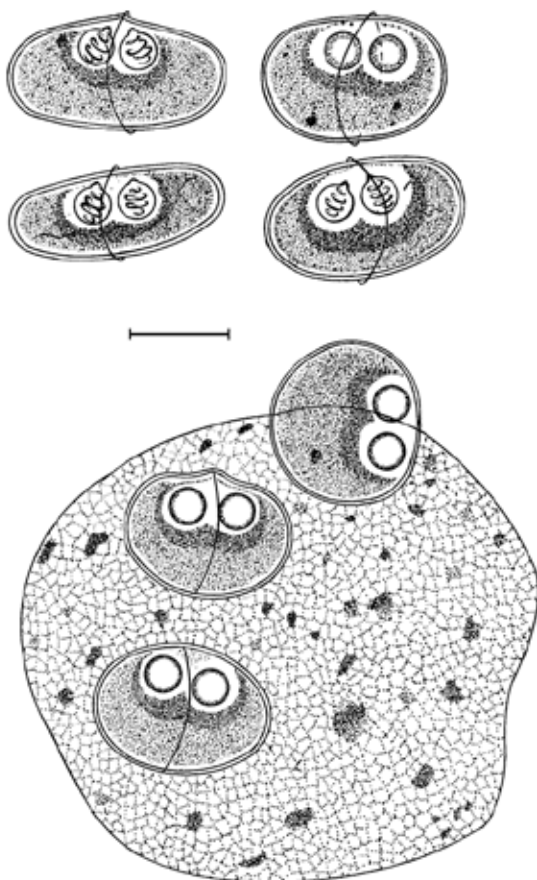


Рис. 48. *Leptotheca ovale* (споры и плазмодий)

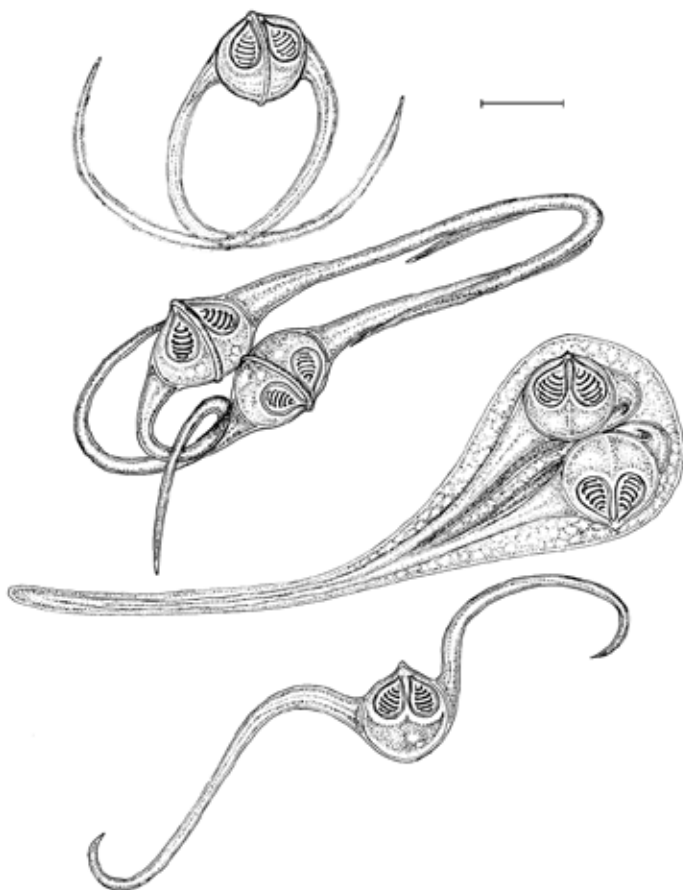


Рис. 49. *Leptotheca stichae* (споры и плазмодий)

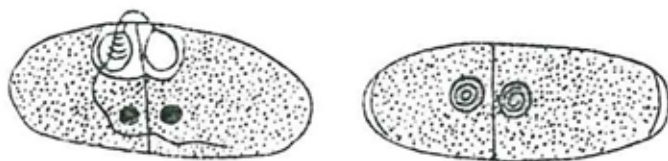


Рис. 50. *Leptotheca yochinensis* (споры) (из: Fujita, 1923)

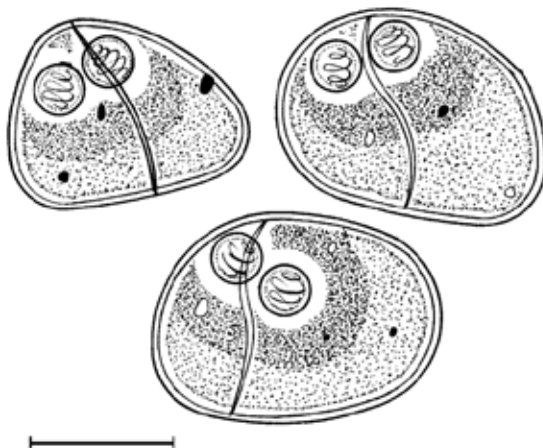


Рис. 51. *Leptotheca* sp. (споры)

Род *Ceratomyxa* Thélohan, 1892

***Ceratomyxa acuta* Schulman, 1966 (рис. 52)**

Хозяин: *Alcichthys elongatus* (у 8 из 17), *Lateolabrax japonicus*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: пролив Старка, Татарский пр., глубина 25-100 м, зал. Посьета.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры прямые или слабо изогнуты, с выпуклым передним и прямым или слабо вогнутым задним полюсом. Створки спор неравные, слабо сужаются к несколько усеченным вершинам створок. Шов прямой и тонкий, едва заметный. Сферические полярные капсулы небольших размеров, располагаются вблизи переднего полюса. Полярная нить имеет 4 витка. Длина спор 5.2-7.6, ширина 5.0-6.8, толщина 40-48, диаметр полярных капсул 2.0-2.5.

Литература: Шульман, 1966; Асеева, 2005, 2008.

Примечание: от типовых экземпляров *C. acuta* споры из нашего материала отличаются меньшей суженностью створок.

***Ceratomyxa amorpha* Davis, 1917 (рис. 53)**

Хозяева: *Lepidopsetta mochigarei* (2 из 21), *Liopsetta obsura* (1 из 37).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: пр. Старка, зал. Посьета, глубина 10-40 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры асимметричные, передний и задний полюс уплощенные. Створки спор прямые и грубые, неравные по величине. Полярные капсулы сферические, открываются на некотором удалении от переднего края споры, от шва и друг от друга. Шовный валик тонкий и несколько изогнут. Длина спор 10.0-12.0, толщина 19.5-22.0, диаметр полярных капсул 4.0-5.5, длина полярной нити 25-28.

Литература: Асеева, 2008; Антоненко и Асеева, 2010.

Примечание: вид описан от *Synodus foetens* (Linné) из моря Бофорта, Северный Ледовитый океан (Davis, 1917). Найденные нами споры более прямые, а не серповидные, как указано автором вида.

Ceratomyxa aspera Aseeva, 2003 (рис. 54)

Хозяева: *Limanda aspera* (27 из 90), *Pseudopleuronectes herzensteini* (23 из 62).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: районы о. Аскольд, пр. Старка, б. Алексеева, зал. Посъета, глубина 20-80 м.

Описание. Вегетативные формы: плазмодии овальной, несколько удлиненной формы, без псевдоподий. Эктоплазма и эндоплазма не различимы. В плазмодиях образуются две споры.

Споры асимметричные, сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном шву, несколько изогнуты в передне-заднем направлении. Створки споры равные по всей длине и широко закруглены, в продолжении как бы образуют мембрановидные отростки, как у *C. marine* Aseeva, 1992. Амебонидный зародыш занимает почти всю свободную от полярных капсул споры. Длина спор 8.0-10, толщина 38-69, диаметр полярных капсул 4.0-4.5.

Литература: Асеева, 2003; Асеева, 2008; Антоненко и Асеева, 2010.

Ceratomyxa auerbachii Kabata, 1962 (рис. 55)

Хозяева: *Hippoglossoides dubius* (24 из 70), *Cleisthenes herzensteini* (33 из 73), *Acanthopsetta nadeshnyi* (5 из 10), *Glyptocephalus stelleri* (34 из 84), *Limanda punctatissima* (9 из 43), *Myoxocephalus jaok* (9 из 35).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: пр. Старка, б. Нарва, зал. Посъета, Уссурийский зал., о. Аскольд, б. Алексеева, Татарский пр., глубина 10-150 м.

Описание. Вегетативные формы: плазмодии овально-удлиненные, с длинной псевдоподией. Эктоплазма хорошо выражена, эндоплазма мелкозернистая. В плазмодиях образуется две споры.

Споры слабо изогнуты, передний полюс выпуклый, задний вогнут. Створки постепенно сужаются по направлению от шва к усеченным вершинам. Грушевидные полярные капсулы расположены на переднем полюсе и открываются на небольшом расстоянии от него. Длина спор 8.0-12.0, толщина 64-80, длина полярных капсул 5.4-5.6, их диаметр 4.

Литература: Асеева, 2005; 2008; Антоненко и Асеева, 2010.

Примечание: вид известен от атлантической сельди *Clupea harengus* Linné Северного моря и западного побережья Шотландии, и восточной части Тихого океана (Kabata, 1962). Отмечен у донных рыб Северной Атлантики (Ковалева и др., 1983, 1993; Ковалева, 1986;). Найден еще у двухлинейной камбалы в Охотском море (Асеева, 1992).

Ceratomyxa azonusi Aseeva, 2003 (рис. 56)

Хозяин: *Pleurogrammus azonus* (6 из 73).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: Татарский пр., б. Ольга, глубина до 45-60 м.

Описание. Вегетативные формы: округлые плазмодии без псевдоподий, эктоплазма не выражена, эндоплазма мелкозернистая. Размеры плазмодия 36.0-40.2.

Споры небольших размеров, передний полюс дуговидно изогнут, задний прямой или вогнутый. Створки очень тонкие, легко деформируются. Они равные по длине, плавно сужаются к закругленным вершинам створок споры. Грушевидные полярные капсулы открываются вблизи переднего полюса. Шов тонкий, хорошо выражен, слегка изогнут. Полярная нить образует 5 витков. Амебoidный зародыш занимает почти всю полость споры, свободную от полярных капсул. Длина спор 7.0-9.0, толщина 24-30, длина полярных капсул 3.0, диаметр 1.8-2.5.

Литература: Aseeva, 2003; Асеева 2008.

Ceratomyxa costata Aseeva, 2001 (рис. 57)

Хозяева: *Pseudopleuronectes yokohamae* (53 из 126), *Liopsetta obscura* (12 из 37).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: пр. Старка, район о. Аскольд, зал. Посыета, б. Алексеева, глубина 10-25 м.

Описание. Вегетативные формы: округлые или овальные плазмодии, которые иногда могут иметь один вытянутый заостренный отросток. Размеры плазмодиев 30.0-35.0 x 28.0-0-33.0. Эктоплазма слабо выражена, эндоплазма грубозернистая, содержит светопреломляющие включения. В плазмодиях образуются две споры.

Споры дугообразно изогнуты, средняя часть споры расширена. Створки широкие, тупо закругленные на вершинах. На поверхности створок имеются нежные кольцеобразные ребрышки, количество которых варьирует от 2 до 4 на каждой створке. Иногда ребрышки соединены между собой поперечными перемычками. Шовная линия прямая, хорошо выраженная. Сферические полярные капсулы располагаются вблизи переднего полюса и открываются на некотором расстоянии от него и друг от друга. Длина споры 11.0-14.2, ширина 10.0-12.0, толщина 22.0-30.0. Диаметр полярных капсул 3.0-3.5.

Литература: Асеева, 2001а, 2008; Антоненко и Асеева, 2010.

***Ceratomyxa diloba* Dogiel, 1948 (рис. 58)**

Хозяева: *Takifugu rubripes* (по Догелю 1 из 2), *T. pardalis* (по Догелю 7 из 8).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: б. Андреева (о. Путятин).

Описание (по Догелю, 1948). Вегетативные стадии: плазмодии – мелкие 6-15, округлые, с 3-4 ядрами, крупные до 100, удлинённые, расширенные на концах. В более крупном расширении находятся около 10 ядер. Эктоплазма волокнистая. В плазмодии формируются 2 споры.

Споры симметричные, дугообразно изогнуты, с округленными концами. Створки дугообразно изогнуты, одинакового диаметра по всей длине.. Длина споры 7-8, длина каждой створки 15. Расстояние между концами створок 20. Полярные капсулы сферические, 3 в диаметре

Литература: Догель, 1948.

Примечание: кроме автора вида паразит более никем не найден.

***Ceratomyxa dispar* Fujita, 1923 (рис. 59)**

Хозяева: *Lepidopsetta mochigarei*. *Clidoderma asperrimum*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923)/ Вегетативные формы: округлые плазмодии, экто и эндоплазма содержит достаточно грубые образования. В зрелом состоянии они образуют тупую псевдоподию.

Споры дугообразно изогнуты, створки ассиметричные, с тупо закругленными концами, имеют тонкую оболочку. Шов тонкий, прямой. В боковой проекции спора, больше изогнута в сторону шовной линии, и видна вариация в размерах и строения створок.

Полярные капсулы небольшие, сферические, открываются вблизи переднего полюса. Мелкозернистый амёбоидный зародыш заполняет всю полость споры, свободную от полярных капсул. Длина спор 12.0- 13.0 толщина первой створки 20-22 второй 17-18, толщина споры 35.0-37.0., диаметр полярных капсул 2.0-4.0.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: кроме автора вида более никем не найден.

***Ceratomyxa durusa* Aseeva, 2003 (рис. 60)**

Хозяева: *Limanda aspera* (у 14 из 90), *Pseupleuronectes herzensteini* (у 23 из 62).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: район пр. Старка, зал. Посыета, район о. Аскольд, глубина 20-60 м.

Описание. Вегетативные формы: плазмодии без псевдоподий, лепешкообразной формы, в которых образуется от 8 до 20 спор. Хорошо выраженная эктоплазма образует тонкую кайму, эндоплазма мелкозернистая.

Споры сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном плоскости шва, немного изогнуты в переднезаднем направлении. Передний полюс выпуклый, задний – прямой или слегка вогнутый. Равные по размерам створки спор очень жесткие, практически не деформируются, сужаются по направлению от шва к закругленным вершинам. Шов прямой, четко выраженный. Полярные капсулы ближе к сферическим, открываются вблизи переднего полюса. Амебоидный зародыш занимает центральную часть споры и содержит крупные светопреломляющие включения. Длина спор 8.0-10.0, толщина 100-112, диаметр полярных капсул 4.2-5.0.

Литература: Aseeva, 2003; Асеева, 2008; Антоненко и Асеева, 2010.

***Ceratomyxa elongata* Meglitsch, 1960 (рис. 61)**

Хозяева: *Cleisthenes herzensteini* (1 из 73), *Hippoglossoides elassodon*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: Татарский пр., глубина 100 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры вытянуты в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, слегка изогнуты, с выпуклым передним и вогнутым задним полюсом. Створки плавно сужаются от шва к закругленным вершинам. Шов прямой, слегка выступающий в виде валика. Грушевидные полярные капсулы открываются вблизи переднего полюса. Амебоидный зародыш занимает большую часть споры, расположен в центре. Длина спор 8.0-10.0, их толщина 80.0-90.0, длина полярных капсул 5.5, их диаметр 3.5.

Литература: Асеева, 2008; Фролова, 2011б.

Примечание: вид был описан у берегов Новой Зеландии (Тихий океан) от *Lepidorus caudatus* Euphrasen (Meglitsch, 1960).

***Ceratomyxa etrumei* (Dogiel, 1948) (рис. 62)**

Хозяин *Etrumeus micropus* (по Догелю 1 из 3 вскрытых).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Путятин.

Описание (по Догелю, 1948). Вегетативные формы: мелкие округлые плазмодии диаметром 12-17.

Споры почти шаровидные, 7 в диаметре. Полярные капсулы расположены у переднего края споры.

Литература: Догель, 1948.

Примечание: никем, кроме автора вида, не регистрировался.

***Ceratomyxa filicornis* Dogiel, 1948 (рис. 63)**

Хозяин: *Sardinops sagax* (по Догелю 1 из 10).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Путятин.

Описание (по Догелю, 1948). Вегетативные формы – плазмодии неправильной или грушевидной формы 20-40 наибольшего диаметра, с 2-3 псев-

доподиями на узком конце. Эндоплазма мелкозернистая. В плазмодиях формируются 2 споры.

Споры полулунной формы, обычно симметричные. Концы створок вытянуты в нитевидные продолжения длиной 12-15. Длина споры 5, ширина без нитевидных продолжений 16-17. Полярные капсулы сферические, 2,5-3.

Литература: Догель, 1948.

Примечание: кроме автора вида более никем не найден.

Ceratomyxa fukuiensis Fujita, 1923 (рис. 64)

Хозяин: *Cleisthenes herzensteini*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около о. Хонсю, глубина 150 м.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: плазмодии эллиптические, волнистые по контуру. Эктоплазма видна неотчетливо. Эндоплазма гомогенная и полупрозрачная. В каждом плазмодии формируется 2 споры. Непосредственно перед высвобождением спор плазмодий достигает размеров 40 x 30.

Споры крупные и слегка изогнуты в любой проекции. Оболочка тонкая, сплюснута к переднему краю. Шовная линия хорошо видна. Створки почти цилиндрические, с закругленными концами, почти одинаковы по размеру (в толщину 32-40 и 35-40). Длина и ширина спор 11-13, толщина 65-75. Полярные капсулы яйцевидные, широко расставлены, 5 x 3. Полярная нить длиной почти 50.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: кроме автора вида более никем не найден.

Ceratomyxa furcata Fujita, 1923 (рис. 65)

Хозяева: *Limanda aspera*, *Apodichthys flavidus*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). На самой ранней стадии плазмодии сферические, 10 в диаметре, очень редко приобретают неправильную форму. Границу между экто- и эндоплазмой трудно различить. Эндоплазма полностью непрозрачная, плотно забита гранулами. На более поздней стадии эндоплазма становится прозрачной, и в ней различимы 1 или 2 споры. Плазмодии остаются округлыми, достигая 25 в диаметре.

Споры в латеральном положении очень сильно изогнуты. Створки тонкостенные, неравные (50-52 и 53-57 в толщину). Шовная линия хорошо заметна. Длина спор 15, наибольшая толщина 80 и более. Полярные капсулы округлые, 4-5 в диаметре.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: под одним названием *Ceratomyxa furcata* Фуджита описал два совершенно разных вида. *C. furcata* «№ 2» была найдена в одной из рек восточного побережья Японии у *Spirinchus lanceolatus*.

***Ceratomyxa hokarari* Meglitsch, 1960 (рис. 66)**

Хозяева: *Limanda punctatissima* (1 из 43), *Glyptocephalus stelleri* (1 из 84).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: зал. Посъета, Татарский пр., глубина до 45 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры дуговидно изогнуты, передний полюс сильно выступает, задний вогнут. Створки споры неравные, плавно сужаются по направлению от центра к тупо закругленным вершинам. Шов прямой, тонкий. Сферические полярные капсулы открываются на некотором расстоянии от переднего полюса и друг от друга. Длина спор 15.0-18.0, толщина 37-40, диаметр полярных капсул 3.5.

Литература: Асеева, 2008.

Примечание: вид описан от *Lepidorus caudatus* Euphrasen у берегов Новой Зеландии (Meglitsch, 1960).

***Ceratomyxa japonica* Fujita, 1923 (рис. 67)**

Хозяева: *Glyptocephalus stelleri*, *Pseudopleuronectes yokohamae*, *P. herzensteini*, *Cleisthenes herzensteini*, *Eopsetta grigorjewi*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: район о. Хонсю.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: плазмодии неправильной формы. Эктоплазма трудноразличима. Эндоплазма плотно загружена мелкими гранулами. Чаще формируется две споры, но есть и односпоровые плазмодии.

Споры в латеральной проекции прямые или слегка изогнутые, разные по форме, хотя обычно бывают двух типов. У одного типа спор створки в латеральной проекции постепенно сужаются к полюсам, которые приобретают заостренную форму. У второго типа, обычно встречающегося у *Glyptocephalus stelleri*, споры более или менее удлиненные, с округлыми полюсами. В любом случае оболочка тонкостенная. Шовная линия хорошо заметна. Створки неравные, 17-24 и 21-27 толщиной. Часто они почти асимметричные и их передний конец уплощен. Размер спор 11-13 x 11-13 x 21-27. Полярные капсулы варьируют по форме от яйцевидных до удлиненно-яйцевидных и в первом случае они 5 в длину. Они сближены друг с другом и лежат очень близко ко шву. Длина полярной нити почти 40.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: кроме автора вида более никем не найден.

***Ceratomyxa lianoides* Aseeva, 2003 (рис. 68)**

Хозяин: *Stichaeus grigorjewi* (3 из 4).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Аскольд, глубина 15 м.

Описание. Вегетативные формы: плазмодии грушевидной формы с длинной лентовидной псевдоподией, которую образует эктоплазма; эндо-

плазма мелкозернистая. Плазмодии двуспоровые, размером 16-18 x 30-32, длина псевдоподии 87-500.

Споры симметричные, слабоизогнутые в переднезаднем направлении, передний полюс слегка выступает, задний немного вогнут. Створки споры тонкие, несколько сужены к закругленным вершинам. От них отходят тонкие и длинные отростки. Крупные полярные капсулы приближаются к сферической форме, открываются вблизи переднего полюса. Шов прямой, хорошо заметный. Амебоидный зародыш находится в центре и занимает всю полость спор, свободную от полярных капсул. В полости споры находится много светопреломляющих включений. Длина спор 7.0-10.0, толщина 30.0-40.0 (без отростков), длина латеральных отростков 120-350. Длина полярных капсул 7.0, их диаметр 4.5-5.0. Полярная нить образует 7-8 витков.

Литература: Aseeva, 2003; Aseeva 2008.

Ceratomyxa limandae Fujita, 1923 (рис. 69)

Хозяин: *Pseudopleuronectes herzensteini*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около о. Хонсю.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: плазмодии, содержащие зачаток споры, сферические, 13 в диаметре. Эктоплазма у них слабо дифференцирована и образует довольно неправильный контур. Эндоплазма плотно гранулирована.

Тонкая оболочка споры изогнута и более или менее приподнята по середине переднего края по линии шва. Створки споры асимметричные и почти равные (в толщину 19-23 и 21-25). Меньшая створка немного короче и имеет более округлый конец. Эти различия видны даже в латеральной проекции. Длина споры 11-13, ширина 9-10 и толщина 43-45. Полярные капсулы крупные, грушевидные, неравные (5 и 7) и плотно прилегают друг к другу и ко шву. Под меньшей створкой находится, как правило, и меньшая капсула.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: никем, кроме автора вида, более не отмечался.

Ceratomyxa majimae Fujita, 1923 (рис. 70)

Хозяин: *Paraplagusia japonica*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около о. Хонсю.

Описание (по Fujita, 1923). На стадии непосредственно перед их выходом плазмодии сферические, 12 в диаметре. В начале споруляции вырастает толстая и длинная псевдоподия. Два слоя плазмы видны в конце этого процесса. На поздней стадии, когда в плазмодии сформированы 2 споры, плазмодий имеет размер около 43.

Споры (если они нормальные) в латеральной проекции выглядят сильно изогнутыми, и угол между створками достигает 80°. Сами створки удли-

ненные и почти равные, толщина их 16 и 17. Длина споры 17, толщина 46-50. Полярные капсулы сферические, 5 в диаметре. Полярная нить 84 в длину.

Литература: Fujita, 1923.

***Ceratomyxa marine* Aseeva, 1992 (рис. 71)**

Хозяин: *Acanthopsetta nadeshnyi* (1 из 10).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: Татарский пр., глубина 150 м.

Описание. Вегетативные формы: двуспоровые плазмодии.

Споры сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном шву, дуговидно изогнуты на переднем полюсе и уплощены на заднем. Асимметричные створки сужаются к тупозакругленным вершинам. Создается впечатление, что поверхность створок окружена тонкой мембраной. Повидимому, в данном случае у зрелых спор в значительной степени сохранилась цитоплазма вальвогенных клеток. Внутренняя поверхность уплотнена в большей степени, чем наружная, которая образует мембрану. В результате этого утолщается стенка створок, уменьшая удельный вес споры и, соответственно, увеличивая ее плавучесть. Такого рода явление отмечено для *C. globulifera* Thélohan, 1895 и *C. truncata* Thélohan, 1895 (Thélohan, 1895).

Шов у спор прямой, расположен на хорошо выраженном шовном валике. Сферические полярные капсулы открываются на переднем полюсе споры на некотором расстоянии от переднего края споры и друг от друга. Полярная нить образует 4-5 витков. Длина спор 12.0-13.3, толщина вместе с придатками 65.0-75.5, толщина без придатков 41.2-58.6, толщина меньшей створки без придатков 16-30, толщина большей створки без придатков 22.6-42.0, диаметр полярной капсулы 4.0-4,5.

Литература: Асеева, 1992, 2008.

Примечание: вид описан от двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata* (Ayres) из Авачинской бухты, бассейн Охотского моря (Асеева, 1992).

***Ceratomyxa microcapsularis* Fujita, 1923 (рис. 72)**

Хозяин: *Glyptocephalus stelleri*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: плазмодии на стадии сформированных в нем двух спор (более ранние стадии неизвестны) шаровидной формы, 27 в диаметре. Эктоплазма в целом хорошо различима. Эндоплазма гомогенная, полупрозрачная.

Споры во фронтальной проекции слегка изогнуты, в латеральной – почти прямые. Оболочка очень тонкая, и шовная линия почти незаметна. Створки, когда видны латерально, сужаются к заостренным полюсам. Они примерно равные по толщине, 32-37 и 34-40, но не симметричные. В лате-

ральной проекции передний край большей створки обычно вдавлен на внешней трети. Размер спор 11-15 x 13-14 x 55-72. Полярные капсулы почти идеально сферические. 2 в диаметре. Они разделены и открываются наружу узкими каналами. Длина полярной нити 14.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: кроме автора вида более никем не найден.

***Ceratomyxa microstomi* Fujita, 1923 (рис. 73)**

Хозяин: *Glyptocephalus stelleri*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: плазмодии от округлой до овальной формы. Эктоплазма отчетлива видна только на определенной стадии развития. Диаметр плазмодия в момент формирования в нем спор (обычно двух) 20.

Споры слегка изогнуты как в латеральной, так и фронтальной проекциях. Оболочка тонкая, шов плохо заметен. Створки симметричные, но неравные (39-43 и 40-46). Они в одинаковой степени сужаются к полюсам, а в середине более или менее сплющены. Длина спор 11-13, толщина – 51-54. Полярные капсулы сферические, расположены рядом друг с другом, 3 в диаметре.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: кроме автора вида более никем не найден.

***Ceratomyxa myxocephala* Aseeva, 2002 (рис. 74)**

Хозяин: *Myxocephalus stelleri* (у 4 из 6).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: б. Нарва, глубина 2-6 м.

Описание. Вегетативные формы: двуспоровые плазмодии овальной формы, размером 9.5-29.3. Эктоплазма не выражена, эндоплазма мелкозернистая.

Споры прямые, створки одинаковой длины. Их вершины слабо сужаются к широким закругленным вершинам. Шовная линия тонкая, несколько изогнутая. Сферические полярные капсулы расположены у переднего полюса. Амебоидный зародыш занимает всю полость споры. На вершинах створок видны остатки вальвогенных клеток. Длина спор 6.7-8.0, толщина 12.5-28.0, диаметр полярных капсул 4.0-4.2.

Литература: Aseeva, 2002; Асева, 2008.

***Ceratomyxa obtusa* Schulman, 1966 (рис. 75)**

Хозяин: *Takifugu porphyreus*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район зал. Посъета.

Описание (по Шульману, 1966). Вегетативные формы: неизвестны.

Споры симметричные, слабоизогнутые, несколько суживающиеся к латеральным концам, тупо закругленные. Длина споры 9-10, ширина 9-10, толщина 44-46. Полярные капсулы овальные, крупные, 0.2-7 x 5, расположены на переднем полюсе споры.

Литература: Шульман, 1966.

Примечание: кроме автора вида более никем не найден.

Ceratomyxa opisthocentri Dogiel, 1948 (рис. 76)

Хозяин: *Opisthocentrus ocellatus* (1 из 9 вскрытых), *Pholidapus dybo*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: б. Андреева, б. Северная.

Описание (по Догелю, 1948). Вегетативные формы: небольшие плазмодии неправильной формы, диаметром 10-20, с 2-3 нитевидными, постепенно утончающимися псевдоподиями.

Споры короткие, симметричные, очень слабо изогнутые, с тупо закругленными концами и слегка вздутой средней частью. Длина споры 5-7, ширина 14-17. Полярные капсулы сферические, диаметром 1-1.5.

Литература: Догель, 1948; Буторина, 2015.

Ceratomyxa orientalis (Dogiel, 1948) (рис. 77)

Хозяева: *Clupea pallasii* (у 2 из 65), *Clupanodon punctatus* (у 17 из 25), *Sardinops sagax* (по Догелю 2 из 10).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: б. Нарва, б. Экспедиции, глубина 10-40 м.

Описание. Вегетативные формы: двуспоровые плазмодии, овальной формы, размером 17.6-40.0, несколько вытянуты. Эктоплазма практически не выражена, эндоплазма мелкозернистая.

Споры асимметричные, сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном шву, передний полюс несколько выступает, задний – прямой или слегка вогнут. Створки плавно сужаются от шва к тонким вершинам. Шов прямой, тонкий. Амебоидный зародыш находится в самой широкой части споры. Сферические полярные капсулы расположены у переднего края споры, сближены и открываются вблизи от шва. Полярная нить имеет 6-7 витков. Длина спор 8-10, толщина 68-90.6, диаметр полярных капсул – 3.8-5.0, длина одной створки превышает длину другой на 4-6 мкм.

Литература: Догель, 1948; Асеева, 2000, 2008.

Примечание: вид описан от сельди из Белого моря (Шульман, 1966) и Тихого океана (Асеева, 2000, Асеева и др., 2013).

Ceratomyxa platichthyis (Fujita, 1923) (рис. 78)

Хозяева: *Cleisthenes herzensteini* (по Догелю 1 из 1), *Hippoglossoides elassodon*, *Platichthys stellatus* (29 из 66; по Догелю 1 из 1), *Pleuronectes pinnifasciatus* (по Догелю 2 из 2), *Limanda aspera* (по Догелю 7 из 7),

L. punctatissima (7 из 43; по Догелю 1 из 1), *Pseudopleuronectes yokohamae* (24 из 126), *P. herzensteini* (13 из 62), *Liopsetta obscura* (17 из 37).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: пр. Старка, б. Алексеева, б. Серебрянка, б. Нарва, район о. Аскольд, зал. Посыета, Татарский пр., глубина 10-45 м.

Описание. Вегетативные формы: плазмодии размером 20-180, ленто-видной формы с булавовидным утолщением на одном конце, от которого могут отходить короткие псевдоподии. В расширении образуются две споры. Эктоплазма хорошо различима, эндоплазма мелкозернистая.

Споры дугообразно изогнуты, передний полюс выступает, задний вогнут. Створки спор равные, на всем протяжении имеют одинаковый диаметр, вершины створок тупо закругленные. Полярные капсулы сферические, открываются на некотором расстоянии от переднего полюса и друг от друга. Шов прямой и тонкий. Длина спор паразитов от звездчатой камбалы 10.0-13.0, ширина 9.0-10.0, толщина 22.0-30.0. Длина спор от желтополосой камбалы 14.0-15.0, толщина 30.0-33.0, диаметр полярных капсул 3.5.

Литература: Fujita, 1923; Догель, 1948; Шульман, 1966; Асеева, 1997, 2008; Фролова, 2011б.

Примечание: Вид описан от звездчатой камбалы у берегов Японии в районе о. Хоккайдо (Fujita, 1923).

***Ceratomyxa polymorpha* Meglitsch, 1960 (рис. 79)**

Хозяин: *Pseudopleuronectes herzensteini* (11 из 62).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Аскольд, глубина 15 м.

Описание. Вегетативные формы: односпоровые плазмодии округлой или овальной формы. Экто- и эндоплазма плохо различимы. Размеры плазмодиев 14-16 x 26-30.

Молодые споры округлые, зрелые приобретают овальную форму. Передний край уплощенный или выступает, задний уплощен. Створки спор неравные, вершины створок тупо закруглены. Шовная линия прямая, расположена в самой широкой части споры. Грушевидные полярные капсулы открываются на некотором удалении от переднего полюса и друг от друга. Длина спор 10.3-14.4, толщина 18.5-25.5, длина полярных капсул 4.6-5.0, диаметр 4.2.

Литература: Асеева, 2008; Антоненко и Асеева, 2010.

Примечания: вид описан от *Pseudophycis bachus* (Forster) у берегов Новой Зеландии (Meglitsch, 1960).

Имеющиеся в нашем материале споры отличаются от типовых более разнообразной формой, что, по-видимому, является следствием паразитирования у другого хозяина.

Ceratomyxa porrecta Dogiel, 1948 (рис. 80)

Хозяева: *Myoxocephalus brandti* (6 из 15; по Догелю у 1 из 3), *M. jaok* (5 из 35), *Gymnocanthus herzensteini* (6 из 16; по Догелю 4 из 7), *Bero elegans* (по Догелю 2 из 8), *Hippoglossoides elassodon*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: б. Нарва, б. Алексева, пр. Старка, зал. Посьета, глубина 2-45 м, б. Андреева, Татарский пр..

Описание. Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры симметричные, передний край выпуклый, задний уплощен. Створки одинаковых размеров, образуют плавный переход от основания к суженным вершинам. Почти сферические полярные капсулы открываются вблизи переднего полюса, но на некотором расстоянии друг от друга. Полярная нить образует 6 витков. Шовный валик прямой, четко выражен. Длина спор 5.0-7.3, ширина 46-50, диаметр полярных капсул 5.3-6.6.

Литература: Догель, 1948; Асеева, 2005, 2008; Фролова, 2011б.

Ceratomyxa protopsettae Fujita, 1923 (рис. 81)

Хозяева: *Limanda aspera* (18 из 90), *Paralichthys olivaceus*, *Hippoglossoides robustus*, *Lepidopsetta mochigarei*, *Glyptocephalus stelleri*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: пр. Старка, район о. Аскольд, глубина 45-80 м, возле берегов Японии.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры асимметричные, вытянуты в направлении, перпендикулярном шовной линии, и несколько изогнуты в переднезаднем направлении. Передний полюс выпуклый, задний либо плоский, либо вогнут. Створки споры имеют разную длину и разную толщину. Одна длиннее и слегка сжата, другая короче и толще. Шов прямой, несколько углубленный. Сферические полярные капсулы небольшие, открываются вблизи переднего полюса. Длина споры 8.0-12.0, ширина 60.0-78.0, диаметр полярных капсул 3.0, длина полярной нити 70.

Литература: Fujita, 1923; Асеева, 2008; Антоненко и Асеева, 2010.

Примечание: вид известен от 10 видов камбал с обоих побережий Японии (Fujita, 1923).

Ceratomyxa rara Kovaleva, Gaevskaja et Krasin, 1986 (рис. 82)

Хозяева: *Glyptocephalus stelleri* (28 из 84), *Hippoglossoides dubius* (37 из 70), *Cleisthenes herzensteini* (10 из 84), *Acanthopsetta nadeshnyi* (3 из 10).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: Татарский пролив, пр. Старка, зал. Восток, зал. Посьета, район о. Аскольд, б. Рудная, глубина 30-150 м.

Описание. Вегетативные формы: овальные несколько вытянутые плазмодии без псевдоподии, размером 32-34 x 88-90. Эндоплазма мелкозерни-

стая, содержит светопреломляющие включения. В плазмодиях формируются две споры.

Споры вытянуты перпендикулярно шву, передний полюс дугообразно изогнут, задний уплощен, иногда вогнут. Створки спор плавно переходят от расширенной части к суженным концам. Шовный валик прямой. Сферические полярные капсулы открываются вблизи переднего полюса. Полярная нить имеет 5-7 витков. Длина спор 18.0-20.0, толщина 90.0-120.0, диаметр полярных капсул 6.5, что больше, чем указывается для этого вида в первоописании.

Литература: Асеева, 2008.

Примечание: вид описан от черного палтуса из Тихого океана (Ковалева, и др., 1986). Н.Л. Асеевой найден у палтусовидной камбалы в Охотском море.

***Ceratomyxa recta* Meglitsch, 1960 (рис. 83)**

Хозяин: *Pseudopleuronectes yokohamae* (у 21 из 126).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: б. Нарва, глубина 5-10 м.

Описание. Вегетативные формы: двуспоровые плазмодии округлой, овальной или вытянутой формы, размеры 28-42.

Споры асимметричные, дуговидно изогнуты, передний край выступает, задний уплощен. Створки споры прямые, не сужаются на всем протяжении. Вершины створок закругленные. Сферические полярные капсулы мелкие, иногда разные по величине, открываются вблизи переднего полюса. Шовная линия прямая. Длина спор 10.0-14.2, толщина 20.0-33.0, диаметр полярной капсулы 3.0-3.5, что больше, чем указывается для типовых экземпляров.

Литература: Асеева, 2008; Антоненко и Асеева, 2010.

Примечания: вид был описан от *Genypterus blacodes* (Forster) у берегов Новой Зеландии (Meglitsch, 1960).

Имеющиеся в нашем материале споры отличаются от типовых более разнообразной формой, что, по-видимому, является следствием паразитирования у другого хозяина.

***Ceratomyxa robusta* Fujita, 1923 (рис. 84)**

Хозяева: *Atherestes evermanni*, *Lepidopsetta mochigarei*, *Tanakius kitaharae*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: плазмодии по контуру сферические, 13 в диаметре, снабжены узловатыми псевдоподиями. У более старых плазмодиев они удлинняются вдвое. Эктоплазма очень тонкая. Эндоплазма заполнена крупными сферами.

Споры слегка изогнуты в латеральной проекции, тупоконечные. Створки симметричные, толстые, около 60 толщины каждая. Шовная линия хорошо заметна. Длина спор 18-20, толщина 115-120. Споры округлые, в латеральной проекции 5-6 x 4-5. Выводные протоки широко расставлены. Длина полярной нити 160.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: кроме автора вида более никем не найден.

Ceratomyxa spectabilis Dogiel, 1948 (рис. 85)

Хозяева: *Hemitripteris villosus* (2 из 5), *Stichaeopsis epallax* (1 из 2), *Myoxocephalus brandti*.

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: б. Андреева.

Описание (по Догелю, 1948). Vegetативные формы: плазмодии неправильной формы, 25-30 x 12-25. В них образуются по 2 споры.

Споры в виде утолщенного в середине полумесяца с отогнутыми назад рогами с нитевидными продолжениями в концевых частях. В утолщенной части находятся полярные капсулы и 1-2 амебоидных зародыша. Длина спор из бычка 10-13, толщина средней вздутой части 10-13, длина рогов 37-55. Длина спор из морской собачки 9-11, толщина средней вздутой части 10-13, длина рогов 33-40, диаметр полярных капсул 3

Литература: Догель, 1948; Буторина, 2015.

Ceratomyxa streptospora Davis, 1917 (рис. 86)

Хозяин: *Hemilepidotus gilberti* (у 2 из 15).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: пр. Старка, глубина 15 м.

Описание. Vegetативные формы: не обнаружены.

Споры асимметричные, сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном шву, передний полюс слегка выступающий, задний уплощен. Створки споры немного сужаются от шва к закругленным вершинам. Шов прямой, образует чуть выступающий валик. Сферические полярные капсулы открываются на некотором расстоянии от переднего края споры, от шва и друг от друга. Длина спор 3.8-4.0, толщина 27.0-28.0, диаметр полярных капсул 1.8-2.2, что меньше, чем указано в первоописании.

Литература: Асеева, 2005, 2008.

Примечания: вид описан от *Genypteris blacodes* (Forster) из моря Бофорта (Davis, 1917). Н.Л. Асеевой найден у *Hemilepidotus gilberti* в Охотском море.

Имеющиеся в нашем материале споры отличаются от типовых более прямой формой.

Ceratomyxa sympetala Aseeva, 1992 (рис. 87)

Хозяева: *Lepidopsetta mochigarei* (5 из 21), *Platichthys stellatus* (15 из 66).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: зал. Посьета, пр. Старка, глубина 20-45 м.

Описание. Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры прямые или слабо изогнутые в передне-заднем направлении, с выпуклым передним и прямым или с немного вогнутым задним полюсами. Створки неравные, несколько сужаются к широким закругленным вершинам. Стенки створок тонкие, прямые, шовная линия тонкая, но хорошо заметная. Сферические полярные капсулы располагаются у переднего полюса, где открываются на некотором расстоянии от переднего края и друг от друга. Полярная нить образует 5 витков. Длина спор 10.0-16.0, толщина 38.0-45.2, высота большей створки 21-25, меньшей 18-20, диаметр полярных капсул 2.7, длина полярной нити 47.

Литература: Асеева, 2008; Антоненко и Асеева, 2010.

Примечание: вид описан от двухлинейной камбалы из Охотского моря (Асеева, 1992).

Ceratomyxa tenuis Fujita, 1923 (рис. 88)

Хозяева: *Limanda aspera*, *Tanakias kitaharae*, *Hippoglossoides robustus*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Плазмодии обычно округлые, непосредственно перед спорующей 15 в диаметре, часто с коротким отростком. Эктоплазма хорошо различима, эндоплазма содержит плотно упакованные мелкие гранулы. В плазмодии образуются 2, реже 1 спора.

Споры крупные, слегка изогнутые в латеральной проекции. Створки неравные, немного утончающиеся к концам. Толщина створок 60-69 и 55-65. Шовная линия заметная. Размер спор 10-15 x 10-15 x 108-112. Полярные капсулы почти равные, в латеральной проекции яйцевидные, длиной в латеральной проекции 4-5 и 3-4. Длина полярной нити 40-50.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: кроме автора вида более никем не найден.

Ceratomyxa toitae Fujita, 1923 (рис. 89)

Хозяин: *Verasper variegatus*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: около о. Хонсю.

Описание (по Fujita, 1923). Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры прямые в латеральной проекции и заметно изгибающиеся во фронтальной, с почти равными створками (толщина 19-21 и 21-24). Длина и ширина спор 13, толщина – 30-42. Полярные капсулы сферические, 3 в диаметре, приближены ко шву в переднем конце тела.

Литература: Fujita, 1923.

***Ceratomyxa volubilis* Aseeva, sp. n. (рис. 90)**

Материал: Синтипы – препарат № 207.

Хозяева: *Hippoglossoides dubius* (5 из 70), *Glyptocephalus stelleri* (2 из 84).

Локализация – желчный пузырь.

Места обнаружения и дата находок: районы пр. Старка, глубина 40 м, 16.VI 1988; зал. Посъета, глубина 60-120 м; 15.VI

Описание. Вегетативные формы: молодые плазмодии лентовидные, со вздутиями через равные промежутки. В вегетативных формах в середине вздутия формируются две споры, с обеих сторон от которых отходят длинные ветвистые псевдоподии. Иногда через промежуток образуется еще одна спора. Размеры плазмодия 11-20, длина псевдоподии 100-180. Эктоплазма хорошо выражена, эндоплазма мелкозернистая.

Споры симметричные, передний полюс несколько выступает, задний упрощен. Створки спор на всем протяжении одинакового размера и заканчиваются закругленными вершинами, от которых отходят длинные тонкие отростки. У последних через равные промежутки наблюдаются утолщения. Крупные полярные капсулы сферической формы, занимают половину или больше половины длины споры, открываются вблизи переднего полюса, но на некотором расстоянии друг от друга. Шовный валик прямой, несколько углубленный. Длина споры 10-12, их ширина без отростков 38-40, длина отростков 100-180, диаметр полярных капсул 6,5-7,0, полярная нить имеет 6 витков.

Примечание: новый вид наиболее близок к *C. lianoideus* Aseeva, 2003, отличаясь лентовидной формой вегетативных стадий, дуговидно изогнутой формой споры, строением полярных капсул, наличием на створках длинных ветвистых отростков с утолщениями.

***Ceratomyxa* sp. 1 (рис. 91)**

Хозяин: *Hippoglossoides dubius* (1 из 70).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: Татарский пр., глубина 100 м.

Описание. Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры вытянуты в плоскости, перпендикулярной шву. Створки спор утолщены по переднему краю и заканчиваются закругленными вершинами, от которых отходят завернутые вверх рогоподобные отростки. Шовная линия прямая, образует выступающий валик. Сферические полярные капсулы открываются на переднем полюсе, но на некотором расстоянии от шва и друг от друга. Полярная нить образует 5 витков. Длина спор 12-15, толщина 24-38, диаметр полярных капсул 4-4.5, длина отростков 20-32.

Литература: Асеева, 2008.

***Ceratomyxa* sp. 2 (рис. 92)**

Хозяин: *Lycodes raridens* (1 из 3).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: Татарский пр., глубина 90 м.

Описание. Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры симметричные, сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном плоскости шва. Передний полюс выступает, задний уплощен. Створки плавно сужаются по направлению от шва к закругленным вершинам. Шовный валик несколько изгибается в верхней части споры. Овальные полярные капсулы приближаются по строению к грушевидным, открываются на некотором удалении от переднего полюса, от шва и друг от друга. Амебoidalный зародыш находится в центре споры и занимает большую ее часть. Длина спор 3.8-4.7, толщина 29.0-40.7, длина полярных капсул 2.0, их диаметр 1.8, длина полярной нити 28.

Литература: Асеева, 2008.

Ceratomyxa sp. 3 (рис. 93)

Хозяин: *Arctoscopus japonicus* (2 из 5).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: б. Ольга, глубина 25 м.

Описание. Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры дуговидно изогнуты в переднезаднем направлении, с выпуклым передним и уплощенным или сильно вогнутым задним полюсом. Створки споры толстые, плавно сужаются от шва к зауженным и закругленным вершинам. Сферические полярные капсулы мелкие, открываются на некотором удалении от переднего края споры. Полярная нить образует 5-6 витков. Мелкозернистый амебoidalный зародыш занимает почти всю полость споры, свободную от полярных капсул. Длина спор 9.8-11.2, толщина 33.2-46.4, диаметр полярных капсул 1.8-2.0.

Литература: Асеева, 2008.

Ceratomyxa sp. 4 (рис. 94)

Хозяева: *Pseudopleuronectes yokohamae* (1 из 126), *Liopsetta obscura* (1 из 37).

Локализация: мочевого пузыря.

Места обнаружения: б. Серебрянка, глубина 2-5 м.

Описание. Вегетативные формы: округлые двуспоровые плазмодии, размером 16-17. Эктоплазма не выражена, эндоплазма мелкозернистая.

Споры сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном шву, их толщина превышает длину. Передний полюс споры выпуклый, задний несколько уплощен. Створки споры часто асимметричные, несколько изогнуты и сжаты с боков, заканчиваются усеченными вершинами. Создается впечатление, что створки спор обломлены. Длина спор 8-10, толщина 22-26, диаметр полярных капсул 3.3.

Литература: Асеева, 2008.

Ceratomyxa sp. 5

Хозяин: *Lumpenus sagitta* (3 из 3).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: зал. Восток.

Примечание: во всех трех рыбах были обнаружены только молодые плазмодии типичной для рода *Ceratomyxa* формы. Определение вида по ним не представляется возможным, поэтому мы и не приводим рисунка.

Род *Ceratomyxa* представлен паразитами в основном желчного и мочевого пузыря морских рыб (Шульман, 1966). Всего в Японском море у рыб из 13 семейств зарегистрировано 43 вида микроспоридий этого рода. Только два вида, *C. auerbachii* и *C. speciabilis*, нами отмечены у видов, принадлежащих не к 1 семейству хозяев, остальные – у рыб только одного семейства.

Наибольшее число видов – 27 – найдено у камбаловых рыб (Pleuronectidae). Четыре вида обнаружены у рыб сем. Cottidae, 3 – у Sticheidae, по 2 вида – у Tetraodontidae и Clupeidae. У рыб остальных 8 семейств найдено только по 1 виду микроспоридий этого рода.

Ceratomyxa amorpha и *C. streptospora* отмечены у разных рыб в бассейнах Тихого и Северного Ледовитого океанов, *C. orientalis* и *C. auerbachii* – Тихого и Атлантического, *C. elongata*, *C. hokarai*, *C. marinae*, *C. polymorpha*, *C. rara*, *C. recta*, *C. sympletata* – в разных точках Тихого океана. Остальные 32 вида вне пределов Японского моря пока не найдены. Не исключено, что многие из них являются эндемичными для данного моря.

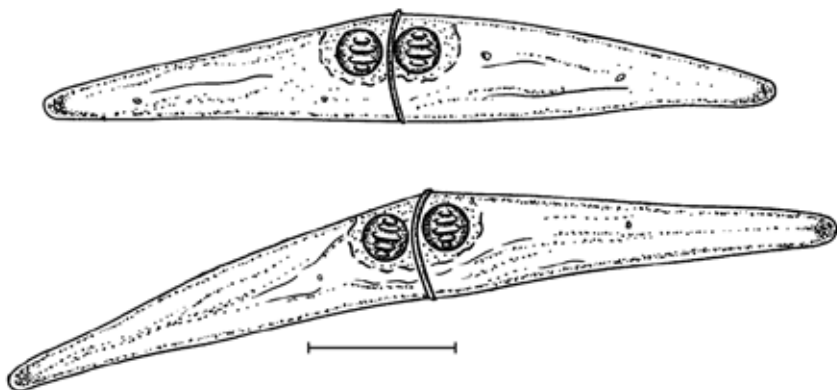


Рис. 52. *Ceratomyxa acuta* (споры)

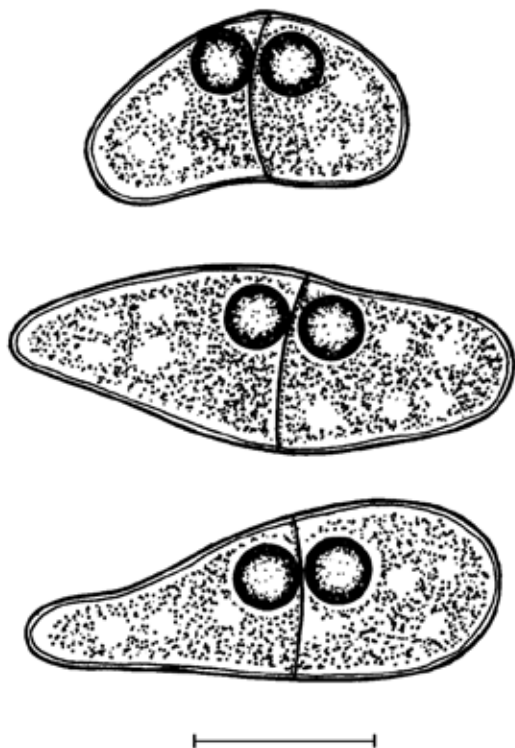


Рис. 53. *Ceratomyxa amorpha* (споры)

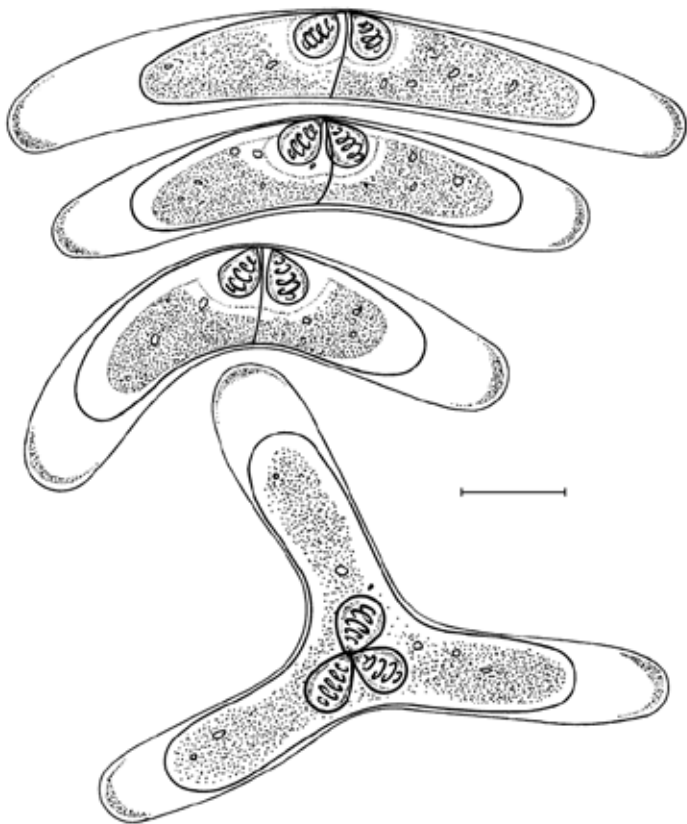


Рис. 54. *Ceratomyxa aspera* (споры)

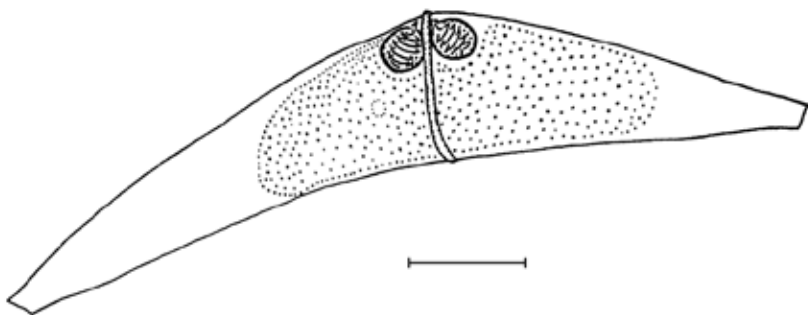


Рис. 55. *Ceratomyxa auerbachii* (спора)

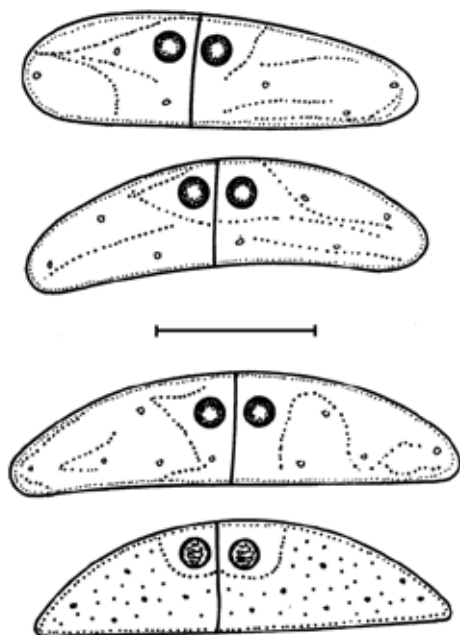


Рис. 56. *Ceratomyxa azonusi* (споры)

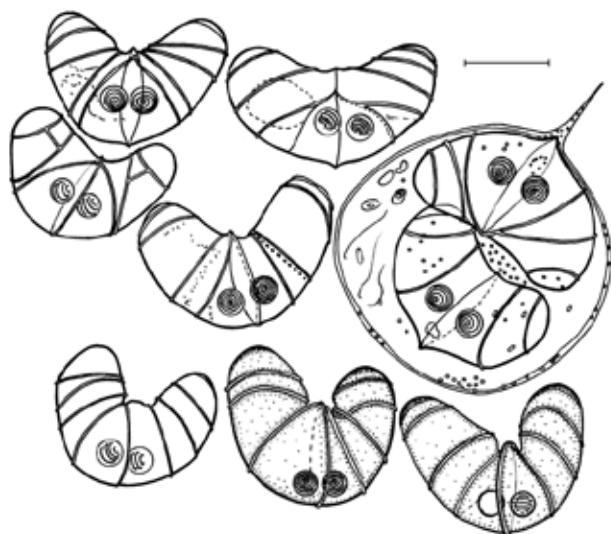


Рис. 57. *Ceratomyxa costata* (споры и плазмодий)

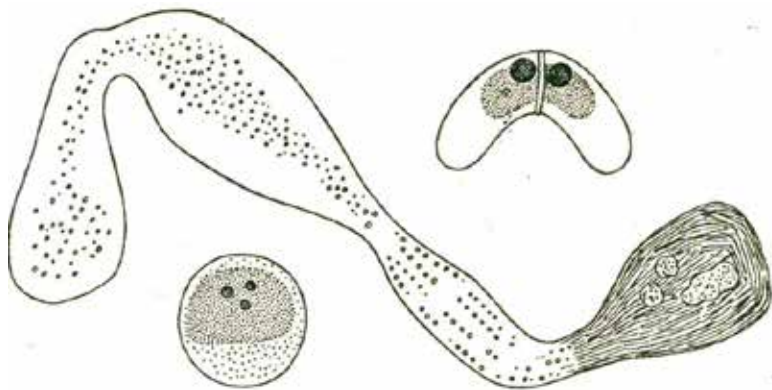


Рис. 58. *Ceratomyxa diloba* (плазмодии и спора)
(из: Догель, 1948)

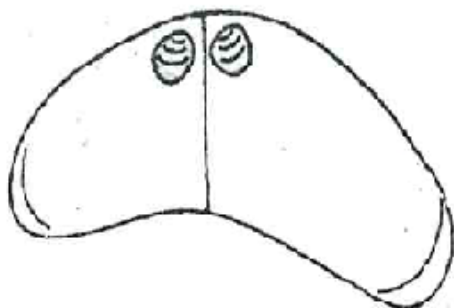


Рис. 59. *Ceratomyxa dispar* (спора) (из: Fujita, 1923)

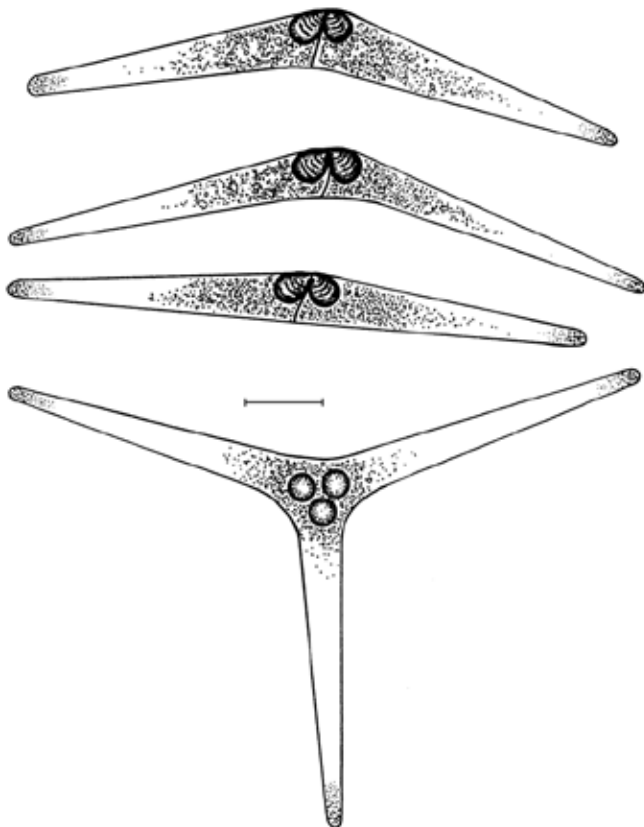


Рис. 60. *Ceratomyxa durusa* (споры)

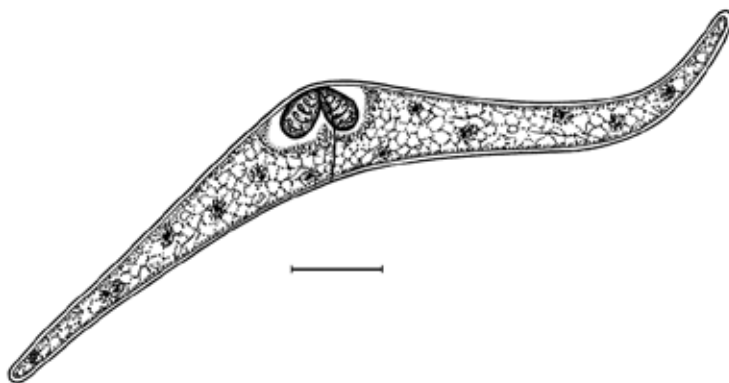


Рис. 61. *Ceratomyxa elongata* (спора)

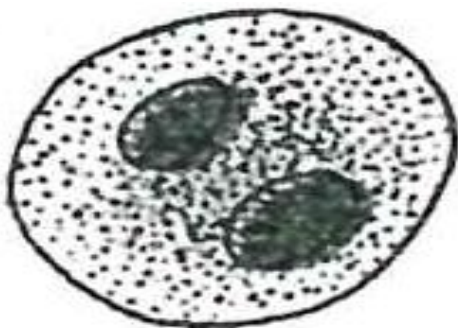


Рис. 62. *Ceratomyxa etrumei* (плазмодий) (из; Догель, 1948)

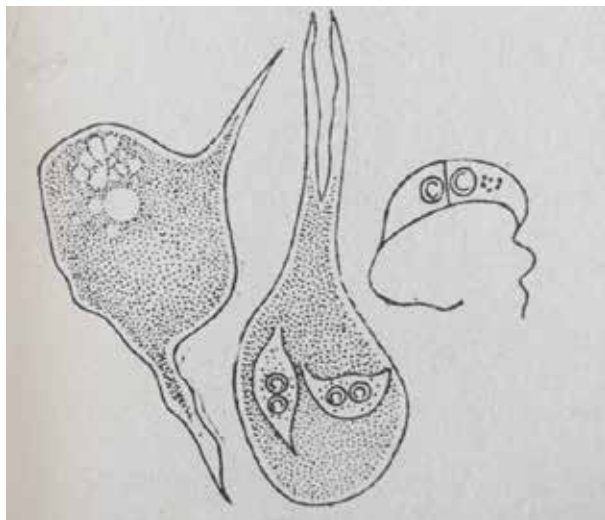


Рис. 63. *Ceratomyxa filiformis* (плазмодии и спора) (из: Догель, 1948)

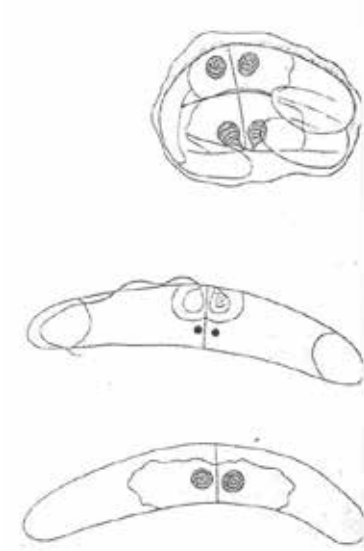


Рис. 64. *Ceratomyxa fukuiensis* (плазмодий и споры (из: Fukui, 1923

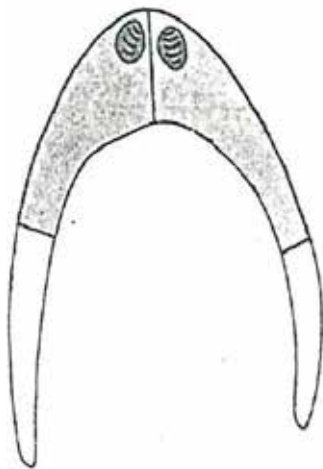


Рис. 65. *Ceratomyxa furcata* (спора) (из: Fukui, 1923)

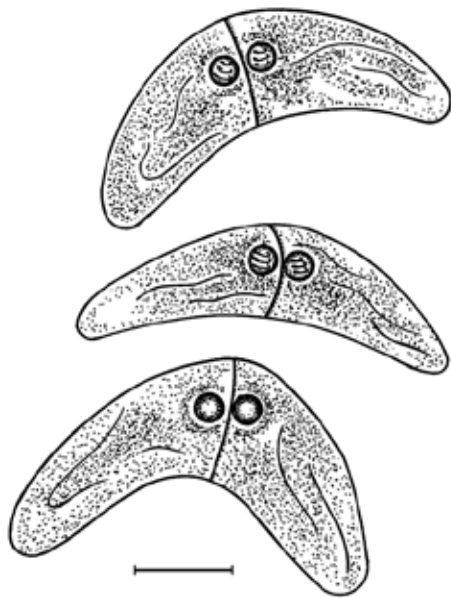


Рис. 66. *Ceratomyxa hokarari* (споры)

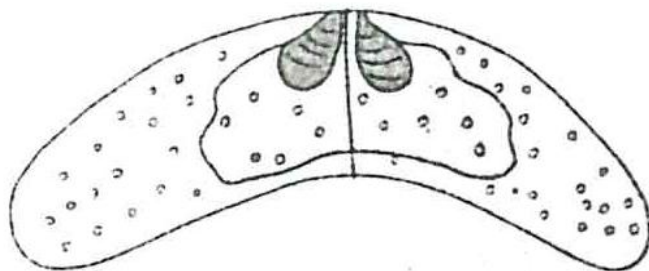


Рис. 67. *Ceratomyxa japonica* (спора) (из: Fukui, 1923)

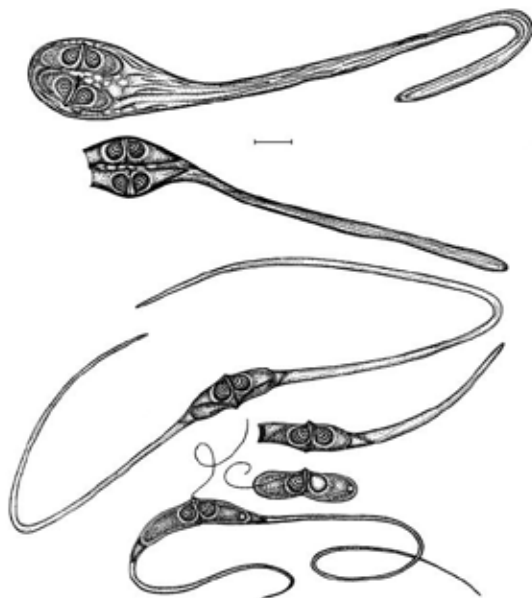


Рис. 68. *Ceratomyxa lianoides* (споры и плазмодии)

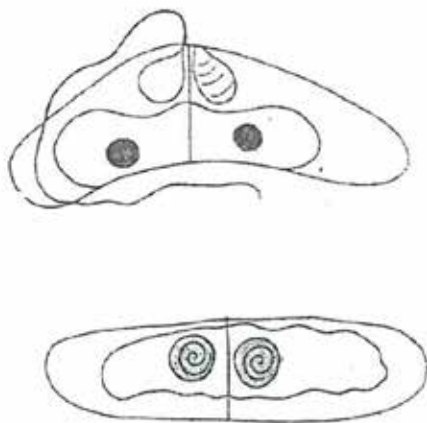


Рис. 69. *Ceratomyxa limandae* (споры) (из: Fukui, 1923)



Рис. 70. *Ceratomyxa majimae* (спора) (из: Fukui, 1923)

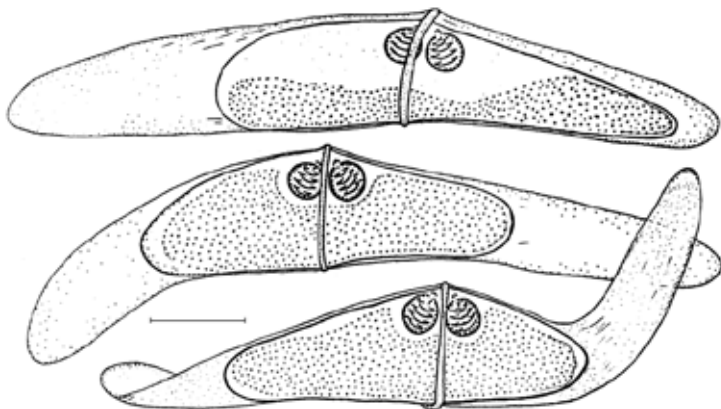


Рис. 71. *Ceratomyxa marine* (споры)

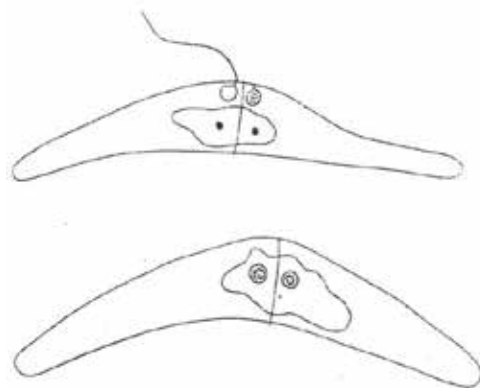


Рис. 72. *Ceratomyxa microcapsularis* (споры) (из: Фукуи, 1923)

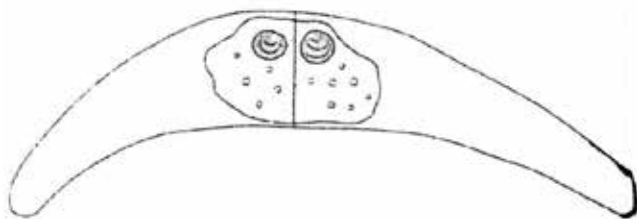


Рис. 73. *Ceratomyxa microstomi* (спора) (из: Фукуи, 1923)

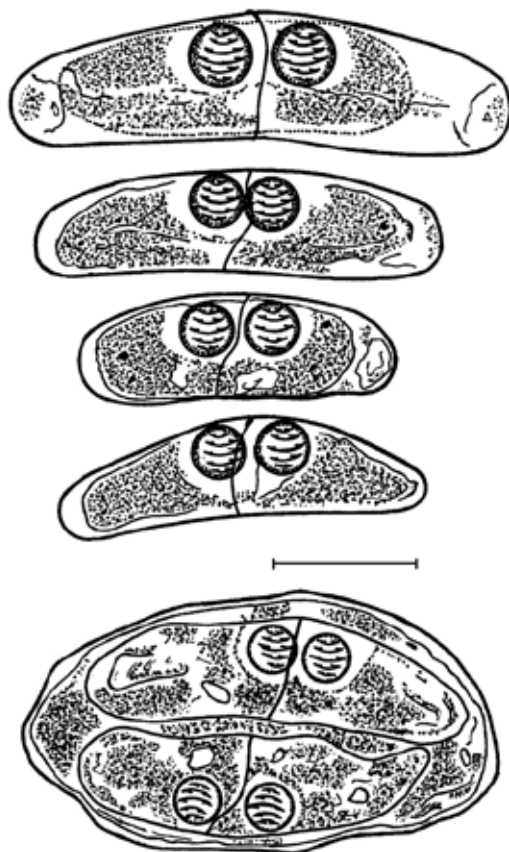


Рис. 74. *Ceratomyxa tyoxocephala* (споры и плазмодий)

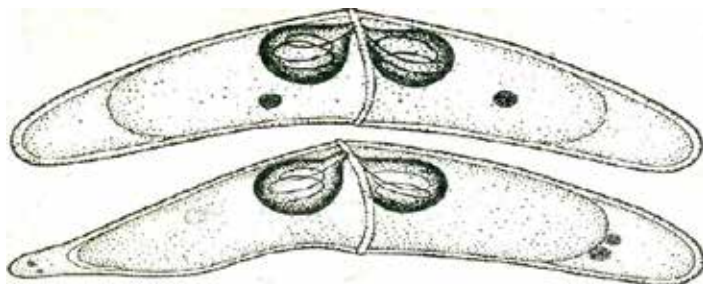


Рис. 75. *Ceratomyxa obtusa* (споры) (из: Шульман, 1966)

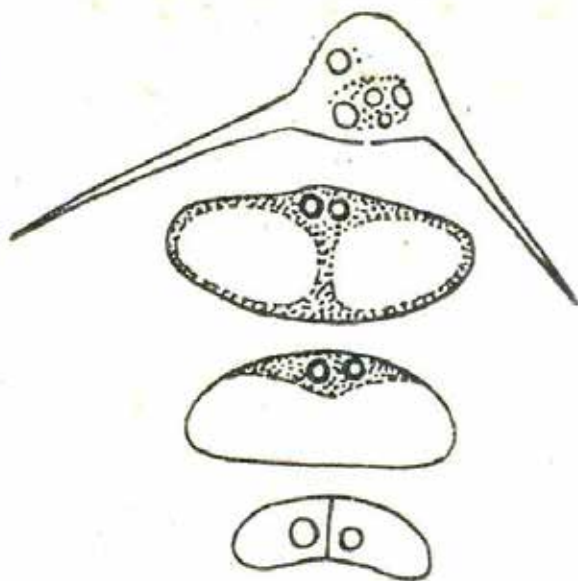


Рис. 76. *Ceratomyxa opisthocentri* (плазмодий и споры) (из: Догель, 1948)

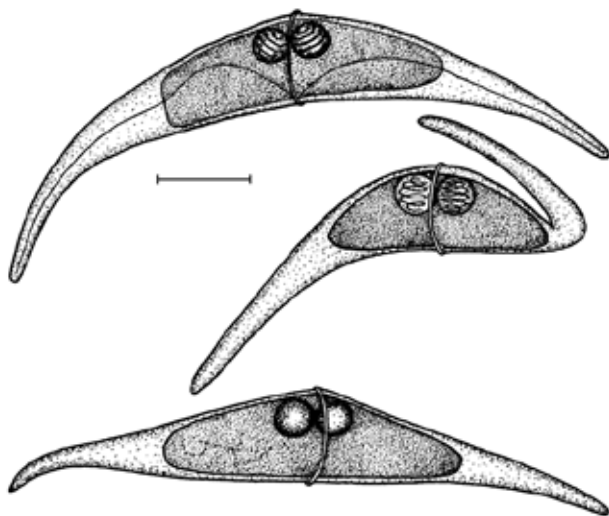


Рис. 77. *Ceratomyxa orientalis* (споры)

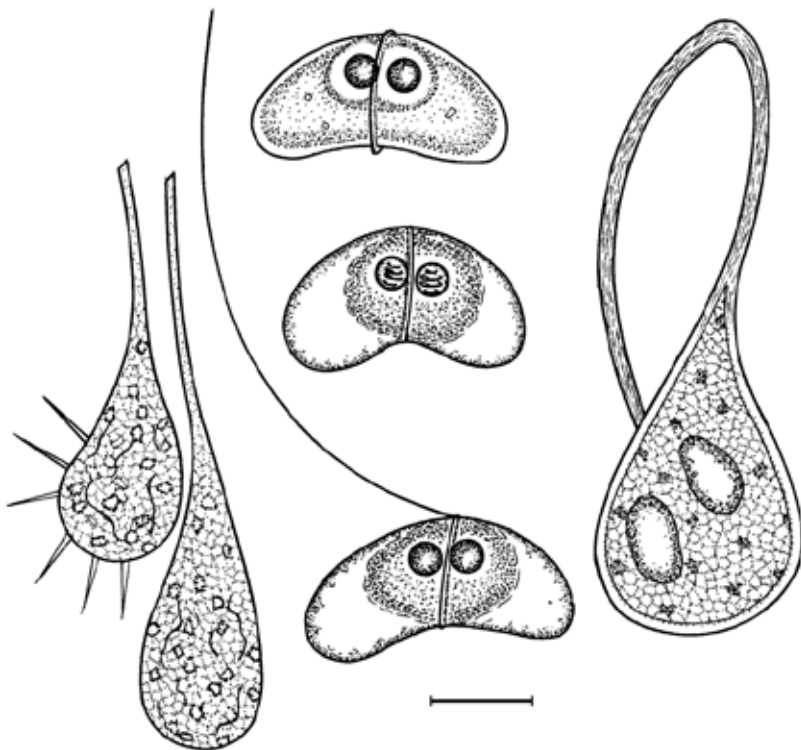


Рис. 78. *Ceratomyxa platichthys* (споры и плазмодии)

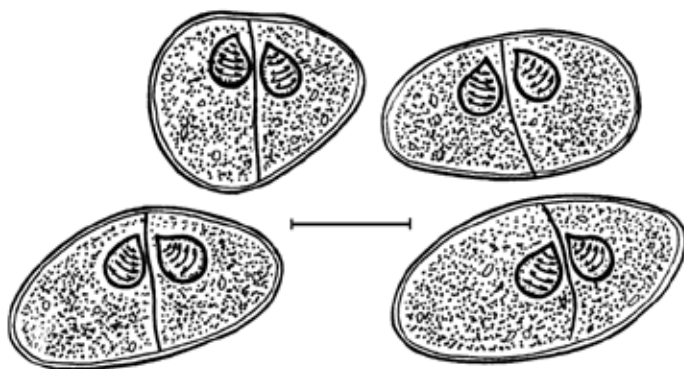


Рис. 79. *Ceratomyxa polymorpha* (споры)

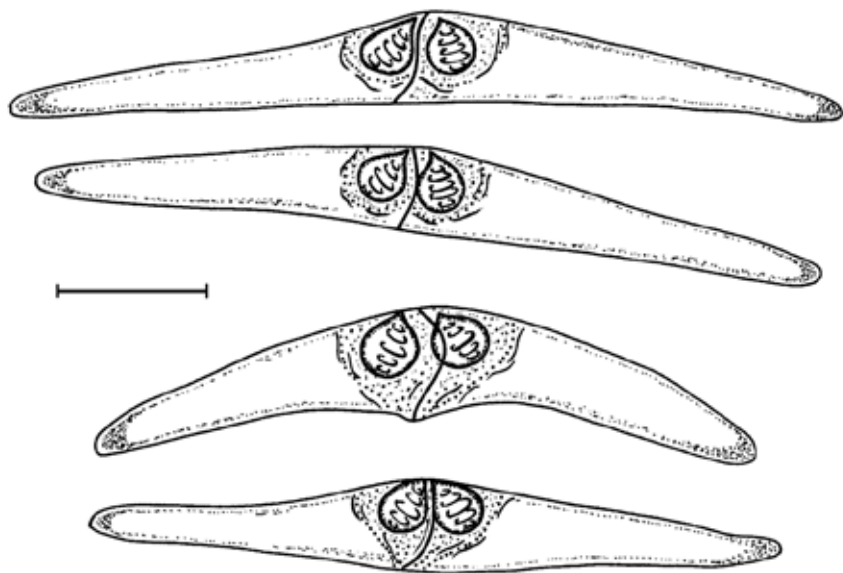


Рис. 80. *Ceratomyxa porrecta* (споры)

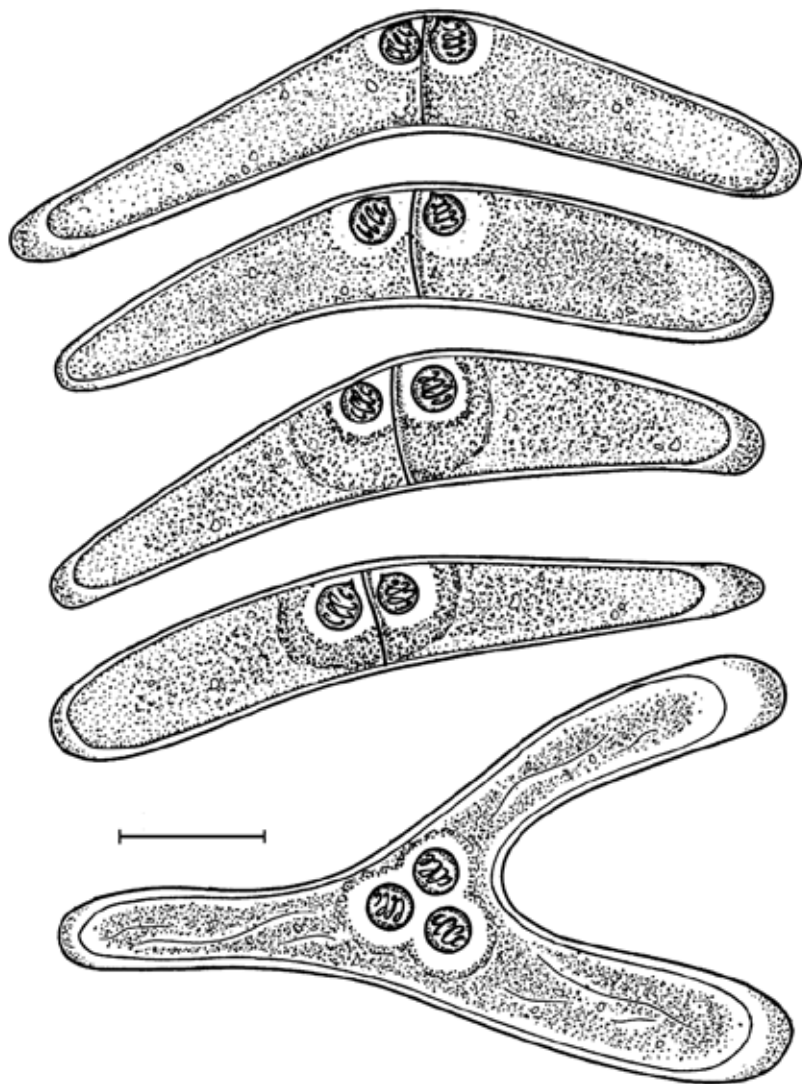


Рис. 81. *Ceratomyxa protopsettae* (споры)

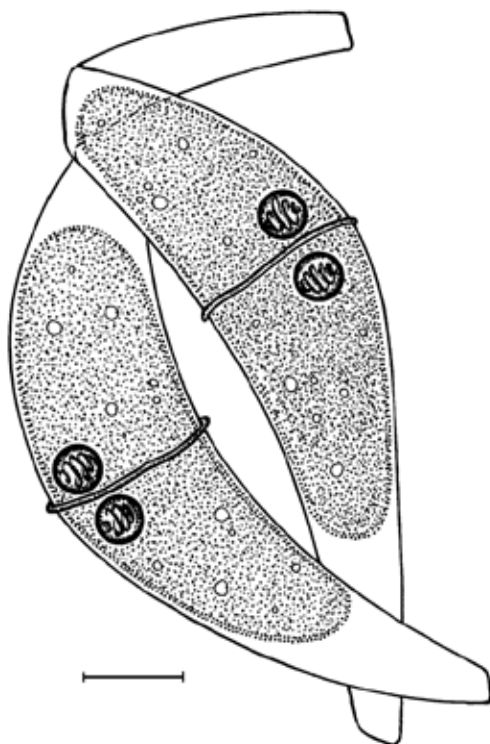


Рис. 82. *Ceratomyxa rara* (споры)

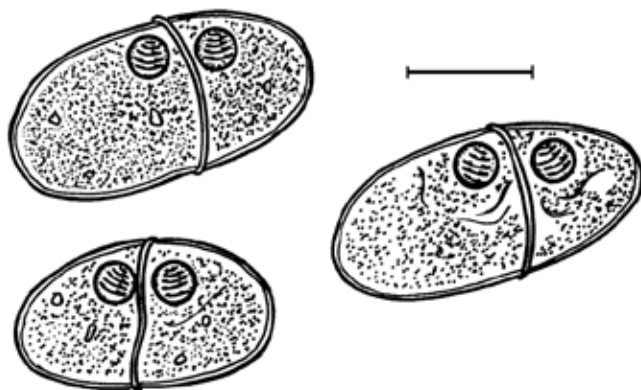


Рис. 83. *Ceratomyxa recta* (споры)

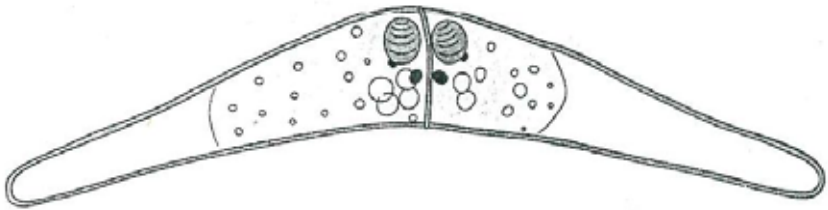


Рис. 84. *Ceratomyxa robusta* (спора) (из: Fujita, 1923)

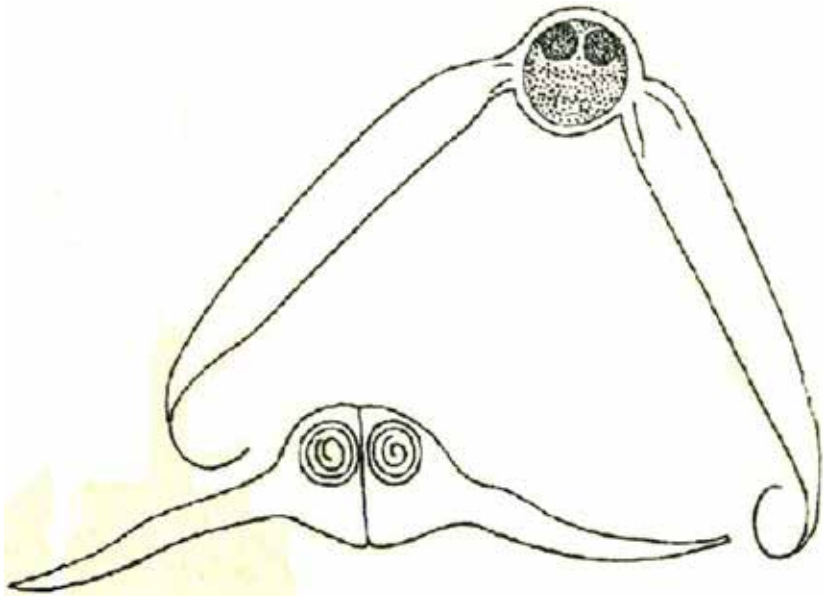


Рис. 85. *Ceratomyxa specabilis* (споры) (из: Догель, 1948)

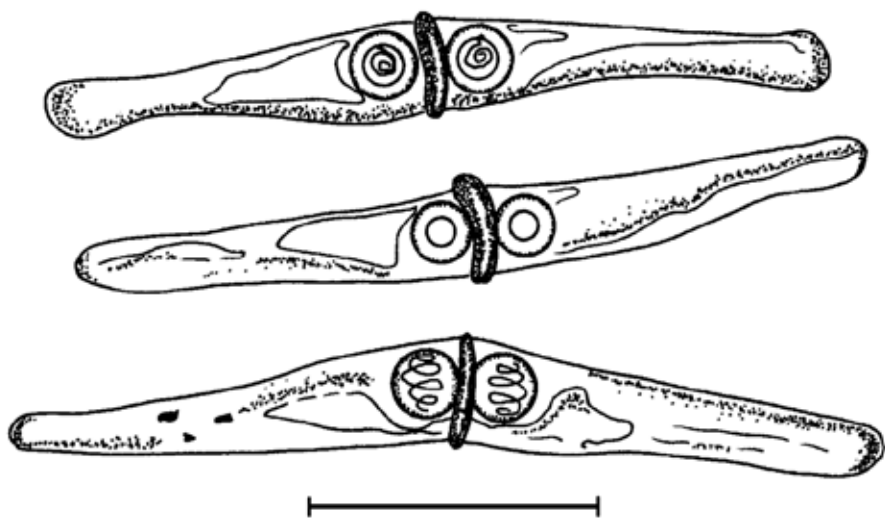


Рис. 86. *Ceratomyxa streptospora* (споры)

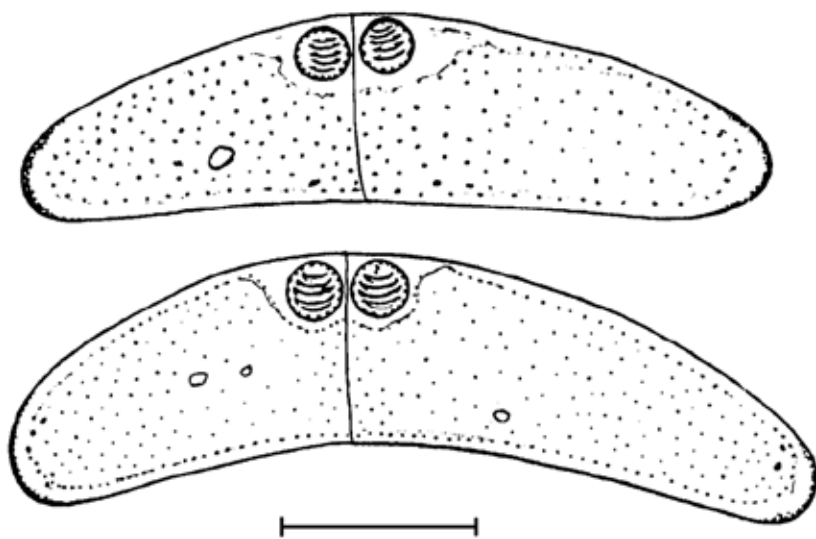


Рис. 87. *Ceratomyxa sympetala* (споры)

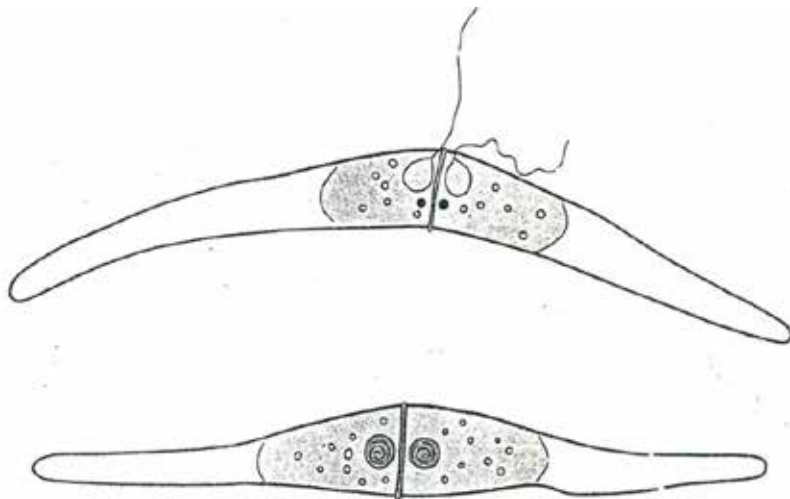


Рис. 88. *Ceratomyxa tenuis* (споры) (из: Fujita, 1923)

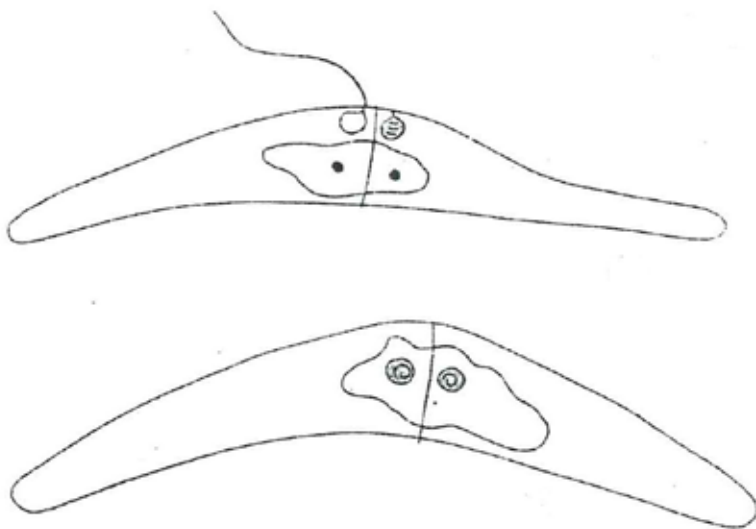


Рис. 89. *Ceratomyxa toitae* (споры) (из: Fujita, 1923)

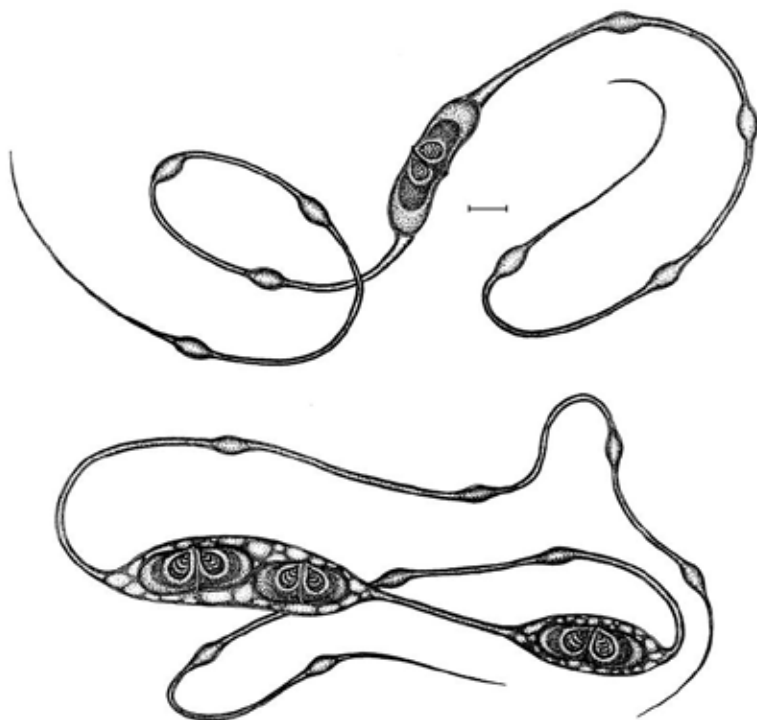


Рис. 90. *Ceratomyxa volubilis* sp. n. (споры и плазмодии)

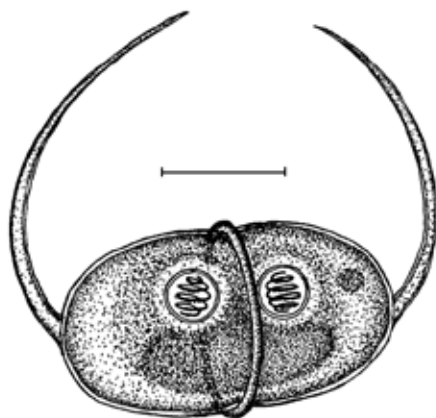


Рис. 91. *Ceratomyxa* sp. 1 (спора)

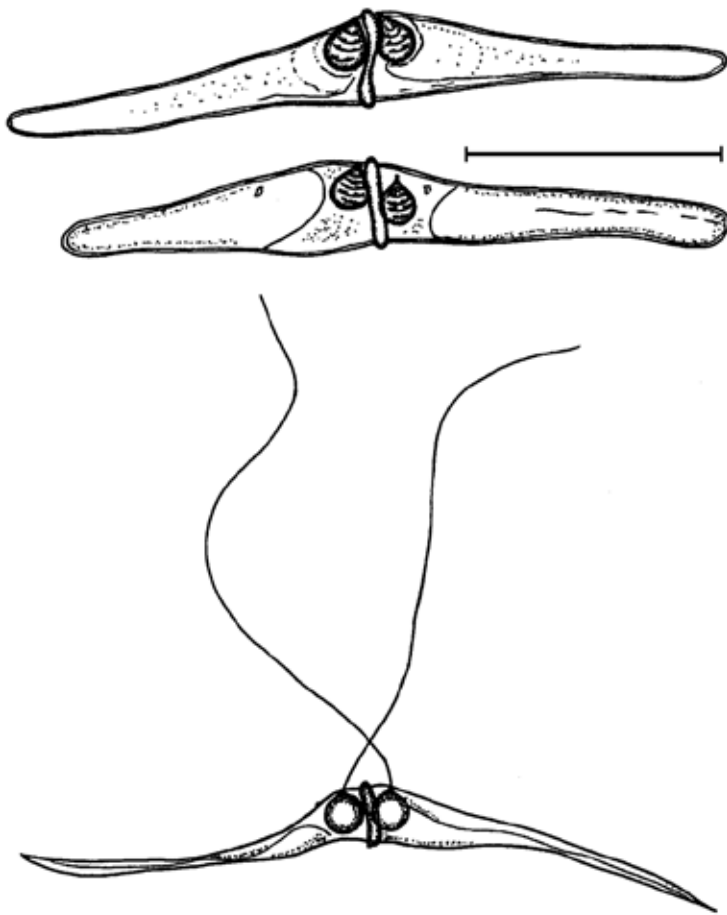


Рис. 92. *Ceratomyxa* sp. 2 (споры)

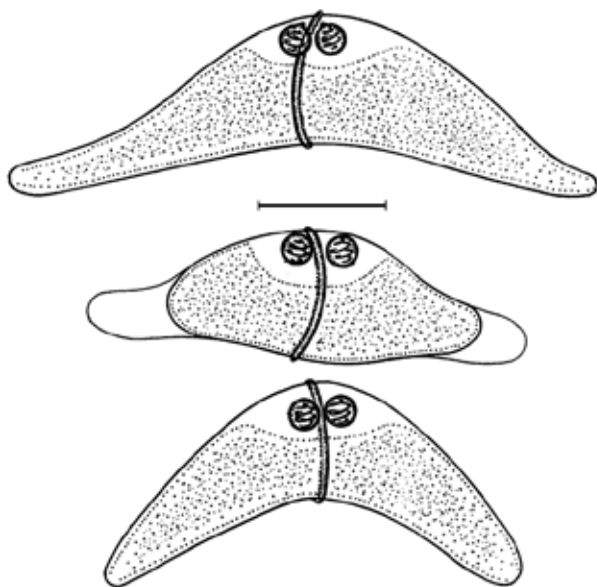


Рис. 93. *Ceratomyxa* sp. 3 (споры)

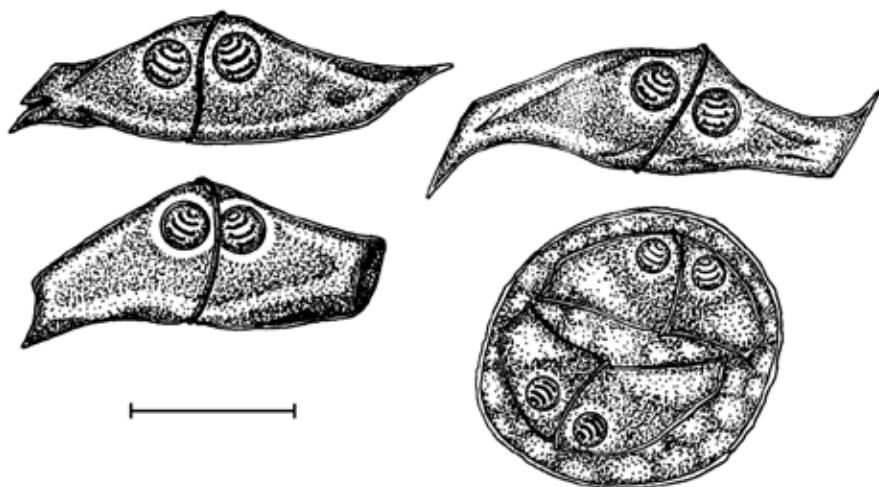


Рис. 94. *Ceratomyxa* sp. 4 (споры и плазмодий)

Семейство *Parvicapsulidae* Schulman, 1953Род *Parvicapsula* Schulman, 1953*Parvicapsula unicornis* Kabata, 1962 (рис. 95)

Хозяева: *Pseudopleuronectes yokohamae* (12 из 126), *P. herzensteini* (6 из 62), *Limanda punctatissima* (15 из 43), *L. aspera* (12 из 80), *Lepidopsetta mochigarei* (2 из 21), *Platichthys stellatus* (6 из 66), *Liopsetta obscura* (6 из 37).

Локализация: мочевого пузыря.

Места обнаружения: пр. Старка, б. Нарва, б. Северная, зал. Восток, район о. Аскольд, зал. Посъета, глубина 2-45 м.

Описание. Вегетативные формы: двуспоровые плазмодии округлой или несколько вытянутой формы. Споры асимметричной формы. Одна створка немного вогнутая, другая слегка выпуклая. Шовная линия проходит вдоль оси споры. На одной из створок находится хорошо заметный рогоподобный выступ. Амебидный зародыш занимает всю полость споры, свободную от полярных капсул. Длина спор 7.0-8.0, ширина 4.6-5.3, рогоподобный выступ 1.0-2.6.

Литература: Асеева, 1992, 2008; Буторина, 2015.

Примечание: вид был описан от костистых рыб Северного моря (Kabata, 1962). Обнаружен у донных рыб Атлантического океана (Ковалева и Гаевская, 1981; Ковалева и др., 1993), отмечен в Охотском море (Асеева, 1992).

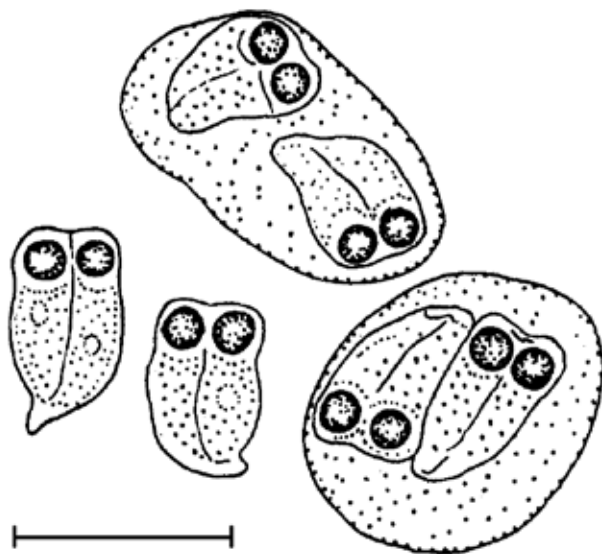


Рис. 95. *Parvicapsula unicornis* (споры и плазмодий)

Семейство Sphaerosporidae Davis, 1917

Род Sphaerospora Thélohan, 1892

Sphaerospora mugili Aseeva, 2000 (рис. 96)

Хозяин: *Liza haematocheila* (2 из 45).

Локализация: почки и почечные протоки.

Место обнаружения: р. Раздольная, глубина 0.5-2 м.

Описание. Вегетативные формы: округлые или неправильной формы плазмодии разных размеров. В плазмодиях образуется от 8 до 20 спор.

Споры почти шаровидной формы, с выступающим в виде киля шовным валиком. У некоторых спор наблюдается легкая исчерченность в продольном направлении. Створки спор относительно толстые. У зрелых спор на заднем полюсе находятся 3-4 выступа, достигающие 1.5 в длину. Амебоидный зародыш небольшой. Длина спор 16.0-17.4, ширина 14.0-16.3, диаметр полярных капсул 4.2-5.0.

Примечание: *S. mugili* наиболее близка к *S. dubinini* Najdenova 1974 (Найденова, 1974) и *S. rota* Zaika, 1961, отличаясь от них крупными размерами спор, круглой формой полярных капсул, наличием на заднем полюсе выступов. Заика (1961) в описании *S. rota* отмечает выступы у молодых спор. В нашем материале, наоборот, выступы регистрируются у зрелых спор. От других известных видов рода *Sphaerospora* описанный нами вид отличается наличием на заднем полюсе выступов.

Литература: Асеева 2000, 2008.

Примечание: в 2002 г. Юрахно и Мальцев описали из желчного пузыря лобана Черного и Азовского морей новый вид миксоспоридий, который они также назвали *Sphaerospora mugili*. Данное ими название должно считаться попен праес..

Sphaerospora sphaerica Dogiel, 1948 (рис. 97)

Хозяин: *Takifugu pardalis* (по Догелю 1 из 8).

Локализация: мочевого пузырь.

Место обнаружения: район о. Путятин.

Описание (по Догелю, 1948). Вегетативные формы: неизвестны.

Споры почти сферические со слегка выступающим швом, в трех измерениях 10. Полярные капсулы округлые, широко расставленные, диаметром 3.

Литература: Догель, 1948.

Примечание: никем, кроме автора вида, не регистрировался.

Виды рода *Sphaerospora* – паразиты мочевого пузыря, мочеточников и почек морских, пресноводных и эвригалинных рыб (Шульман, 1966; Sitta-Bobadilla & Alvarez-Pellitero, 1994).

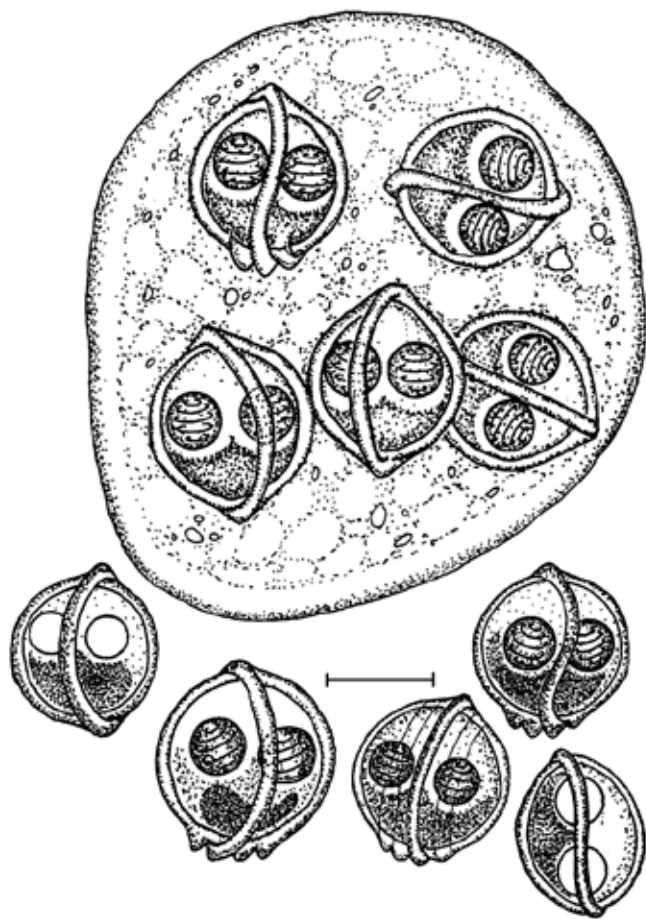


Рис. 96. *Sphaerospora mugili* (споры и плазмодий)

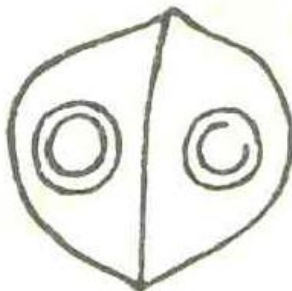


Рис. 97. *Sphaerospora sphaerica* (спора) (из: Догель, 1948)

Род *Chloromyxum* Mingazzini, 1890
***Chloromyxum chitosense* Fujita, 1923 (рис. 98)**

Хозяин: *Oncothynchus keta*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: р. Титосе (о. Хоккайдо).

Описание (по Fujita, 1923). Vegetативные формы: плазмодии бывают неправильной формы, но обычно они сферические и образуют тонкую и короткую псевдоподию. Эктоплазма бывает видна только в ней, в иных местах она сливается с эндоплазмой. Последняя более или менее непрозрачная, содержит гранулы разного размера. После окончания споруляции плазмодии достигают в длину 30.

В передней проекции споры выглядят почти сферическими, в латеральной – слегка изогнутыми. Створки спор равносторонние, тонкие и идеально гладкие. Шовная линия не выступающая. Длина и ширина спор 8, толщина – 9. Из 4 полярных капсул три равные, 4 в длину, грушевидные. Четвертая (меньшая) капсула трудноразличима и находится несколько кзади от этих трех. Длина полярной нити около 15.

Литература: Fujita, 1923.

***Chloromyxum leydigi* Mingazzini, 1890 (рис. 99)**

Хозяева: *Squalus acanthias* (по Догелю 1 из 1), *Ocamejei kenojei* (по Догелю 1 из 3).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: б. Андреева.

Описание (по Догелю, 1948 и Шульману, 1966). Vegetативные формы: продолговатые, овальные, округлые или неправильной (вплоть до вытянутой) формы плазмодии с псевдоподиями различной формы, от широких до нитевидных. Эктоплазма и эндоплазма хорошо различимы. Эндоплазма альвеолярная, с желтоватыми гранулами, иногда зеленого или темно-

зеленого цвета. Наибольший диаметр плазмодиев 140, ширина около 50. В них образуется несколько спор.

Споры яйцевидные с заостренным передним полюсом. Шов на заднем конце образует прямоугольный вырост, от которого отходят многочисленные нитевидные отростки. На поверхности споры имеются 7 концентрически расположенных ребрышек, идущих параллельно друг другу от одной стороны основания створок до другой и образующих при этом дуги. Длина спор 6-12.6, ширина 5-9, длина полярных капсул 2-3.6, их диаметр 1-2. Длина полярной нити 20-30.

Литература: Догель, 1948; Шульман, 1966.

Примечания: паразит преимущественно акул и скатов Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого океанов (Шульман, 1966).

Определение вида В.А. Догелем проведено только по плазмодиям (спор он не обнаружил), что вызывает определенное сомнение в его правильности.

Есть мнение, что данный вид является сборным (Jameson., 1929, 1931; Ковалева, 1988).

***Chloromyxum marinum* Schulman, 1966 (рис. 100)**

Хозяин: *Hyporhamphus sajori*.

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: район о. Путятин.

Описание (по Шульману, 1966). Вегетативные формы: округлые (40-50 в диаметре) плазмодии. Эктоплазма слабо выражена. Эндоплазма мелкозернистая, включает отдельные светопреломляющие гранулы. В плазмодии формируется до 40 спор.

Споры сферические, слегка вытянутые в продольном направлении. Поверхность створок гладкая. Длина спор 7.1-7.5, ширина – 6.5-6.8, толщина 5.8-6.2. Полярные капсулы сферические, 1.6-1.9 в диаметре.

Литература: Шульман, 1966.

Примечание: никем, кроме автора вида, не регистрировался.

***Chloromyxum pholidapi* Dogiel, 1948 (рис. 101)**

Хозяин: *Pholidapus dybowskii* (по Догелю 5 из 15).

Локализация: мочевого пузыря.

Место обнаружения: бухта Андреева.

Описание (по Догелю, 1948). Вегетативные формы: не обнаружены.

Споры вытянуты в поперечном направлении и суженные к переднему концу. Полярные капсулы сферические. Длина спор 7-11, ширина и толщина 12-14.

Литература: Догель, 1948.

***Chloromyxum subsphaericum* Schulman, 1966 (рис. 102)**

Хозяин: *Pholidapus dybowskii*.

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: район о. Путятин.

Описание. Vegetативные формы: мелкие округлые (15.5-18 в диаметре) плазмодии со слабо выраженными псевдоподиями. Слой эктоплазмы плохо заметен. Эндоплазма слабо зернистая, с отдельными светопреломляющими гранулами. В плазмодии формируется только 1 спора.

Споры шаровидные, несколько сплюснутые по передней оси, с тонкостенными створками. Шовная линия плохо заметна. Длина спор 10.5-13, ширина и толщина 11.7-14.5. Полярные капсулы сферические, располагаются вне линии шва. Длина капсул 3.2-3.9, их диаметр 2.6-3.2

Литература: Шульман, 1966.

Примечание: Шульман не исключает, что он описал не плазмодии, а панспоробласты, сохранившиеся после разрушения более крупного плазмодия.

Chloromyxum quadriforme Fujita, 1923 (рис. 103)

Хозяева: *Oncorhynchus gorbusha*, *O. masou*, *O. keta*.

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: район о. Хоккайдо.

Описание (по Fujita, 1923). Vegetативные формы: округлые (диаметр около 24) плазмодии с короткой и тупоконечной псевдоподией. В плазмодии формируется от 3 до 12 спор.

В латеральной проекции споры четырехугольные с двумя до некоторой степени треугольными створками. Концы спор закругленные. Во фронтальной проекции они выглядят сферическими. Створки толстые, особенно на своих скошенных краях. Шовный валик почти такой же толщины, как створки, поэтому хорошо виден. Поверхность споры снабжена тонкими, немногочисленными и незначительными гребнями. Длина и ширина споры 10, толщина в наиболее широкой части 12. Полярные капсулы грушевидные, неравные, причем одна из капсул (меньшая) лежит чуть кзади остальных. Длина более крупных капсул 5. Длина полярной нити около 25.

Литература: Fujita, 1923.

Примечание: никем, кроме автора вида, не регистрировался.

Chloromyxum truttae Léger, 1906 (рис. 104)

Хозяева: *Tribolodon brandti* (1 из 66), *T. hakonensis* (8 из 69), *Salvelinus malma* (2 из 47), *S. leucomaenis* (2 из 25).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: р. Серебрянка, глубина 2 м; р. Единка, глубина 2-9 м.

Описание. Vegetативные формы: не обнаружены.

Споры сферической формы. На створках находятся от 6 до 8 хорошо выраженных ребрышек, идущих под углом ко шву. Почти сферические полярные капсулы неравные. Диаметр спор 5.6-7.5, диаметр больших полярных капсул 1.8-2.6, меньших – 1.5-2.0.

Литература: Ермоленко, 1992; Асеева 2000, 2008.

Примечания: паразит известен от лососевых и сиговых рыб Евразии и Сев. Америки (Léger, 1906, 1920; Kudo, 1933; Шульман, 1966; Egusa et al., 1989).

Размеры спор в нашем материале несколько меньше, чем ранее указывались.

Представители рода *Chloromyxum* паразитируют в желчном и мочевом пузырях, почках и мочеточниках костных и хрящевых рыб. Последние – явно вторичные хозяева миксоспоридий (Шульман и др., 1997).

Два вида из найденных в бассейне Японского моря, *C. chitosense* и *C. truttae*, пресноводного происхождения. При этом *C. truttae*, как и *C. leydigi* широко распространены в Северном полушарии. Остальные 5 видов рода (из семи найденных в исследуемом регионе) вне пределов Японского моря не зарегистрированы.

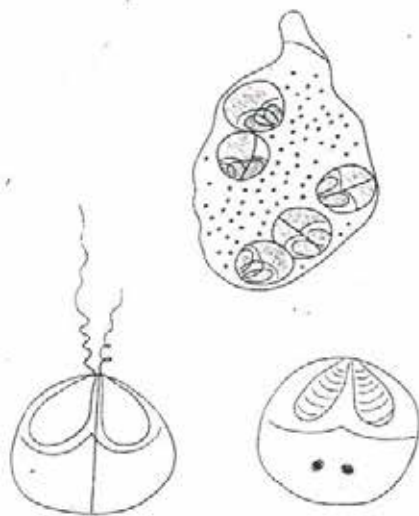


Рис. 98. *Chloromyxum chitosense* (плазмодий и споры) (из: Fujita, 1923)



Рис. 99. *Chloromyxum leydigi* (спора) (из: Rocha et al., 2014)

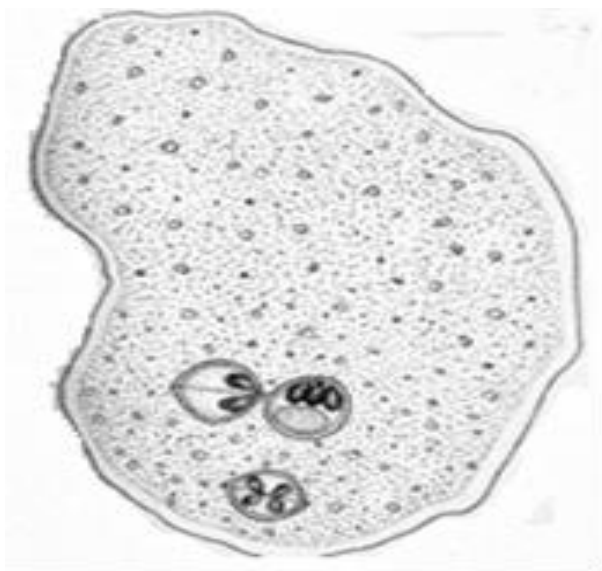


Рис. 100. *Chloromyxum marinum* (из: Догель, 1948)

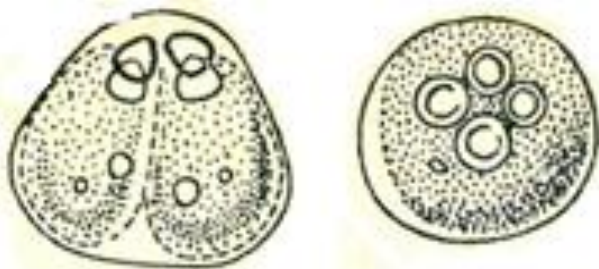


Рис. 101. *Chloromyxum pholidapii* (споры) (из: Шульман, 1966)

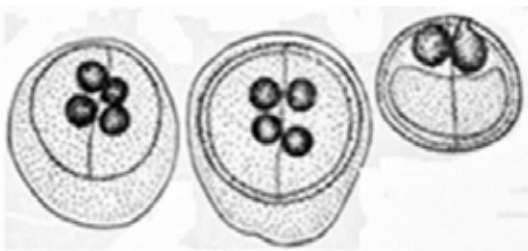


Рис. 102. *Chloromyxum subsphaericum* (споры) (из: Шульман, 1966)

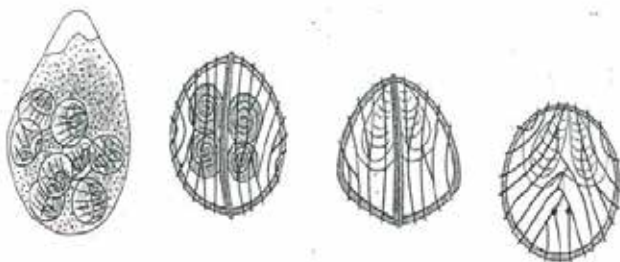


Рис. 103. *Chloromyxum quadriforme* (плазмодий и споры) (из: Fujita, 1923)

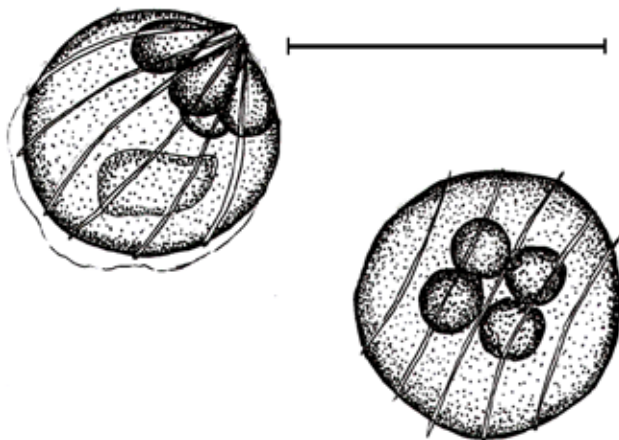


Рис. 104. *Chloromyxum truttae* (споры)

Семейство Alatasporidae Schulman, Kovaleva et Dubina, 1979

Род Alataspora Schulman, Kovaleva et Dubina 1979

Alataspora adelia Aseeva, 2003 (рис. 105)

Хозяин: *Glyptocephalus stelleri* (2 из 84).

Локализация: желчный пузырь.

Место обнаружения: Татарский пр., глубина 120 м.

Описание. Вегетативные формы: плазмодии с короткой псевдоподией, эктоплазма слабо выражена, эндоплазма мелкозернистая с небольшим количеством включений темного цвета неизвестного характера. В плазмодиях формируются две споры. Размеры плазмодиев 12-50 x 14-54.

Споры сильно вытянуты в направлении, перпендикулярном шовной линии. Несколько изогнуты в переднезаднем направлении, иногда прямые, передний полюс выступает, задний вогнутый. Стенки споры тонкие, снабжены крыльями, которые заканчиваются широкими закругленными вершинами створок, на концах которых видны остатки вальвогенных ядер. Сферические полярные капсулы открываются на некотором расстоянии от края споры, от шва и друг от друга. Полярная нить имеет 4 витка. Амебоидный зародыш находится в центре споры. Длина спор 6.5-8.5, толщина с крыло-видными отростками 40-52, толщина собственно споры 8.0-10.0, диаметр полярных капсул 1.8-2.0.

Литература: Асеева, 2003б, 2008.

Примечание: Н.Л. Асеевой вид был обнаружен еще у малоротой камбалы в Охотском море.

Alataspora bialata Aseeva, 1992 (рис. 106)

Хозяева: *Lepidopsetta mochigarei* (2 из 21), *Pleurogrammus azonus* (1 из 73).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: Татарский пр., б. Ольга, район пр. Старка, глубина 25-150 м.

Описание. Вегетативные формы: молодые плазмодии округлой овальной, реже грушевидной формы, размером 22-28 x 10-16. У грушевидных плазмодиев суженная часть вытянута и заострена. Со зрелыми спорами плазмодии могут принимать веретеновидную форму. В этом случае они имеют два суженных заостренных отростка. Эктоплазма выражена слабо, эндоплазма мелкозернистая. В плазмодиях формируются две споры.

Споры с широкими и закругленными крыловидными вершинами створок, несколько изогнуты в переднезаднем направлении, сильно вытянуты в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Тонкие стенки створок несколько утолщены по переднему краю. Сферические полярные капсулы открываются вблизи переднего края, но на некотором расстоянии от шва и друг от друга. Число витков полярной нити 5. Мелкозернистый амебоидный зародыш находится в треугольной части споры. Длина спор 7.0-11.0, чаще 8.0-9.0, толщина споры с крыловидными отростками 24.0-38.0, чаще 30.0-32.0, диаметр полярных капсул 2.6-2.8, длина полярной нити 20.

Литература: Асеева, 1992, 2008.

Примечание: вид был описан от двухлинейной камбалы из б. Авачинская Охотского моря.

Alataspora longialata Aseeva, 2003 (рис. 107)

Хозяева: *Hippoglossoides dubius* (23 из 70), *Cleisthenes herzensteini* (3 из 73), *Glyptocephalus stelleri* (19 из 84), *Acanthopsetta nadeshnyi* (2 из 10).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: районы о. Аскольд, пр. Старка и зал. Посыета, Татарский пр., глубина 50-200 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры очень крупные, клиновидной формы, несколько округленные, расширенные на переднем полюсе и суженные на заднем. Передний полюс дуговидно изогнут, задний сильно вогнут. Стенки споры заметно утолщены по переднему краю споры. Крыловидные отростки находятся по бокам створок, отростки широкие, плавно сужаются к усеченным вершинам створок. Шов прямой, немного выступающий. Крупные грушевидные полярные капсулы открываются вблизи переднего полюса. Полярная нить образует 6 витков. Амебоидный зародыш находится в треугольной части споры. Длина споры 12.0-14.0, толщина собственно споры –10.0-16.5, толщина споры с крыловидными отростками 80.0-112.0, длина полярных капсул 5.2-6.2, их диаметр 4.8.

Литература: Асеева, 2003б, 2008.

Примечание: Н.Л. Асеевой вид был зарегистрирован у палтусовидной камбалы в Охотском море.

Alataspora tenuialata Aseeva, sp. n. (рис. 108)

Материал: Синтипы – препараты № 950, 675, 987, 801.

Хозяева: *Pseudopleuronectes herzensteini* (2 из 62), *P. yokohamae* (5 из 126), *Limanda aspera* (11 из 90).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения и даты находок: район пр. Старка, глубина 25 м 15.VI.1998; район зал. Посъета, глубина 80 м; 28. VI. 1997; Татарский пр., глубина 150 м; 5.VI.1996.

Описание. Vegetативные формы: плазмодии округлые или несколько вытянутые, эктоплазма выражена в виде каймы. Эндоплазма содержит много светопреломляющих включений в виде гранул. В плазмодиях формируются две споры. Размеры плазмодия 14.0-16.0 x 16.0-18.0.

Споры треугольной формы, расширены на переднем полюсе и сужены на заднем. Передний полюс выступает, задний плоский либо выступающий. Стенки створок тонкие. Крыловидные отростки расположены по бокам створок, очень тонкие и узкие, загибаются в разных направлениях. Шовная линия прямая, хорошо заметная. Крупные грушевидные полярные капсулы открываются вблизи переднего полюса споры. Амебoidalный зародыш находится в треугольной части споры. Длина спор 6.0-9.0, толщина с крыловидными отростками 48-60, чаще 48-52, толщина собственно споры 8.5-9.8, длина полярных капсул 4.3-5.0, их диаметр 4.0.

Примечание: новый вид наиболее близок к *A. subtilis* Schulman, Kovaleva et Dubina 1979 (Шульман и др., 1979), отличаясь крупными размерами спор и полярных капсул. От известных представителей рода этот вид отличается наличием тонких и узких крыловидных отростков.

Alataspora yokohamae Aseeva, sp. n. (рис. 109)

Хозяин: *Cleisthenes herzensteini* (1 из 73).

Материал: Синтипы – препараты № 1001, 1005.

Место и дата обнаружения: Татарский пр., глубина 90 м; 27.VI.1998.

Локализация: желчный пузырь.

Описание. Vegetативные формы: плазмодии веретеновидной формы, псевдоподий не отмечено. Эктоплазма не выражена, эндоплазма мелкозернистая. В плазмодиях формируются две споры.

Споры треугольной формы, на переднем полюсе расширены, на заднем сужены несколько изогнуты в переднезаднем направлении или прямые. Крыловидные отростки расположены по бокам створок и заканчиваются закругленными вершинами. Сферические полярные капсулы расположены на переднем полюсе и открываются на некотором расстоянии от шва и друг от друга, иногда они открываются на разных уровнях, и создается впечатление, что капсулы неодинаковые по величине. Амебoidalный зародыш на-

ходится в центре споры. Длина спор 10.0-12.0, толщина спор с крыловидными отростками 52.0-60.0, толщина собственно споры 5.5-6.0, диаметр полярных капсул 4.0.

Примечание: новый вид наиболее близок к *Alataspora dracoidea* Schlman, Kovaleva et Dubina, 1979 (Шульман и др., 1979), отличаясь крупными размерами спор и полярных капсул и закругленными вершинами крыловидных отростков. От других известных видов рода он отличается наличием жилкования на створках споры и более прямой формой споры.

Микроспоридии рода *Alatospora* – паразиты желчного пузыря морских рыб разной систематической принадлежности. Из отмеченных нами 5 видов *A. bialata* была найдена у камбаловых и терпуговых, а остальные – только у камбаловых рыб. Из них *Alatospora tenuialata* и *A. yokohamae* вне Японского моря не обнаружены, а остальные три вида в своем распространении ограничены Японским и Охотским морями.

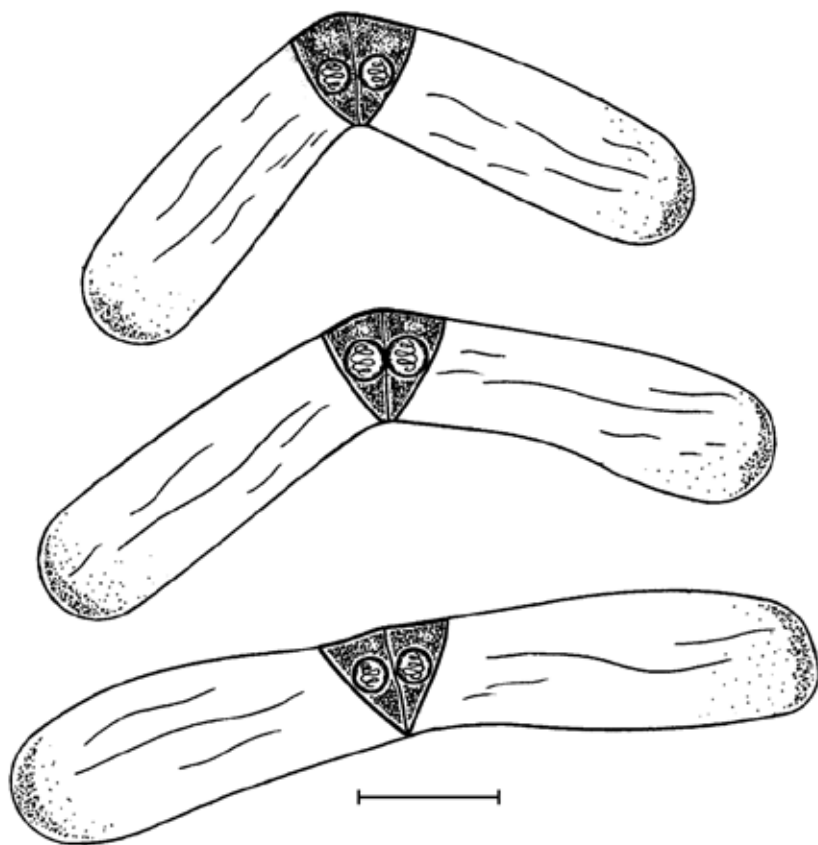


Рис. 105. *Alataspora adelia* (споры)

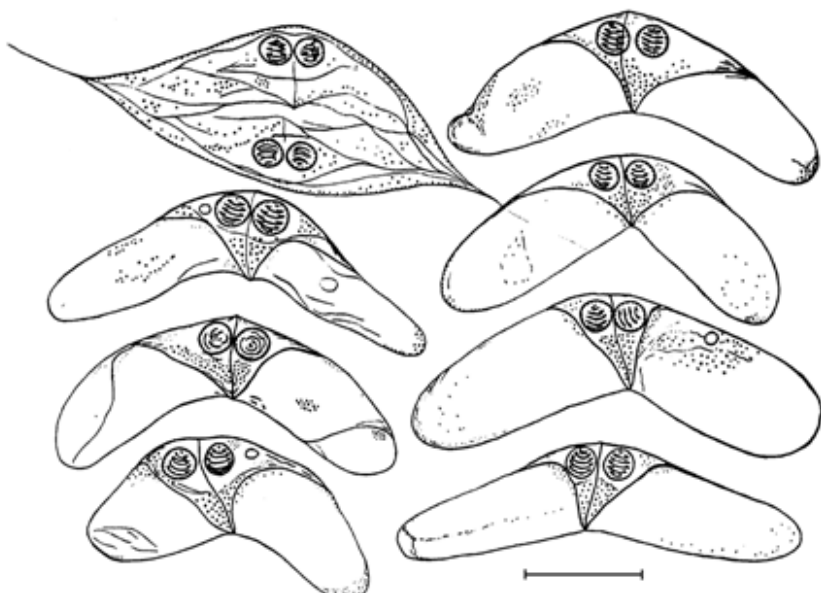


Рис. 106. *Alataspora bialata* (плазмодий и споры)

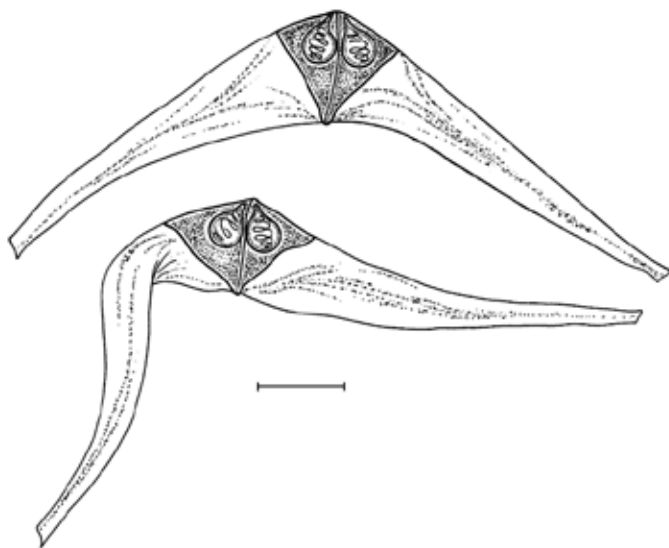


Рис. 107. *Alataspora longialata* (споры)

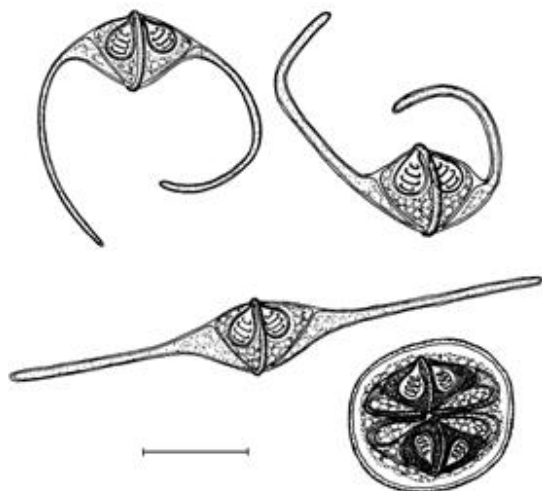


Рис. 108. *Alataspora tenuialata* (споры и плазмодий)

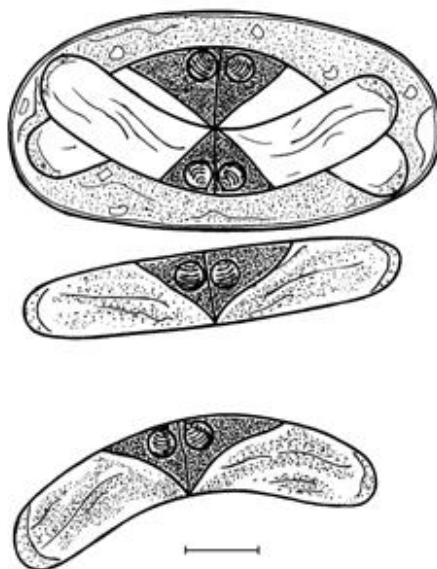


Рис. 109. *Alataspora yokohamae* (споры и плазмодий)

Род *Pseudoalataspora* Kovaleva et Gaevskaja, 1983
Pseudoalataspora originalis Aseeva, 2003 (рис. 110)

Хозяева: *Hippoglossoides dubius* (2 из 70), *Glyptocephalus stelleri* (1 из 84).

Локализация: желчный пузырь.

Места обнаружения: районы зал. Посьета и о. Аскольд, глубина 45-80 м.

Описание. Вегетативные формы: овальные плазмодии с одной длинной псевдоподией. Эктоплазма не выражена, эндоплазма содержит небольшое количество светопреломляющих телец. В плазмодиях формируются две споры. Размеры плазмодия 21.0-43.5, длина псевдоподии 38-40.

Споры крупные, клиновидной формы, с закругленными вершинами створок. Передний полюс немного выступает, задний плоский и выступает лишь в области шовного валика. У отдельных спор наблюдались латеральные отростки разной длины, отходящие от вершины створок и заканчивающиеся нитевидно. Шовная линия извилистая, образует хорошо заметный валик. Грушевидные полярные капсулы открываются на переднем полюсе вблизи шва. Число витков полярной нити шесть. Длина спор 10.0-12.0, толщина 27.0-36.0, длина полярной капсулы 3.5-4.0, диаметр 2.8-3.0, длина боковых отростков 24-28.

Литература: Асеева, 2003б, 2008.

Примечание: Н.Л. Асеевой вид был зарегистрирован у палтусовидной камбалы в Охотском море.

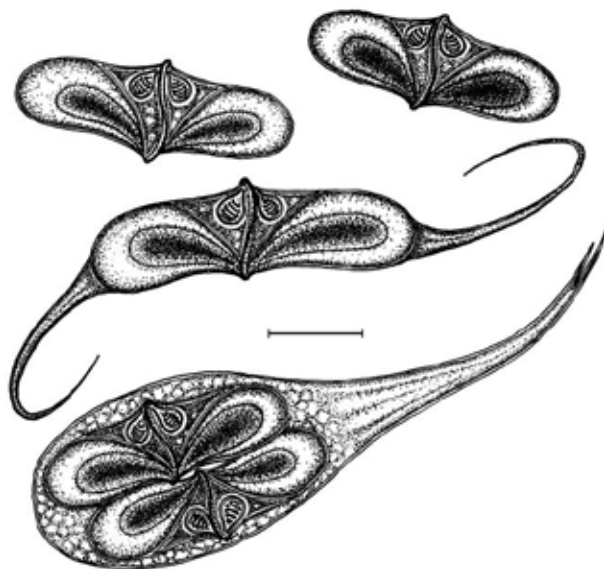


Рис.110. *Pseudoalataspora originalis* (споры и плазмодий)

Подотряд Platysporina Kudo, 1919; emend. Schulman, 1959

Семейство Мухобилатиде Schulman, 1953

Род Мухобилатус Davis, 1944

Мухобилатус schulmani Mytenev, 1975

Хозяин: *Pungitius sinensis* (3 из 19).

Локализация: почки.

Место обнаружения: р. Раздольная, глубина 0.3 м.

Литература: Ермоленко, 1992.

Мухобилатус gasterostei (Parisi, 1912)

Хозяин: *Gasterosteus aculeatus* (1 из 9), *Pungitius sinensis*.

Локализация: мочеточники.

Место обнаружения: р. Раздольная, глубина 1 м.

Литература: Ермоленко, 1992; Ермоленко и Беспрозванных, 2002.

Представители рода *Мухобилатус* встречаются в органах выделительной системы морских, пресноводных и солоноватоводных рыб. Два отмеченных нами вида были найдены у колюшек в пресной воде, причем у девятииглой колюшки они обнаружены в р. Раздольной выше зоны максимального прилива, а *M. gasterostei* – еще и в оз. Ханка (Ермоленко и Беспрозванных, 2002).

Семейство Мухоболиде Thélohan, 1892

Род Мухоболус Bütschli, 1882

Мухоболус arcticus Pugatschov et Chochlov, 1979 (рис. 111)

Хозяева: *Oncorhynchus masou* (21 из 93), *Salvelinus malma* (8 из 47), *Salvelinus leucomaenis* (6 из 25).

Локализация: продолговатый мозг.

Места обнаружения: повсеместно вдоль побережья Приморья и в большинстве рек япономорского бассейна, глубины 0.3-10 м.

Описание. Вегетативные формы продолговатые или овальные беломолочные капсулы 0.3-0.5 мм.

Споры удлинненно-овальные или грушевидные с заостренным передним полюсом, полярные капсулы грушевидные, занимают больше половины споры, интеркапсулярный отросток хорошо заметен. Амебoidalный зародыш небольших размеров, содержит йодофильную вакуоль. Длина спор 10.5-14.5, ширина 8.5-9.3, толщина 7.6-7.7, длина полярных капсул 5.4-6.0, диаметр 2,5.

Литература: Пугачев и Хохлов, 1979; Ермоленко, 1992; Ермоленко и др., 1998; Асеева, 2000.

Myxobolus achmerowi Schulman, 1966

Хозяева: *Mugil cephalus* (1 из 84), *Liza haematocheila* (1 из 45).

Локализация: жабры.

Место обнаружения: устье р. Раздольная, глубины 1-2 м, б. Северная, зал. Посьета.

Литература: Шульман, 1966; Ермоленко, 1992; Буторина, 2015.

Myxobolus krokhini Konovalov et Schulman, 1966

Хозяин: *Oncorhynchus masou* (4 из 93).

Локализация: мускулатура.

Места обнаружения: р. Пойма, р. Раздольная, глубины 0.5-3 м.

Литература: Ермоленко, 1992.

Myxobolus exiguus Thélohan, 1895 (рис. 112)

Хозяева: *Liza haematocheila* (3 из 45), *Mugil cephalus* (17 из 84).

Локализация: сердечная мускулатура, жаберные дуги, головной мозг.

Места обнаружения: р. Нарва, р. Киевка, б. Экспедиция, б. Сивучья, р. Артемовка, р. Аввакумовка, р. Гладкая, глубины 0.5-2 м.

Описание. Вегетативные формы: мелкие беловато-серые капсулы. Они окружены соединительной тканью хозяина. В ротовой полости капсулы овальные и более крупные (0.1-0.5 мм), в сердечной мускулатуре узкие (0.1-0.2 мм) и расположены между мышечными волокнами, которые буквально нафаршированы спорами. Плазмодии округлой формы с хорошо выраженной эктоплазмой, в которых содержится от 2 до 20 спор.

Споры близки к овальным, но сужены на закругленном переднем конце. Полярные капсулы грушевидной формы, имеют обычно равную длину, или превышающую половину споры. Интеркапсулярный отросток маленький, плохо заметен, йодофильная вакуоль крупная. Длина спор 8-12, их ширина 6.5-8.2, длина полярных капсул 5.5-6.7, их диаметр 2.5-2.7, длина стрекательной нити 35-37.

Литература: Асеева, 2000.

Myxobolus marinus Dogiel, 1948 (рис. 113)

Хозяева: *Tribolodon brandti* (15 из 66), *T. hakonensis* (10 из 69).

Локализация: жаберные лепестки.

Места обнаружения: б. Нарва, о. Путятин, р. Серебрянка, б. Экспедиции, б. Сивучья, р. Гладкая, глубина 0.5-10 м.

Описание. Вегетативные формы: небольшие округлые или овальные капсулы, бело-молочного цвета. У крупночешуйчатой красноперки капсулы крупнее (0.2-0.5 мм), чем у мелкочешуйчатой (0.3–1.5 мм).

Споры овальные, с суженным передним концом, грушевидные полярные капсулы занимают половину споры, иногда больше чем половину, несколько отличаются в размерах, их суженные концы сближены, открываются они друг под другом. Стенки створок относительно толстые. Амебо-

идный зародыш занимает всю полость споры, свободную от полярных капсул. Небольшая йодофильная вакуоль хорошо заметна. В нескольких случаях мы отмечали на заднем полюсе споры на створках небольшие остроконечные отростки. Длина спор 9.7-12.0, ширина 8.3-10.3, длина полярных капсул 5.5-6.3.

Литература: Догель, 1948; Исакова-Кео, 1952; Ермоленко, 1992; Асеева, 2000.

***Myxobolus muelleri* Bütschli, 1882**

Хозяин: *Mugil cephalus* (1 из 84).

Локализация: жабры.

Места обнаружения: р. Раздольная, глубина 2-4 м.

Литература: Ермоленко, 1992.

Примечание: данный вид отмечен у очень большого количества видов рыб (в основном пресноводных) разной систематической принадлежности из разных водоемов Евразии (Шульман, 1966; Донец и Шульман, 1984). Уже только это ставит вопрос о правильности некоторых определений.

***Myxobolus neurobius* Schuberg et Schroder, 1905 (рис. 114)**

Хозяева: *Oncorhynchus masou* (29 из 93), *Salvelinus malma* (13 из 47), *S. leucomaenis* (3 из 25).

Локализация: продолговатый мозг.

Места обнаружения: р. Серебрянка, б. Нарва, б. Ольга, р. Гладкая, р. Самарга, глубины 0.5-10 м.

Описание. Вегетативные формы: не найдены.

Споры овальные, с суженным передним полюсом. Стенки створок относительно толстые. Полярные капсулы грушевидные, занимают половину споры. Интеркапсулярный отросток небольшой, но широкий. Длина спор 12.4-14.0, ширина 8.5-10.2, толщина 6.8-7.4, длина полярных капсул 7.0-8.5, их диаметр 3.3-3.8.

Литература: Schuberg & Schroder, 1905; Шульман, 1966; Донец и Шульман, 1984; Ермоленко, 1992; Асеева, 2000; Ермоленко и Беспрозванных, 2009).

***Myxobolus spinacurvatura* Maeno, Sorimachi, Ogawa et Egusa, 1990 (рис. 115)**

Хозяин: *Mugil cephalus* (у 35 из 84).

Локализация: стенка кишечника, печень, селезенка.

Места обнаружения: Нарва, р. Раздольная, р. Гладкая, р. Аввакумовка, глубина 2-15 м.

Описание. Вегетативные формы: округлые бело-серого цвета капсулы разных размеров (от 0.3 до 2 мм), с большим количеством спор.

Споры овальные или широкоовальные. Грушевидные полярные капсулы широко расставлены и занимают меньше половины споры. Створки споры толстые. По диаметру шовного валика расположены конусовидные

утолщения на равном расстоянии друг от друга. Интеркапсулярный отросток в виде широкой пластинки, не всегда заметен. Амебоидный зародыш занимает большую часть споры. Длина споры 9.4-12.6, ширина 8.6-10.2, длина полярных капсул 4.2-5.3, их ширина 3.7.

Литература: Maeno et al., 1990; Асеева, 2000.

Muxobolus episquamalis Egusa, Maeno et Sorimachi, 1990 (рис. 116)

Хозяева: *Liza haematocheila* (у 5 из 45), *M. cephalus* (у 27 из 84).

Локализация: на поверхности чешуи, иногда на жабрах; при сильном поражении споры были обнаружены в скелетной мускулатуре.

Места обнаружения: б. Нарва, б. Северная, р. Аввакумовка, р. Киевка, р. Раздольная, р. Гладкая, р. Серебрянка, глубина 0.5-2 м.

Описание. Вегетативные формы: полиморфные многоспоровые плазмодии разных размеров. Располагаются неравномерными рядами, образуя большие скопления на поверхности чешуи и формируя бляшки рыхлой структуры, которые занимают всю поверхность чешуи. Высота бляшки 1-1.5 мм, поверхность неровная. Наиболее интенсивно поражена чешуя на брюшной части рыбы. При сильном заражении поражены хвостовые плавники и головная часть рыбы.

Споры овальные, с заостренным передним полюсом. Полярные капсулы грушевидные, занимают половину споры, их суженные концы располагаются один над другим, создавая впечатление неравной длины капсул. Интеркапсулярный отросток небольшой. Шовный валик хорошо выражен. Вдоль шовной линии по всей длине створки располагаются конусовидные утолщения. Длина спор 8.0-9.5, ширина 6.0-7.5, толщина 5.0-6.0, длина полярных капсул 4.5-5.0, диаметр 2.0-2.5, длина полярной нити 28-32.

Примечание: ранее разными авторами этот вид ошибочно отмечался как *Muxosoma acutum*. По их данным паразит локализуется в различных местах и имеет некоторые различия в размерах спор. В 1990 году в Японии Е. Эгуза с соавт. (Egusa et al., 1990) этот вид был описан как *Muxobolus episquamalis* с поверхности чешуи, жабр и из кровеносных сосудов лобана.

Литература: Fujita, 1912; Шульман, 1957, 1966; Донец и Шульман, 1984; Egusa et al., 1990; Асеева, 1994, 2000; Шедько и Асеева, 2008; Буторина, 2015.

Род *Muxobolus* имеет явное пресноводное происхождение. Это явствует как из того, что локализация этих паразитов может быть самой различной (микроспоридии морского происхождения предпочитают желчный и мочевой пузыри, реже – почки и мочеточники и как исключение – жабры и мышцы), так и из того, что большинство видов этого рода описано от пресноводных рыб. Собственно, и указанные в данной работе виды этого рода найдены у трех семейств хозяев: проходных (*Salmonidae*), полупроходных (красноперки рода *Tribolodon* из *Cyprinidae*) и эстуарных (*Mugilidae*) рыб. Кефали и красноперки не уходят надолго и далеко в море, предпочитая

опресненные прибрежные воды. У них виды рода *Myxobolus* сохраняются в течение всего морского периода жизни. Напротив, лососевые совершают продолжительные морские миграции (хотя гольцы обычно тоже придерживаются шельфовой зоны). У заходящих в реки после морской миграции лососей из видов рода *Myxobolus* мы находили только паразитов головного мозга *Myxobolus arcticus* и *M. neurobius* (Ермоленко и др., 1998; Асеева, 2000).

Элиминация в море большинства пресноводных (не только миксоспоридий, но и прочих простейших и многоклеточных) видов паразитов может быть связана как с ограниченностью срока их жизни, так и (что более вероятно) с изменением солености окружающей среды.

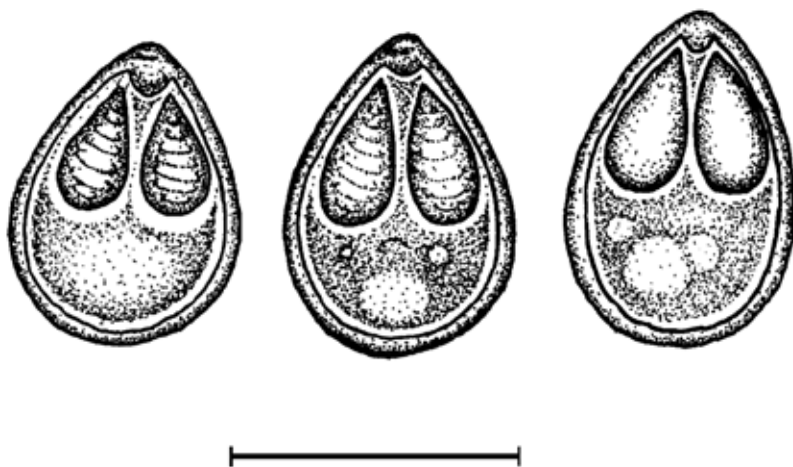


Рис.111. *Myxobolus arcticus* (споры)

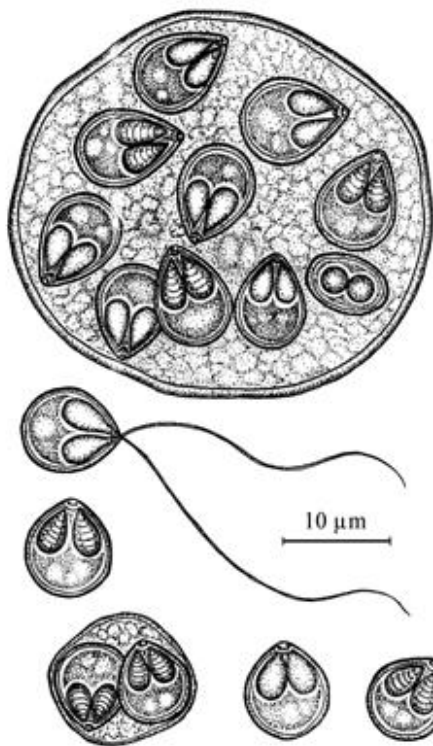


Рис.112. *Muxobolus exiguus* (плазмодии и споры)



Рис.113. *Muxobolus marinus* (споры)

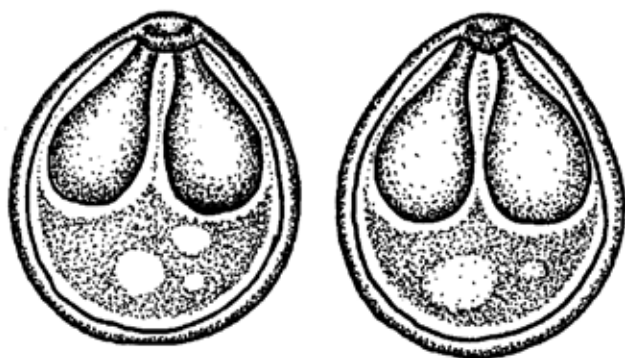


Рис.114. *Muxobolus neurobius* (споры)

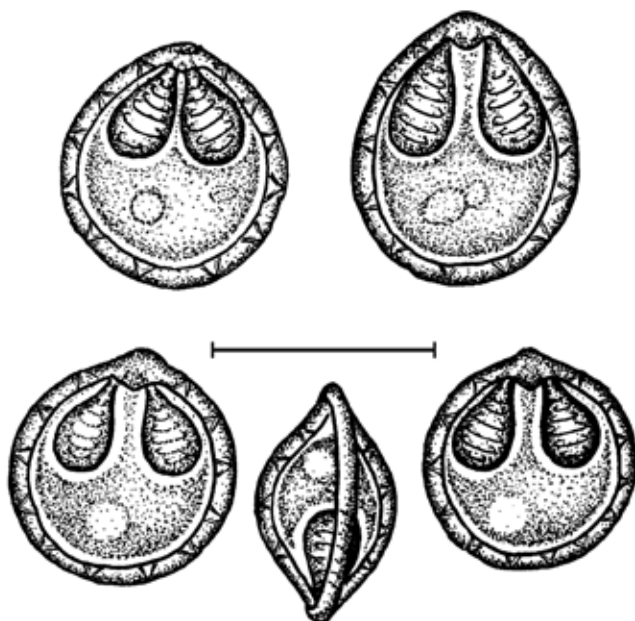


Рис.115. *Muxobolus spinacurvatura* (споры)

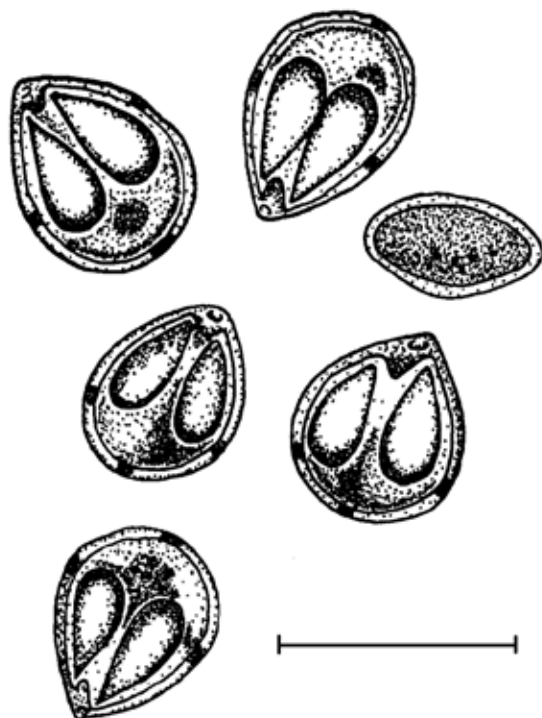


Рис.116. *Muxobolus episquamalis* (споры)

Род *Henneguya* Thélohan, 1892

Henneguya pungitii Achmerov, 1953

Хозяин: *Pungitius sinensis* (1 из 19).

Локализация: жабры.

Место обнаружения: р. Единка, глубина 0.3 м.

Литература: Ермоленко, 1992; Ермоленко и Беспровзванных, 2002.

Отряд *Multivalvulida* Schulman, 1959

Семейство *Kudoidea* Meglitsch, 1947

Род *Kudoa* Meglitsch, 1947

Kudoa azoni Aseeva, 2004 (рис. 117)

Хозяева: *Pleurogrammus azonus* (1 из 73), *Hexagrammos octogrammus* (1 из 11).

Локализация: мышечные волокна.

Места обнаружения: б. Алексеева, пр. Старка, глубина 10-15 м.

Описание. Вегетативные формы: веретенovidные капсулы беловато-серого цвета размером 0.5-2.0 мм.

Споры близки к четырехугольной форме, округлые в прижатом состоянии. При рассматривании в переднезаднем направлении они имеют форму четырехугольника с сильно закругленными углами, напоминая цветок. Стенки створок тонкие. Полярные капсулы одинаковой длины. Амебиодный зародыш находится на вершинах створок. Длина спор 5.0-6.0, ширина 6.2-7.2, толщина 5.2-6.0, длина полярных капсул 2.8, их диаметр 1.0-1.5.

Литература: Aseeva, 2004; Асеева, 2008, 2012.

Примечание: Н.Л. Асеевой этот вид был найден у северного одноперого терпуга в бассейне Охотского моря.

Kudoa nova Naidenova, 1974 (рис. 118)

Хозяин: *Myoxocephalus brandii* (1 из 15).

Локализация: жабры.

Место обнаружения: б. Северная, глубина 25 м.

Описание. Вегетативные формы: многочисленные плазмодии, в которых образуются от 6 до 20 спор, окруженных соединительнотканной оболочкой хозяина. Округлые или овальные капсулы серо-белого цвета, расположены на жабрных тычинках от 5 до 20 штук. Размеры цист 0.5-4.0 мм.

Споры с закругленным передним и уплощенным задним концами, вершины створок округлые. В переднезаднем ракурсе спора имеет круглое сечение, а сбоку конусовидное. Полярные капсулы грушевидные, одинаковой длины. Вальвогенные ядра находятся вблизи шва. Длина спор 5.2-5.7, ширина 4.6-4.8, длина полярных капсул 1.6-1.8, их диаметр 1.0.

Литература: Aseeva, 2004; Асеева, 2008, 2012.

Примечание: Описанный от бычков Черного моря (Найденова, 1974) вид впоследствии был зарегистрирован у различных рыб Атлантики (Шульман, 1976а,б, 1978; Ковалева и Шульман, 1978; Ковалева и др., 1979).

Kudoa sebastea Aseeva, 2004 (рис. 119)

Хозяин: *Sebastes minor* (2 из 6).

Локализация: мышечные волокна.

Место обнаружения: б. Алексеева, глубина 20 м.

Описание. Вегетативные формы: мелкие (0.2-2.5 x 0.2-0.9 мм) плазмодии беловатого цвета, заключенные в капсулу из соединительной ткани хозяина, расположенные в тонких волокнах мышц.

Споры почти округлые при рассматривании в передне-заднем направлении, т.к. вершины створок закруглены, поэтому они принимают форму четырехугольника с сильно закругленными углами, сбоку - слегка отступают от шаровидной формы в силу небольшого вздутия переднего и некоторого уплощения заднего полюса споры. Полярные капсулы небольших равных размеров, полярная нить имеет один виток, закручена вокруг про-

дольной оси капсул.. Длина спор 5.4-5.6, ширина 7.3-8.2, толщина 5.0-5.5, длина полярных капсул 2.2-2.7, их диаметр 1.0-1.5.

Литература: Aseeva, 2004; Асеева, 2008, 2012.

Примечание: Н.Л. Асеевой этот вид был зарегистрирован у двуногого морского окуня *Sebastes diploproa* (Gilbert) из бассейна Охотского моря.

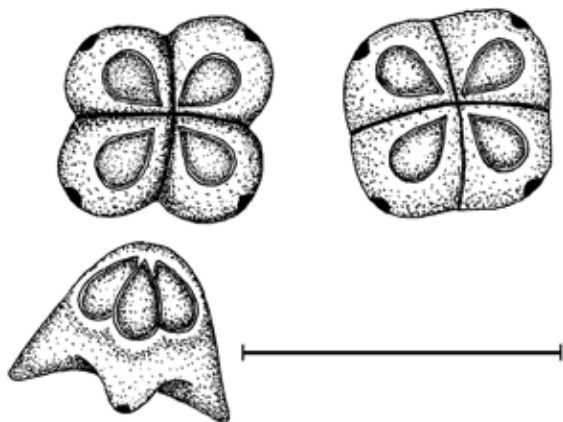


Рис.117. *Kudoa azoni* (споры)

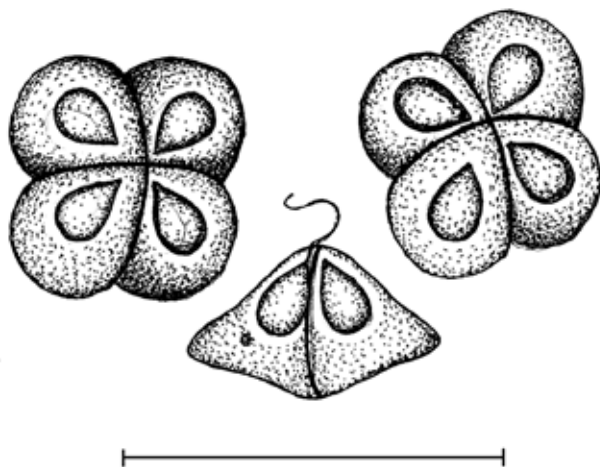


Рис.118. *Kudoa nova* (споры)

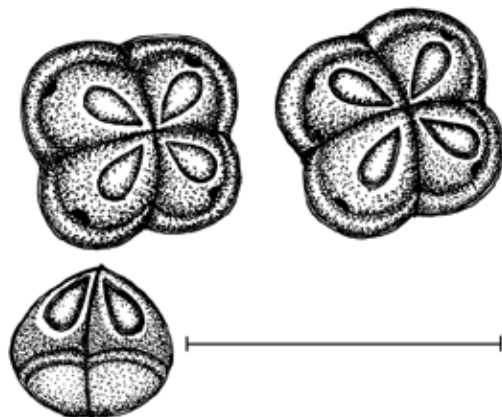


Рис.119. *Kudoa sebastea* (споры)

Семейство Hexacapsulidae Schulman, 1959

Род *Hexacapsula* Arai et Matsumoto, 1954

***Hexacapsula neothunni* Arai et Matsumoto, 1954 (рис. 120)**

Хозяин: *Thunnus albacares*.

Локализация: мышечные волокна.

Место обнаружения: около о. Хонсю.

Описание (по Arai & Matsumoto, 1954). Вегетативные стадии не обнаружены.

Спора состоит из шести расширенных с боков и конических створок, которые прикрепляются с двух сторон от основания к шовным линиям смежных створок с двух сторон от основания. Шовные линии прямые, но не очень хорошо видны. В центре спор швы образуют угол в 60° , отчего спора выглядит как шестиугольная звездочка. Поверхность створок гладкая. Имеются шесть удлинненно-яйцевидных полярных капсул на переднем конце, по одной на каждую створку.

Центральная часть споры заполнена зернистой спороплазмой, а выступающая часть звездочки от нее свободна. Йодофильная вакуоль не видна, ядро плохо заметно.

Размер спор $5.3-7.3 \times 14.0-18.0$. Длина полярных капсул $2.0-3.1$ мкм при наибольшем диаметре $1.3-2.1$. Длина полярных нитей $14.0-18.0$.

Литература: Arai & Matsumoto, 1954.

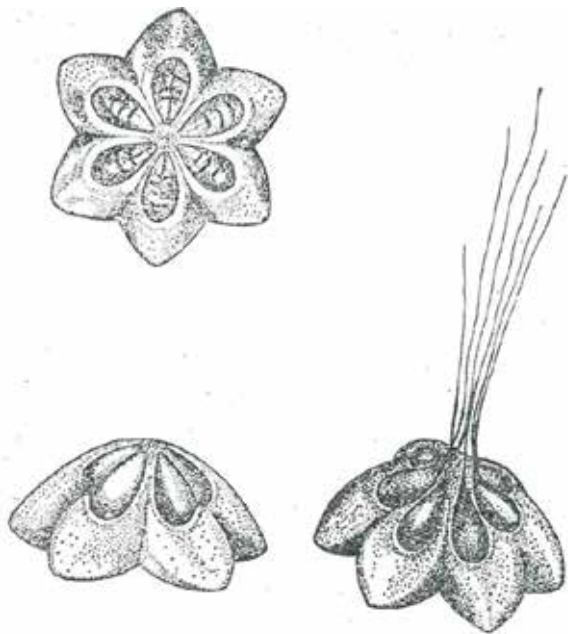


Рис. 120. *Hexacapsula neothunni* (споры) (из Arai & Matsumoto, 1954)

Всего (по собственным и литературным данным) у рыб Японского моря отмечено 128 видов слизистых споровиков, принадлежащих к 22 родам, 13 семействам, 4 подотрядам и 2 отрядам. Род *Ceratomyxa* объединяет 44 вида, *Myxidium* – 15, *Sphaeromyxa* – 10, *Myxobolus* – 9, *Leptotheca* – 9, *Chloromyxum* – 7, *Alataspora* – 5, *Palliatius*, *Siunolinea*, *Zschokkella* и *Kudoa* – по 3 вида. Остальные рода микоспоридий представлены одним-двумя видами.

69 видов микоспоридий (53.9%) вне пределов Японского моря пока не обнаружены. Скорее все, далеко не все из них являются эндемиками. К таковым можно с уверенностью причислять только тех, чьи хозяева вне пределов обследованного бассейна не встречаются. 33 вида (25.8%) зарегистрированы у рыб только тихоокеанского бассейна, а оставшиеся 26 видов имеют более широкое распространение.

ГЛАВА 4 РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКСОСПОРИДИЙ ПО ХОЗЯЕВАМ

В настоящей главе обобщены собственные и литературные данные о распределении миксоспоридий у морских и проходных рыб Японского моря. Естественно, не все хозяева изучены в одинаковой степени. Многие рыбы имеют довольно бедный видовой состав этих паразитов, а у ряда рыб они не обнаружены.

При характеристике фауны миксоспоридий рыб различных систематических групп обращалось внимание на ее оригинальность и разнообразие. Для массовых видов рыб, обитающих в северо-западной части Японского моря, приведены данные о качественном составе фауны миксоспоридий, количественные характеристики зараженности, а также указаны доминирующие виды.

Наиболее полными являются данные, полученные в весенне–летний период, когда у рыб регистрируется большинство видов миксоспоридий. Данные, полученные осенью и зимой, менее показательны. Большинство рыб прибрежной части Японского моря нерестится в весенне-летний период, что совпадает с максимальным заражением их слизистыми споровиками.

4.1. Характеристика фауны миксоспоридий различных систематических групп рыб-хозяев

Класс Chondrichthyes Huckleу – Хрящевые рыбы (семейства **Squalidae** Blainville –Колочие акулы и **Rajidae** Bonaparte – Ромбовые скаты)

Нами вскрыто 5 экз. колочих акул, которые миксоспоридиями заражены не были. В 1948 г. В.А. Догель в желчных пузырях единственной вскрытой им акулы (*Squalidus acanthius* Linné) и одного из трех японских скатов (*Ocomejei kenoei* (Müller et Henle)) обнаружил многочисленные плазмодии, которых он отнес к виду *Chloromyxum leydigi*. Данный вид зарегистрирован у разных видов хрящевых (пластиножаберных) рыб из Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого океанов. Однако, по мнению Р.А. Jameson (1929, 1931) и А.А. Ковалевой (1988) этот вид должен считаться сборным, поэтому часть находок у этих хозяев миксоспоридий, определенных как *Ch. leydigi*, может относиться к другим видам. В любом случае, хрящевые рыбы считаются вторичными хозяевами современных миксоспоридий (Шульман и др., 1997), хотя отсутствие у них специфичных для них групп этих паразитов надвидового ранга может быть связано не обязательно с их исходным переходом к паразитизму именно у костных рыб, а, например, с массовым вымиранием организмов в конце палеозоя (the Great Dying) около 252 млн. лет назад, когда погибло не менее 96% всех морских видов

(акул вообще осталось 1-2 вида) и три четверти наземных позвоночных (Erwin, 1993) – естественно, с их паразитами.

Класс *Chodrichthyes* Huxley – Костные рыбы

Семейство *Clupeidae* Cuvier – Сельдевые

Всего в Японском море обследовано 103 экз. четырех видов рыб этого семейства. Обнаружено 5 видов микоспоридий.

Clupea pallasii Valenciennes – тихоокеанская сельдь. Морской вид, не избегающий опресненных вод. У берегов Приморья встречается повсеместно (Фридлянд, 1951; Линдберг и Легеза, 1965; Новиков и др., 2002). Питается зоо- и фитопланктоном. Совершает нерестовые и нагульные миграции (Амброз, 1931; Посадова, 1985; Калчугин и Вдовин, 2000).

Обследовано 65 экз. тихоокеанской сельди. Микоспоридии были обнаружены в желчном пузыре (*Ceratomyxa orientalis*), мочевом пузыре и в почках – (*Ortholinea orientalis*, *O. clupeidae*) (табл. 4). Весной в зал. Петра Великого до 30% сельди оказалось зараженной микоспоридиями, тогда как летом они не регистрировались. Осенью в единичных случаях находили в желчном пузыре плазмодии *Ceratomyxa orientalis*. Спорообразование приурочено прежде всего к нересту сельди, который наблюдается с февраля по май (Амброз, 1931; Посадова, 1985).

Clupanodon punctatus Temminck et Schlegel – пятнистый коносир. В Японском море обычен в заливе Петра Великого. Известен в водах Желтого моря. Обитает в приустьевых пространствах. Питается фитопланктоном, икреметание в апреле-мае (Линдберг и Легеза, 1965).

Обследовано 25 экз. пятнистого коносира размером 20-28 см (табл. 2). В мочевом пузыре у одной исследованной рыбы из реки Серебрянка обнаружены единичные споры *Ortholinea clupeidae*. В желчном пузыре у 17 из 24 (70%) исследованных из б. Экспедиции рыб в начале июня 2001 г. были обнаружены споры и плазмодии *Ceratomyxa orientalis* (табл. 2), причем практически все споры были зрелыми. Массовое спорообразование связано с нерестом пятнистого коносира. Это подтверждает данные ихтиологов (Новиков и др., 2002) о том, что нерест у пятнистого коносира может проходить на юге Японского моря с мая по июль.

Sardinops sagax (Jennys) – сардина-иваси. Обитает в морях Дальнего Востока, преимущественно в Японском море, севернее и южнее его. В северные широты заходит до Курильских островов и берегов Камчатки. На юге водится у берегов Кореи и Китая, вплоть до северной части Южно-Китайского моря. Также встречается у тихоокеанских берегов Японии, держится стаями. Кормится планктоном, за которым мигрирует от поверхности до глубины 40 м. Нерестится в заливах и бухтах с декабря по июнь (в разных районах по-разному) (Промысловые рыбы России, 2006). Живет в основном в море, но встречается и в приустьевых частях рек.

Нами эта рыба не обследовалась. В.А. Догель в 1948 г. вскрыл 10 экз. иваси в районе о. Путятин. В желчном пузыре им было описано 2 вида из

р. *Ceratomyxa* – *C. filicornis* (как плазмодии, так и споры) и *C. orientalis* (найлены только споры). Поскольку в территориальных водах России эта рыба не нерестится, то наличие зрелых спор в период нагула является отражением стайного образа жизни, когда скопления хозяев существуют не только в периоды размножения.

Etrumeus micropus (Temminck et Schlegel) – сельдь-круглобрюшка. Распространена на юге Японского и в Желтом морях, по тихоокеанскому побережью Японии (от Сангарского пролива на юг), в районе Гавайских островов, у Калифорнии и в Индийском океане (возле юго-восточного побережья Африки) (Линдберг и Легеца, 1965).

В.А. Догель (1948) от 1 из 3 вскрытых рыб описал *Ceratomyxa etrumei*.

Таблица 2

Заражение микроспоридиями рыб семейства Clupeidae по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования*								
		2**	7	11	15	18	19	20	21	23
<i>Clupea pallasii</i> вскрыто 65	Всего исследовано рыб	6	7	-	14	10	6	9	10	3
	<i>Ortholinea orientalis</i>	-	-	-	10	5	-	2	5	-
	<i>Ortholinea clupeidae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Ceratomyxa orientalis</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Clupanodon punctatus</i> вскрыто 25	Всего исследовано рыб	1	-	-	-	-	-	-	-	24
	<i>Ortholinea orientalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Ortholinea clupeidae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	17
<i>Sardinops sagax</i> вскрыто 10	Всего исследовано рыб	-	-	10	-	-	-	-	-	-
	<i>Ceratomyxa filicornis</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-
	<i>Ceratomyxa orientalis</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-
<i>Etrumeus micropus</i> вскрыто 3	Всего исследовано рыб	-	-	3	-	-	-	-	-	-
	<i>Ceratomyxa etrumei</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-

Примечание: * в табл. 2-23 включены данные только вскрытий по прибрежным районам Приморского края; **нумерация районов в этих таблицах соответствует рис.1. Цифры под районами исследования означают чис-

ло вскрытых рыб в этом районе, а цифры напротив видового названия паразита показывают число зараженных рыб в данном районе

Семейство *Salmonidae* Jarocki et Schinz – Лососевые

У пяти обследованных видов рыб данного семейства в бассейне Японского моря обнаружено 8 видов микоспоридий.

Oncorhynchus masou (Brevoort) – сима. Распространена в северо-западной части Тихого океана, на нерест заходит в реки азиатского побережья. Отличается от прочих представителей рода *Oncorhynchus*, которые были обследованы нами, самым продолжительным пресноводным периодом жизни (1-2 года) и относительно коротким (от 2 месяцев до года) морским (Бирман, 1972; Смирнов, 1975; Семенченко, 1978, 1989).

Нами обследовано 60 экз. преднерестовой симы размером 45-56 см. В продолговатом мозге обнаружены цисты и споры *Muxobolus neurobius* и *M. arcticus*, в одном случае в почках – единичные споры *Sphaeromyxa* sp. Также исследована молодь симы в количестве 33 экз. В продолговатом мозге у них обнаружены споры *Muxobolus neurobius* (Асеева, 2001б). К этим паразитам следует добавить *M. krokhini* и *Muxidium salvelini*, которые найдены только у молоди и жилой симы (Ермоленко, 1989, 1992). Скорее всего, это связано с морскими миграциями данного вида рыб. Если в мозгу *Muxobolus neurobius* и *M. arcticus* могут переживать морской период жизни симы, то локализующиеся в мышцах *M. krokhini* и в мочевом пузыре *Muxidium salvelini* гибнут (заражение всеми этими 4 видами происходит в реках).

Для симы из рек обоих побережий Японии зарегистрированы следующие виды микоспоридий: *Muxidium* sp., *M. oncorhynchi*, *Chloromyxum oncorhynchi*, *C. quadriforme*, *Chloromyxum* sp., *Muxobolus arcticus*, *M. neurobius* (Fujita, 1923; Awakura et al., 1982; Nagasava et al., 1987; Awakura, 1989).

Oncorhynchus keta Walbaum – кета. В Приморье кета встречается повсеместно (Семенченко, 1978, 1989; Новиков и др., 2002). Молодь кеты живет в реках до начала ската в море от 2 до 3 месяцев. Морской период кеты – самый длительный среди лососей: от 3 до 7 лет (Смирнов, 1975).

Исследовано 50 экз. идущей на нерест кеты из устьев рек Аввакумовка (30 экз.) и Нарва (20 экз.) (табл. 3). Обнаружены единичные споры *Sphaeromyxa* sp. в почках у одной особи из устья реки Аввакумовка. Кроме этого обследовано 20 экз. покатной молоди кеты размером 3.5-5.0 см из реки Серебрянка в апреле 2001 года. Паразитов у исследованных мальков не обнаружено. Ранее для кеты Японского моря отмечен еще 1 вид микоспоридий, *Muxobolus arcticus* пресноводного происхождения (Асеева, 1998; Асеева, 2001). Очевидно, быстрый скат молоди в море и короткие пути нерестовой миграции, ограниченные небольшой протяженностью рек, обусловили слабую зараженность приморской кеты микоспоридиями.

У кеты из бассейна реки Амур обнаружено гораздо больше микоспоридий: *Muxidium* sp., *Chloromyxum orientalis*, *Muxosoma dermatobia*,

Muxobolus arcticus (Ахмеров 1960; Стрелков и Шульман, 1971), что связано с большой протяженностью миграций амурской кеты. Обнаружение у кеты из верховьев реки Уссури *Muxobolus arcticus* (Ермоленко и др., 1998) связано именно с этой причиной.

В реках Японии у кеты зарегистрированы *Chloromyxum salvelini*, *Ch. tanakai*, *Ch. quadrioforme*, *Ch. wardi*, *Muxosoma dermatobia*, *M. salmonis*, *Muxobolus arcticus* (Fujita, 1923; Nagasawa et al., 1987). У кеты из рек Камчатки отмечены *Muxidium obscurum*, *Chloromyxum orientalis*, *Leptotheca krogiusi* Konovalov et Schulman, 1966 (Коновалов, 1971, 1980). Именно Камчатка и Япония (еще и Сахалин) – места наиболее развитого искусственного воспроизводства лососей (в Японии вообще естественно нерестящейся кеты в настоящее время нет), которое предполагает подращивание молоди и передержку производителей. Возможно, это создает условия для более интенсивного заражения рыб (как кеты, так и горбуши) пресноводными паразитами.

Oncorhynchus gorbusha (Walbaum) – горбуша. Морской период жизни занимает около года. Мигрирует в реки северного Приморья с июня по август. Молодь практически сразу скатывается в море (Смирнов, 1975; Новиков и др., 2002).

Обследовано 45 экз. идущей на нерест горбуши из устьев рек Серебрянка (25 экз.) и Самарга (20 экз.) (табл. 3). Микроспоридий у исследованных рыб не обнаружено. Отсутствие микроспоридий у приморской горбуши объясняется быстрым скатом молоди в море.

На Сахалине у горбуши зарегистрирован один вид – *Muxobolus arcticus* (Вялова, 2003). В реках Камчатки обнаружены *Muxidium orientalis*, *M. obscurum*, *Zschokkella orientalis* Konovalov et Schulman, 1966, *Leptotheca krogiusi* (Коновалов, 1971, 1980), в реках Японии – *Chloromyxum truttae*, *C. quadriforme* и *C. orientalis* (Fujita, 1923; Nagasawa et al., 1987).

Salvelinus malma (Walbaum) – мальма. Встречается на севере Японского моря, в последнее время обнаружена в притоках реки Уссури. Южноприморские рыбы и мальма р. Уссури представлены только жилыми формами. Часть рыб рек восточного склона Сихотэ-Алиня (от р. Аввакумовки на север) мигрирует в море в конце апреля-начале мая, возвращаясь в реки с середины июня до конца июля, в море обычно пребывает недолго (Никольский, 1956; Парпура, 1989; Парпура и Семенченко, 1989).

Обследовано 47 экз. мальмы размером 57-73 см из рек Серебрянка и Самарга. Микроспоридии обнаружены продолговатом в мозге у двух рыб – споры и капсулы *Muxobolus arcticus* и единичные споры *M. neurobius* (табл. 3). Этими микроспоридиями мальма заразилась в реках и, скорее всего, в первые месяцы жизни, так как возможность попадания паразитов в мозг почти полностью исключается после окостенения скелета.

В реках Приморья у мальмы найдено 5 видов микроспоридий – *Muxidium salvelini*, *M. salmonis*, *Chloromyxum truttae*, *Muxobolus arcticus*, *M. neurobius* (Ермоленко, 1992; Ермоленко и др., 1998). Все эти паразиты

пресноводного происхождения. Отсутствие первых трех из них у анадромных рыб очевидно, как и у симы, связано с пребыванием в море.

Salvelinus leucomaenis (Pallas) – кунджа. Немногочисленный вид, встречается как на юге Японского моря, так и на севере. В период обитания в реке держится у дна и питается преимущественно бентосом. В морской период жизни (до полугода) кунджа предпочитает находиться в прибрежной зоне и в основном хищничает (Берг, 1948-1949; Семенченко, 1989; Новиков и др., 2002).

Обследовано 25 экз. идущих на нерест рыб из устья рек Самарга и Серебрянка. Обнаружены споры *Myxobolus arcticus* и *M. neurobius* из продолговатого мозга (табл. 3). Микоспоридии, которыми кунджа также заражается в пресноводные периоды жизни – *Myxidium salvelini*, *Myxidium salmonis* и *Chloromyxum truttae* (Ермоленко, 1992; Ермоленко и др., 1998), у анадромных рыб отсутствуют.

Таблица 3

Заражение микоспоридиями рыб семейства Salmonidae по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования							
		1	2	6	7	18	19	20	21
<i>Oncorhynchus masou</i> вскрыто 93 в т.ч. молоди 33	Всего иссл. рыб	2	30	-	4	10	10	24	13
	<i>Myxobolus neurobius</i>	-	-	-	-	8	3	18	-
	<i>Myxobolus arcticus</i>	-	4	-	2	-	-	5	10
	<i>Sphaeromyxa</i> sp.	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Oncorhynchus keta</i> вскрыто 70, в т.ч. молоди 20	Всего иссл. рыб	-	20	30	-	-	-	20	-
	<i>Sphaeromyxa</i> sp.	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Salvelinus malma</i> вскрыто 47	Всего иссл. рыб	22	25	-	-	-	-	-	-
	<i>Myxobolus neurobius</i>	3	10	-	-	-	-	-	-
	<i>Myxobolus arcticus</i>	1	7	-	-	-	-	-	-
<i>Salvelinus leucomaenis</i> вскрыто 25	Всего иссл. рыб	10	15	-	-	-	-	-	-
	<i>Myxobolus neurobius</i>	4	2	-	-	-	-	-	-
	<i>Myxobolus arcticus</i>	-	3	-	-	-	-	-	-

В реках Камчатки у кунджи зарегистрированы *Myxidium salvelini*, *Chloromyxum truttae*, *Zschokkella orientalis*, *Leptotheca krogiusi*, *Myxobolus arcticus*, *M. krokhini* (Коновалов и др., 1970; Коновалов, 1971). Больше всего

двое разнообразие микоспоридий связано с наличием здесь нескольких экологических форм кунджи – озерной, речной, туводной и проходной.

Почти все найденные как нами, так и другими исследователями у проходных лососей микоспоридии являются пресноводными, что связано с пресноводным происхождением рыб сем. Salmonidae. Заражение морским видом *Sphaeromyxa* sp. симы и кеты носит явно случайный характер, о чем свидетельствуют единичные случаи инвазирования и находки только отдельных немногочисленных спор. Скорее всего основными хозяевами *Sphaeromyxa* sp. являются рыбы иной систематической принадлежности.

Семейство Cyprinidae Linné – Карповые

Обследовано 2 вида красноперок. Обнаружено 2 вида паразитов

Tribolodon hakonensis (Cünther) – крупночешуйная красноперка. В водах Японского моря встречается повсеместно. Полупроходной вид. Нерест проходит с апреля по июнь (Новиков и др., 2002). Численность этого вида возрастает с юга на север (Гавренков, 1989).

Обследовано 69 экз. крупночешуйной красноперки размером 11-32 см. (табл. 6). Во всех исследованных районах на жабрах обнаружены капсулы *Mухobolus marinus*, которые отмечали и ранее (Догель, 1948; Исакова-Кео, 1952; Шульман, 1966). Плазмодии и споры *Chloromyxum truttae* были зарегистрированы только у рыб из реки Серебрянка. В отличие от мелкочешуйной красноперки, этот вид был более заражен *Mухobolus marinus*, причем капсулы с микоспоридиями были гораздо крупнее. Их на жаберных лепестках встречалось от 5 до 15, тогда как у мелкочешуйной – от 2 до 6. Большая зараженность крупночешуйной красноперки связана с тем, что она дольше живет в реках чем мелкочешуйная красноперка (Гавренков 1989), где заражается микоспоридиями *Mухobolus marinus*. Закономерность накопления спор микоспоридий на дне мелководных водоемов с незначительным течением отмечал В.Е. Заика (1964, 1965).

Tribolodon brandti (Dybowski) мелкочешуйная красноперка. Распространена от реки Туманная на юге и до реки Серебрянка на севере. Численность этого вида убывает с юга на север (Гавренков, 1989). Нами обследовано 66 экз. мелкочешуйной красноперки размером 10-22 см. Плазмодии и споры *Chloromyxum truttae* были зарегистрированы только у рыб из реки Серебрянка (табл. 4). В отличие от крупночешуйной красноперки, зараженность микоспоридиями *Mухobolus marinus* мелкочешуйной красноперки значительно ниже, капсулы с микоспоридиями имеют меньшие размеры, и количество их на жаберных лепестках невысоко. Это объясняется обитанием мелкочешуйчатой красноперки на глубинах более 20 метров, (Вдовин и Гавренков, 1995), а как известно, мелководная зона, наиболее богата микоспоридиями. Заражение мелкочешуйной красноперки *Chloromyxum truttae* мы наблюдали в апреле, что совпадает с периодом нереста последней, который длится с апреля по июль (Казанский и др., 1968; Вдовин и Гавренков, 1995).

Карповые рыбы по происхождению являются пресноводными. Представители рода *Tribolodon*, пожалуй, единственные из этого семейства, перешедшие к полупроходному образу жизни. При этом у них отмечаются микроспоридии только пресноводного комплекса. Собственно, морские виды паразитов у красноперок (равно как и у проходных лососей) в своем подавляющем большинстве являются широкоспецифичными, заражающими этих рыб случайным образом.

Таблица 4

Заражение микроспоридиями видов рода *Tribolodon* по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования							
		2	6	14	19	20	21	22	23
<i>Tribolodon hakonensis</i> вскрыто 69	Всего <i>иссл. рыб</i>	23				26	-	10	10
	<i>Myxobolus marinus</i>					4	-	1	5
	<i>Chloromyxum truttae</i>	8							
<i>Tribolodon brandti</i> вскрыто 66	Всего <i>иссл. рыб</i>	20				16	10	10	10
	<i>Myxobolus marinus</i>					4	7	1	3
	<i>Chloromyxum truttae</i>	1							

Семейство Scomberesocidae Müller – Макрелешуковые

Cololabis saira (Brevoort) – сайра. Пелагический вид, распространенный в умеренных и субтропических водах северной части Тихого океана. Питается планктоном. Нерест отмечается круглогодично (Новиков и др., 2002).

У единственной вскрытой нами сайры микроспоридий найдено не было. В.А. Догель (1948) у 3 из 10 обследованных в районе о. Путятин рыб этого вида обнаружил 1 вид – *Sphaeromyxa parva*.

Семейство Scombridae Rafinesque – Скумбриевые

Thunnus albacares (Bonnaterre) – желтоперый тунец. Распространен в тропических и субтропических водах Индийского, Атлантического и Тихого океанов. Северная граница распространения соответствует изотерме 20° С в наиболее теплое время года. Редко опускается на глубину более 100 м. Нерест в тропиках круглогодичный, у границ ареала происходит в летние месяцы. Питается рыбами и крупными беспозвоночными (Промысловые рыбы России, 2006).

У этой рыбы около о. Хонсю обнаружена *Hexacapsula neothunni* (Arai & Matsumoto, 1954).

Семейство *Syngnathidae* Rafinesque – Иглобые

Syngnathus schlegeli Каур – тихоокеанская морская игла. Низкобореальный субтропический приазиатский вид. Распространен в Японском (по материковому побережью от Ольги до Пусана, по островному – от Хоккайдо до Цусимского пролива), Желтом и северной части Восточно-Китайского моря. По тихоокеанскому побережью Японии – от Хоккайдо до Кюсю (Линдберг и Легеза, 1965). Обитает среди растительности на мелководьях, может заходить в распресненные устьевые участки рек. Нерестится летом.

Нами эта рыба не обследовалась. В.А. Догель (1948) у 1 из 11 вскрытых рыб обнаружил *Muxidium incurvatum*.

Семейство *Hemiramphidae* Gill – Полурыловые

Hyporhamphus sajori (Temminck et Schlegel) – японский полурыл. Пелагическая стайная рыба. Известна из Японского, Желтого и Восточно-Китайского морей и из вод тихоокеанского побережья Японии. Заходит в устья рек. Нерест в июне-июле в водорослях на мелководье. Планктофаг (Новиков и др., 2002).

От этой рыбы С.С. Шульман (1966) из зал. Посъета описал *Chloromyxum marinum*.

Семейство *Mugilidae* Jarocki – Кефалевые

Нами на наличие миксоспоридий обследовано 129 экз. рыб 2 видов. Обнаружено 5 видов паразитов.

Liza haematocheila (Temminck et Schlegel) – пиленгас. Обитает в прибрежных водах от лимана Амура до Вьетнама. На зимовку входит в реки. По характеру питания – детритофаг (Казанский и др., 1968; Назаров, 1990).

Обследовано 45 экз. особей пиленгаса размером 38-45 см. В бухте Сивучья обнаружен паразит *Muxobolus exiguus* в виде цист с трофозоидами на разных стадиях развития в сердечной мышце. У рыб из реки Раздольная в почках и почечных протоках обнаружены плазмодии и споры *Sphaerospora mugili*. У 5 рыб из устьев рек Аввакумовка, Киевка, и р. Гладкая были зарегистрированы на поверхности чешуи многочисленные капсулы *Muxobolus episquamalis*. У молоди пиленгаса, зараженной *S. mugili*, наблюдалось увеличение размера почек. У взрослых рыб поражение почек этим видом миксоспоридий мы не наблюдали.

Mugil cephalus (Cuvier) – лобан. Широко распространенный вид азиатского побережья Тихого океана. Обитает в прибрежных водах от Татарского пролива до Филиппин (Берг, 1948-1949). На зимовку входит в реки. Нерест происходит на мелководьях морских бухт и заливов. По характеру питания – детритофаг (Казанский и др., 1968). В южном Приморье является промысловым видом (Назаров, 1986, 1990).

Обследовано 84 экз. лобана размером 32-49 см. (табл. 5). В сердечной мускулатуре обнаружены капсулы с многочисленными спорами *Muxobolus*

exiguus. В районе от бухты Экспедиция на юге Приморья и до реки Серебрянка на севере, наблюдалась пораженная рыба, которая была вялая, плавала по кругу. Десятки особей погибшей рыбы обнаружены на берегу. При обследовании пораженной рыбы в головном мозге были отмечены в виде плазмодиев начальной стадии миксоспоридии *Myxobolus exiguus*. Мозг при этом был частично разрушен. В стенках кишечника, в печени, в желчных протоках и селезенке зарегистрированы многочисленные цисты *Myxobolus spinacurvaura*. У 30% рыб из устьев рек Аввакумовка, Киевка, и р. Гладкая были зарегистрированы на поверхности чешуи многочисленные капсулы *Myxobolus episquamalis*. Все эти паразиты пресноводного происхождения, которыми как взрослые рыбы, так и молодь заражаются, нагуливаясь в эстуариях и предустьевых участках небольших рек, в местах зимовки.

Относительно места происхождения кефалевых в литературе нет единого мнения. Разные виды этого семейства нерестятся как в море, так и в лиманах и эстуариях рек. Различаются и сроки пребывания этих рыб в море и в пресной воде. Паразитологические данные могут решить вопрос о месте становления данного семейства только в случае изучения всего комплекса паразитофауны этих рыб из разных точек их ареалов и определения статуса их специфичных паразитов.

Таблица 5

Заражение миксоспоридиями рыб семейства Mugilidae по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования							
		2	6	9	17	18	20	21	23
<i>Liza haematocheila</i> вскрыто 45	Всего иссл. рыб	-	10	6	1	10	-	-	13
	<i>Myxobolus episquamalis</i>	-	2	2	1	-	+	-	-
	<i>Myxobolus exiguus</i>	-	-	-	-	-	-	-	3
	<i>Myxobolus achmerovi</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Sphaerospora mugili</i>	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Mugil cephalus</i> вскрыто 84	Всего иссл. рыб	9	16	12	-	15	20	12	-
	<i>Myxobolus episquamalis</i>	1	2	-	-	5	13	2	-
	<i>Myxobolus exiguus</i>	-	4	4	-	-	3	10	-
	<i>Myxobolus achmerovi</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
	<i>Myxobolus spinacurvaura</i>	-	6	5	-	9	5	10	-

Семейство Gadidae Rafinesque – Тресковые

Всего в бассейне Японского моря обследовано 140 рыб, относящихся к 3 видам. Обнаружено 4 вида миксоспоридий.

Gadus macrocephalus (Tilesius) – тихоокеанская треска. В прибрежных водах Приморья встречается повсеместно. Нерест происходит в феврале-

марте на глубинах 80-200 м. Весной отнерестившаяся треска подходит к берегам на глубины 15-40 м и начинает интенсивно питаться (Моисеев, 1953; Фадеев, 1996).

Вскрыто 14 экз. трески размером 31-68 см из проливов Старка и Татарского. В желчном пузыре дважды обнаружены споры *Myxidium theragrae* и в единственном случае в почках отмечено несколько спор *Zschokkella hildae*.

Заражение трески *Myxidium theragrae* происходит весной, когда рыба подходит к берегу и начинает интенсивно питаться (Фадеев, 1996). При этом происходит заглатывание спор микроспоридий и заражение большого числа рыб.

Имеются данные о зараженности трески *Myxidium okhotensis* в Охотском море (Fujita, 1923).

Eleginus gracilis (Tilesius) – навага. Придонный вид, обитающий в прибрежной зоне дальневосточных морей (Семенченко, 1970). В Японском море эта рыба наиболее многочисленна в Амурском заливе. Нерест наваги начинается в декабре и длится до марта (Черноиванова, 1998).

Вскрыто 60 экз. наваги размером 10-34 см. В желчных пузырях рыб отмечены *Sphaeromyxa elegini* и *Myxidium theragrae*, причем последний вид был найден только у наваги крупных и средних размеров. Созревание спор микроспоридий *Sphaeromyxa elegini* совпадает как с периодом нереста (с декабря по март), так и с интенсивным питанием молоди наваги. В то же время единичные споры *S. eleginii* наблюдались в течение года.

Т. Фуджита (Fujita, 1923), обследовавший 20 экземпляров наваги из прибрежных вод Хоккайдо, микроспоридий не выявил. В.А. Догель (1948) у 2 из 4 вскрытых наваг в районе о. Путятин обнаружил *Sphaeromyxa elegini*.

Theragra chalcogramma (Pallas) – минтай. У берегов Приморья распространен повсеместно (Фадеев, 1996). Размножается в холодный период года. В заливе Петра Великого характерен осенний нерест, который проходит на шельфе на глубине до 100 м. Минтаю свойственны сезонные миграции. В преднерестовый период он находится на глубинах до 100 м, причем молодь нагуливается гораздо глубже взрослых особей (Нуждин, 1998).

Вскрыто 26 экз. минтая размером 18-44 см (табл. 6). Обнаружены многочисленные споры *Myxidium theragrae* в желчном пузыре у 18 рыб (69,5%). Из них 11 экз. были мелких размеров – 7-15 см. У 5 экз. (19%) в мочевом пузыре и почках найдены споры *Zschokkella hildae*. У 2 рыб, выловленных в бухте Рудная, в желчном пузыре обнаружены единичные споры *Myxidium oviforme*.

Всего у япономорского минтая отмечено 3 вида микроспоридий: *Myxidium theragrae*, *M. oviforme*, *Zschokkella hildae*. При этом *Myxidium theragrae* был до наших исследований найден у минтая из прибрежных вод о. Хоккайдо (Fujita, 1923; заражено 10 из 40 вскрытых рыб) и возле о. Путятин (Догель, 1948; 5 из 9). Наибольшее заражение минтая микроспори-

диями *M. theragrae* и *Z. hildae* отмечено весной, в период смешивания молоди минтая с взрослыми особями (Нуждин, 1998). В это время происходит заражение молоди миксоспоридиями от взрослых рыб.

Таблица 6
Заражение миксоспоридиями рыб семейства Gadidae по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования									
		1	4	11	13	14	15	17	18	21	
<i>Gadus macrocephalus</i> вскрыто 23	Всего иссл. рыб	3	-	9	-	1	10	-	-	-	
	<i>Myxidium theragrae</i>	2	-	5	-	-	-	-	-	-	
	<i>Zschokkella hildae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Eleginus gracilis</i> вскрыто 64	Всего иссл. рыб	-	-	4	15	-	24	-	11	10	
	<i>Myxidium theragrae</i>	-	-	-	2	-	2	-	-	-	
	<i>Sphaeromyxa elegini</i>	-	-	2	2	-	12		3	2	
<i>Theragra chalcogramma</i> вскрыто 26	Всего иссл. рыб	-	2	-	2	-	7	15	-	-	
	<i>Myxidium theragrae</i>	-	-	-	2	-	5	10	-	-	
	<i>Myxidium oviforme</i>	-	2	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Zschokkella hildae</i>	-	-	-	2	-	-	3	-	-	

Семейство Trichodontidae Bleeker – Волосоzubовые

Arctoscopus japonicus (Steindachner) – японский волосоzub. В Приморье встречается повсеместно от зал. Петра Великого до северных районов (Линдберг и Красюкова, 1975). Обитает на песчаных грунтах на глубинах 20-150 м. Нерест проходит поздней осенью-зимой у самого берега, на глубине около 1 метра (Новиков и др., 2002).

Обследовано 5 экз. волосоzуба из бухты Ольга, размером 7-12.5 см. В желчном пузыре у двух рыб обнаружены плазмодии и единичные споры *Ceratomyxa* sp. 3. Миксоспоридии были обнаружены весной, в период, когда мальки держатся в прибрежной зоне, где, видимо, и происходит заражение их миксоспоридиями.

Семейство *Stichaeidae* Gill – Стихеевые

Из 6 обследованных видов данного семейства у одного паразиты не найдены, а остальные 5 оказались инвазированы 6 видами миксоспоридий.

Stichaeus grigorjewi (Herzenstein) – стихей Григорьева. В Японском море известен от зал. Петра Великого до северной части Татарского пролива (Линдберг и Красюкова, 1975). Обитает на глубинах от 10 до 150 метров. Нерест проходит весной. В этот период рыбы подходят к прибрежной зоне (Новиков и др., 2002).

Обследовано 4 экз. стихея Григорьева размером 31-40 см из района острова Аскольд, с глубины 80 метров. У выловленных рыб в желчном пузыре обнаружены плазмодии и споры трех видов миксоспоридий: *Ceratomyxa lianoideus*, *Palliatius stihae* и *Lephoteca stihae* (Aseeva, 2003; Асеева, 2003б). Завершение спорообразования миксоспоридий *Ceratomyxa lianoideus* у стихея отмечено в начале июня, в период интенсивного питания молоди последнего (Маркина, 1959).

Виды миксоспоридий, обнаруженные у стихея Григорьева, имели строение спор, которое свидетельствует об их «многофункциональности». Шульман и др. (1997) утверждают, что такая форма спор адаптирована к пребыванию на глубоких горизонтах. Это выражается в форме и размерах спор и полярных капсул, наличии различного рода приспособлений, позволяющих им не просто парить в толще воды, но занимать определенные горизонты, где обитают их хозяева (Aseeva, 1999). Подобные признаки строения миксоспоридий отметили Ковалева и Гаевская (1980, 1988) у глубоководных рыб Атлантики.

Lumpenus sagitta Wilimowsky – люмпен стреловидный. В Японском море известен в заливе Петра Великого и в Татарском проливе (Линдберг и Красюкова, 1975). Это придонная рыба, обитающая на глубинах от 1 до 100 м. Нерестится ранней весной (Новиков и др., 2002).

Нами исследовано 3 экз. стреловидного люмпена размером 50-55 см из залива Восток, с глубин 25-30 м. В желчном пузыре у всех исследованных рыб обнаружены плазмодии с ядрами различной величины, по строению характерные для вегетативных стадий миксоспоридий рода *Ceratomyxa*, которые мы обозначили как *Ceratomyxa* sp. 5 (плазмодии находились в начальной стадии своего формирования, поэтому до вида определить не удалось).

Stichaeopsis epallax Jordan et Snyder – японский стихей. Известен в Японском море, Татарском проливе, Охотском море, у Южных Курил и тихоокеанского побережья Японии. Держится на глубинах до 100 м (Линдберг и Красюкова, 1987).

В.А. Догель (1948) у 1 из 2 вскрытых возле о. Путятин рыб обнаружил *Ceratomyxa specabilis*.

Opisthocentrus ocellatus (Tilesius) – глазчатый опистоцентр. Найден от Берингова моря на севере до Корейского полуострова на юге. Известен у

обоих берегов Японии. Водится на небольшой глубине в зарослях водорослей и среди камней (Линдберг и Красюкова, 1987).

В.А. Догель (1948) от 1 из 9 пойманных в районе о. Путятин рыб описал *Ceratomyxa opisthocentri*. Позднее вид найден Т.Е. Буториной (2015).

Pholidapus dybowskii (Steindachner) – опистоцентр безногий. Широкобореальный приазиатский вид. Встречается от берегов юго-востока Камчатки до Вонсана на юге, включая Курильские о-ва и о. Хоккайдо (до Сангарского пр.) (Линдберг и Красюкова, 1975). Обитает на глубинах до 3-5 м. среди растительности. Питается мелкими ракообразными.

От этих рыб, пойманных у о. Путятин и зал. Посьет, известно 3 вида микоспоридий *Ceratomyxa opisthocentri* (Буторина, 2015), *Chloromyxum pholidapi* (Догель, 1948 – у 5 из 15) и *Ch. subsphaericum* (Шульман, 1966 – количество вскрытых и зараженных не указано).

Результаты обследования рыб данного семейства представлены в табл. 7.

Таблица 7

Заражение микоспоридиями рыб семейства Stichaeidae по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования			
		10	11	12	20
<i>Stichaeus grigorjewi</i> вскрыто 4	Всего иссл. рыб	-	-	4	-
	<i>Leptothecca stichae</i>	-	-	3	-
	<i>Palliatius stichae</i>	-	-	2	-
	<i>Ceratomyxa lianoides</i>	-	-	3	-
<i>Lumpenus sagitta</i> вскрыто 3	Всего иссл. рыб	3	-	-	-
	<i>Ceratomyxa</i> sp. 5	3	-	-	-
<i>Stichaeopsis epallax</i> вскрыто 2	Всего иссл. рыб	-	2	-	-
	<i>Ceratomyxa speciabilis</i>	-	1	-	-
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> вскрыто 9	Всего иссл. рыб	-	9	-	-
	<i>Ceratomyxa opisthocentri</i>	-	1	-	-
<i>Pholidapus dybowskii</i>	Всего иссл. рыб	-	?	-	-
	<i>Chloromyxum pholidapi</i>	-	5	-	-
	<i>Chloromyxum subsphaericum</i>	-	+	-	-
	<i>Ceratomyxa opisthocentri</i>	-	-	-	+

Помимо указанных, из рыб, принадлежащих к данному семейству, был еще обследован стихей Нозавы *Stichaeus nozawae* Jordan et Snyder в количестве 2 экземпляров, но паразитов у него не найдено.

Семейство Zoarcidae Swainson – Бельдюговые

Lycodes raridens (Taranetz et Andriashev) – ликод редкозубый. Обитает в Японском море, чаще встречается в Татарском проливе (Линдберг и Красюкова, 1975). Это донная глубоководная рыба. Опускается до 1000 метров и более (Новиков и др., 2002).

Обследовано 3 экз. редкозубого ликода размером 32–41 см из Татарского пролива, с глубины 100 м. В желчном пузыре обнаружены споры *Ceratomyxa* sp. 2 и *Myxidium licodae*.

Семейство Pholidae Gill – Маслюковые

?*Apodichthys flavidus* Girard – безногий маслюк. Обитает вдоль побережья Сев. Америки в северной части Тихого океана. От рыбы, определенной под этим названием, Fujita (1923) описал *Ceratomyxa furcata*.

Pholis picta (Кпер) – расписной маслюк. Донная рыба, предпочитающая прибрежное мелководье (до глубины 100 м) с каменистыми, заросшими водорослями грунтами. Распространен в Охотском и Японском морях (Новиков и др., 2002).

У 2 из 8 вскрытых в районе о. Путятин рыб В.А. Догель (1948) обнаружил *Sphaeromyxa parva*.

Семейство Percichthyidae Jordan et Eigenmann – Лавраковые

Lateolabrax japonicus (Cuvier) – японский морской судак. Морской теплолюбивый вид, известный из Японского, Желтого, Восточно-Китайского и Южно-Китайского морей. Обитает в прибрежных водах. Нерестится в осенне-зимний период. Молодь входит в эстуарии рек. Хищник (Новиков и др., 2002).

Нами у единственного вскрытого судака миксоспориций не обнаружено. С.С. Шульман (1966) от рыб из зал. Посьета описал *Ceratomyxa acuta*.

Семейство Sebastidae Каур – Морские окуни

Из представителей данного семейства в Японском море на наличие миксоспориций обследовано 49 экз. рыб 7 видов. Отмечено 8 видов паразитов.

Sebastes owstoni (Jordan et Thompson) – красный морской окунь. В Японском море известен у восточного побережья п-ова Корея, в заливе Петра Великого, в Татарском проливе. Встречается также в Охотском море (Линдберг и Красюкова, 1975). Красный окунь – донная рыба, ведет оседлый образ жизни. Нерестовый период растянутый. В заливе Петра Великого он отмечен во второй половине июля (Маркевич, 1998; Снытко, 2000; Швыдкий и Калчугин, 2000).

В конце июля-начале августа обследовано 2 экз. красного окуня размером 20-25 см из Татарского пролива, с глубины 40 метров (табл. 8). У обеих исследованных рыб в желчных пузырях обнаружены зрелые споры *Leptotheca minuta* и *Myxidium rarum* (Асеева, 2003а, 2008).

Sebastes minor Barsukov – малый окунь. Распространен у берегов Приморья на север до Татарского пролива (Линдберг и Красюкова, 1987). Нерест отмечается во второй половине июля (Маркевич, 1998; Снытко, 2000).

Обследовано 6 экз. малого окуня размером 18-20 см. (табл. 8). В мускулатуре зарегистрированы цисты *Kudoa sebastes*. Во время нереста у малого окуня в желчном пузыре регистрировались зрелые (что свидетельствует об окончании спорообразования) споры *Myxidium incurvatum*. У паразитов мускулатуры споры выходят только после смерти хозяина (Шульман, 1976а,б, 1978), поэтому у миксоспоридий рода *Kudoa* приуроченности к определенным жизненным периодам хозяина не обнаружено (Асеева, 2004).

Sebastes trivittatus (Hilgendorf) – желтый морской окунь. Низкобореальный приазиатский тихоокеанский вид, известный из Желтого, Японского и Охотского морей и Тихого океана. Вдоль материкового побережья встречается от южной Кореи до Татарского пролива, по островному – от северных Курил и западного Сахалина до Хонсю. В Тихом океане отмечается от юга Камчатки до юга о. Хонсю.

Морская, во взрослом состоянии – придонная рыба (молодь ведет пелагический образ жизни). Обитает на мелководье шельфа от 0 до 200 м, среди скал и камней. Больших стай не образует, ведя территориальный образ жизни. Основу питания составляют мелкие рыбы и ракообразные (Рыбы в заповедниках России, 2013).

Нами вскрыто 2 рыбы этого вида. Миксоспоридий не обнаружено. Fujita (1923) обнаружил у этих рыб возле о. Хоккайдо *Leptotheca yochinensis* (в 2 из 5 вскрытых).

Sebastes taczanowskii Steindachner – восточный морской окунь. Низкобореальный приазиатский тихоокеанский вид. Распространен от юго-восточной Кореи до Татарского пролива. Известен с южных Курил (о-ва Шикотан и Итуруп), обоих берегов Сахалина и Японских островов (до юга Хонсю).

Морская придонная рыба. Встречается на шельфе от уреза воды до глубины 120 м. Предпочитает селиться среди рифов и водорослей. Крупных скоплений не образует. Эврифаг. Вымет личинок в конце зимы и весной (в Японском море – до конца лета) (Рыбы в заповедниках России, 2013).

Из вскрытых 9 рыб этого вида в районе о. Путятин В.А. Догель (1948) у 2 экз. обнаружил *Myxidium tsudae*.

Sebastes flammeus (Jordan et Starks) – пламенный морской окунь. Распространен в северо-западной части Тихого океана. Встречается у берегов Японии от Сагамского залива до острова Хоккайдо. Отмечен в районе Малой Курильской гряды.

Обитает на глубине от 145 до 500 м, летом преимущественно на глубине 200-300 м, зимой опускается в более глубокие слои. Ведет придонный образ жизни. Питается ракообразными, головоногими и рыбами. Вымет личинок происходит в январе-марте (Рыбы в заповедниках России, 2013).

Две из 10 рыб этого вида, пойманных в р-не о. Хоккайдо, были заражены *Myxidium fusiforme* (Fujita, 1923).

Sebastes vulpes Doderlein – лисий морской окунь. Морская рыба, известная в основном у берегов западного побережья Японских островов, восточного и южного – Кореи и северо-восточного – Китая. Животнаяядный. В настоящее время считается комплексным видом.

Fujita (1923) у 5 из 5 вскрытых рыб (район о. Хоккайдо) обнаружил *Leptotheca yochinensis*.

Sebastes macročhir Günther – длинноперый шипошек. Распространен у берегов восточного Хоккайдо, центрального Хонсю, у юго-восточного побережья Камчатки, южных Курильских островов, в центральной части Берингова и юго-западной части Охотского моря.

Это мезобентальный вид. Встречается на глубине от 100 до 1504 м, чаще всего между 200 и 800 м, при температуре воды 0.8-5 °С (наиболее часто 1.0-2.5° С). Ведет малоподвижный образ жизни. Протяженные миграции отсутствуют. Наиболее крупные особи держатся у верхней границы материкового склона в диапазоне глубин 200—300 м. Мелкие рыбы попадают на большей глубине. Вероятно, во время нереста самки совершают вертикальные миграции.

Питается преимущественно бентосными организмами – ракообразными, полихетами, офиурами и брюхоногими моллюсками. Способны охотиться в отрыве от дна, поедая кальмаров и мелких рыб. Основу рациона молоди составляют зуфаузииды. Нерест в феврале-мае (Парин и др., 2014).

У 2 из 10 вскрытых из района о. Хоккайдо шипошеков Fujita (1923) обнаружил *Leptotheca constricta* и у1 из 10 – *Myxidium tsudae*.

Таблица 8

Заражение микроспоридиями рыб семейства Sebastidae по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования			
		1	11	15	16
<i>Sebastes minor</i> вскрыто 6	Всего иссл. рыб	-	-	4	2
	<i>Myxidium incurvatum</i>	-	-	2	2
	<i>Kudoa sebae</i>	-	-	-	2
<i>Sebastes owstoni</i> вскрыто 2	Всего иссл. рыб	2	-	-	-
	<i>Leptotheca minuta</i>	2	-	-	-
	<i>Myxidium rarum</i>	2	-	-	-
<i>Sebastes tarznowskii</i> вскрыто 9	Всего иссл. рыб	-	9	-	-
	<i>Myxidium tsudae</i>	-	2	-	-

Семейство Hexagrammidae Gill – Терпуговые

У 110 экз. обследованных нами рыб, относящихся к 3 видам этого семейства, обнаружено 5 видов паразитов.

Hexagrammos octogrammus (Pallas) – восьмилинейный терпуг. В Японском море ловится повсеместно, составляя обычный прилов береговых и ставных неводов (Рутенберг, 1962). Ведет оседлый образ жизни в прибрежной зоне. Нерест в заливе Петра Великого проходит на мелководьях в сентябре-октябре (Горбунова, 1962; Вдовин, 1996, 1998).

Обследовано 11 экз. рыб размером 11-30 см (табл. 9). У двух рыб в желчном пузыре обнаружено множество спор *Sphaeromyxa hexagrammi*. В мускулатуре терпуга из пролива Старка обнаружены цисты *Kudoa azonusi*.

Заражение восьмилинейного терпуга спорами *S. hexagrammi* наблюдалось в конце августа. Как отмечает Вдовин (1998), в сентябре на мелководье первыми подходят взрослые особи, затем молодь. В этот период происходит заражение молоди микроспоридиями от взрослых рыб.

Hexagrammos stelleri Tilesius – пятнистый терпуг. В Приморье встречается вдоль всего побережья. Держится у скалистых мысов и в мелких бухточках. По характеру питания – типичный бентофаг (Пушина и Антоненко, 2001), нерестится в сентябре-октябре, на глубинах 3-9 м (Горбунова, 1962; Новиков и др., 2002).

Обследовано 16 экз. рыб размером 14-31 см (табл. 9). В желчных пузырях обнаружено большое количество спор *Sphaeromyxa hexagrammi*. В мочевом пузыре у одной рыбы зарегистрированы споры *Zschokkella russelli*. У рыб из бухты Алексеева в июле отмечены плазмодии *Sphaeromyxa hexagrammi* в начальной стадии, а в октябре – зрелые споры (конец спорообразования). Из этого следует, что созревание спор *S. hexagrammi* длится от полутора до двух месяцев и приурочено к периоду нереста.

Pleurogrammus azonus Jordan et Metz – южный одноперый терпуг. В водах Приморья встречается повсеместно. Распространен в Татарском проливе (Линдберг и Красюкова, 1987). Является придонно-пелагической рыбой. Нерест его в водах Приморья длится со второй половины августа до начала ноября (Вдовин, 1998).

Таблица 9

Заражение микроспоридиями рыб семейства Hexagrammidae по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования						
		1	7	10	15	16	22	23
<i>Hexagrammos octogrammus</i> вскрыто 11	Всего иссл. рыб	-	8	2	1	-	-	-
	<i>Sphaeromyxa hexagrammi</i>	-	-	2	1	-	-	-
	<i>Kudoa azonusi</i>	-	1		-	-	-	-

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования						
		1	7	10	15	16	22	23
<i>Hexagrammos stelleri</i> вскрыто 26	Всего иссл. рыб	-	-	2	-	14	10	-
	<i>Sphaeromyxa hexagrammi</i>	-	-	-	-	2	-	-
	<i>Zschokkella russelli</i>	-	-	1	-	2	-	-
<i>Pleurogrammus azonus</i> вскрыто 73	Всего иссл. рыб	2	6	1	18	14	-	32
	<i>Sphaeromyxa hexagrammi</i>	-	-	-	3	4	-	8
	<i>Alataspora bialata</i>	-	1	-	-	-	-	-
	<i>Ceratomyxa azonus</i>	1	-	-	-	-	-	5
	<i>Kudoa azonusi</i>	-	1	1	-	-	-	-

Обследовано 73 экз. рыб размером 10-53 см. Из них 22 рыбы были мелких размеров – 14-21 см (табл. 9). В желчных пузырях рыб обнаружены споры *Sphaeromyxa hexagrammi* и плазмодии и споры *Ceratomyxa azonusi*. У взрослых рыб, выловленных в бухте Ольга, в желчных пузырях найдены споры *Alataspora bialata*. У молоди одноперого терпуга, выловленного в Амурском заливе, в мускулатуре отмечены споры *Kudoa azonusi*.

В весенний период, когда *Pleurogrammus azonus* подходит к берегу на нагул (Вдовин, 1998), взрослые рыбы перемешиваются с молодь. В это время происходит заражение последней, что подтверждает обнаружение у 30% исследованной молоди терпуга начальной стадии плазмодиев *Sphaeromyxa hexagrammi*.

Семейство Cottidae Вонапарте – Керчаковые

Всего из 16 видов обследованных рыб данного семейства зараженными оказалось 12. У них выявлено 14 видов микроспоридий.

Triglops jordani (Schmidt) – триглопс Джордана. В водах Приморья встречается вдоль всего побережья. (Линдберг и Красюкова, 1987). Обитает преимущественно в шельфовой зоне, ведет донный образ жизни на глубинах 20-80 м (Вдовин и Зуенко, 1997).

В летний период обследовано 4 экз. триглопса размером 13-15 см из бухты Рудная, с глубины 50 м. У 3 исследованных рыб в желчных пузырях обнаружены споры и плазмодии *Sphaeromyxa japonica* (Aseeva, 2002). Заражение обследованных рыб (табл. 10) связано с тем, что пробы взяты в период нереста триглопса.

Triglops szepticus Gilbert – большеглазый триглопс. В Японском море известен от залива Петра Великого до Татарского пролива (Линдберг и Красюкова, 1987). Обитает на глубинах до 200 м. Нерест проходит весной (Дударев, 1996; Новиков и др., 2002).

В период нереста, в июне, вскрыто 16 экз. большеглазого триглопса размером 17-21,5 см из бухты Рудная, с глубины 50 м. В желчных пузырях у 6 исследованных рыб обнаружены споры *Sphaeromyxa japonica*.

Hemilepidotus gilberti Jordan et Starks – получешуйник Гильберта. В Японском море известен из залива Петра Великого и Татарского пролива (Линдберг и Красюкова, 1987). Обитает на шельфе, на глубинах 10-400 метров. Нерест проходит в весенне-летний период (с апреля по август). Основные скопления приурочены к мелководьям (Калчугин, 1998).

Обследовано в конце августа 15 экз. рыб размером 13-22 см из б. Рудная и пр. Старка (табл. 10). У исследованных 3 из 13 получешуйников из пр. Старка найдены зрелые споры *Ceratomyxa streptospora* (Асеева, 2005). Наличие зрелых спор свидетельствует о завершении спорообразования микоспоридий, которое приурочено к нересту хозяина.

Gymnocanthus herzensteini Jordan et Starks – дальневосточный шлемоносец. В Японском море известен в заливе Петра Великого, Татарском проливе и у побережья Японских островов (Линдберг и Красюкова, 1987). Совершает нерестовые миграции. В основном концентрируется на глубинах от 5 до 100 м. Нерестится в осенне-зимний период (Калчугин, 1998).

Обследовано 16 экз. рыб размером 18-34 см из залива Посъета и пролива Старка (табл. 10). У 6 рыб в желчных пузырях были обнаружены *Ceratomyxa porrecta*. В почках у одной рыбы найдены единичные споры *Sinuolinea magna*. Заражение дальневосточного шлемоносца микоспоридиями *Ceratomyxa porrecta* было зарегистрировано в начале лета, в период образования скоплений взрослых рыб и молоди на мелководье (Новиков и др., 2002).

Gymnocanthus pistilliger (Pallas) – нитчатый шлемоносец. В Японском море известен у побережья Корейского п-ва, а также от залива Петра Великого до Татарского пролива (Линдберг и Красюкова, 1987). Обитает в прибрежных водах на глубинах 5-200 метров. Нерестится зимой (Вдовин и Зуенко, 1997).

Обследовано 16 экз. нитчатого шлемоносца, размером 12-20 см из пролива Старка и залива Посъета (табл. 10). В желчных пузырях у 4 рыб обнаружены многочисленные споры *Sphaeromyxa solomoni* и единичные споры *Muxidium japonicum*. Высокая зараженность микоспоридиями нитчатого шлемоносца отмечена в июне, в период интенсивного питания его молоди (Новиков и др., 2002).

Myoxocephalus stelleri Tilesius – керчак Стеллера. В Японском море известен от п-ова Корея до Амурского лимана (Линдберг и Красюкова, 1987; Панченко, 1998, 2001). Является массовым видом для залива Петра Великого. Держится обычно у самого берега – от уреза воды до 50 м. Изредка заходит в устья рек (Новиков и др., 2002).

Обследовано в августе 6 экз. рыб размером 17-36 см из бухты Нарва, с глубины 2 м. В желчных пузырях у 4 рыб обнаружены многочисленные споры и плазмодии *Ceratomyxa мухоcephala* (Асеева, 2002; Асеева, 2005).

Т.Е. Буторина (2015) в б. Северная отметила для этой рыбы еще *Sphaeromyxa cottidarum* и *Muxidium japonicum*. Мальки и молодь керчака в период роста придерживаются прибрежной зоны (Новиков и др., 2002), в этот период и происходит заражение их миксоспоридиями.

Myoxocephalus brandti (Steindachner) – снежный керчак. В водах Приморья обычен вдоль всего побережья (Линдберг и Красюкова, 1987; Панченко, 1998, 2001). Является донным видом. В летнее время распространен от уреза воды до глубин 70-80 м (Вдовин, Зуенко, 1997).

Весной и осенью нами обследовано 15 экз. снежного керчака размером 24-47 см (табл. 10). В желчных пузырях у 10 рыб найдены споры *Ceratomyxa porrecta*. У трех рыб в мочевых пузырях обнаружены споры и плазмодии *Davisia narvi*. На жабрах у одной рыбы отмечены цисты *Kudoa nova* (Буторина, и Асеева, 1999). Споры миксоспоридий *C. porrecta* регистрировались у снежного керчака дважды – весной и осенью. Весной (во время нереста – Токранов, 1981, 1985, 1988), миксоспоридиями было заражено до 100% рыб. Осеннее заражение *M. brandti* миксоспоридиями происходит при интенсивном питании, перед уходом на глубины (Вдовин, Зуенко, 1997).

Кроме указанных видов миксоспоридий у этой рыбы был найден *Muxidium japonicum* (Догель, 1948) и *Ceratomyxa speciabilis* (Буторина, 2015).

Myoxocephalus jaok (Cuvier) – керчак-яок. В Японском море является обычным видом. Встречается в зал. Петра Великого и в Татарском проливе до Амурского лимана (Линдберг и Красюкова, 1987). Обитает на глубинах 5-250 м (Панченко, 1998, 2001). Весной совершает нагульные миграции в мелководную зону. Нерест проходит в феврале–марте (Дударев, 1996; Калчугин, 1998).

Обследовано 35 экз. керчака-яока размером 18-38 см (табл. 10). В желчных пузырях вскрытых рыб обнаружены зрелые споры *Ceratomyxa auerbachii*, *C. porrecta* и единичные споры *Muxidium japonicum*. Высокая зараженность миксоспоридиями *Ceratomyxa porrecta* была зарегистрирована весной и летом, в период нагульных миграций в мелководную зону и активного питания молоди керчака-яока (Калчугин, 1998).

Taurocottus bergi Soldatov et Pavlenko – длинношипый бычок Берга. Встречается вдоль всего побережья Приморья, в Татарском проливе, у западного берега Хоккайдо (Линдберг и Красюкова, 1987). В летний период обитает на глубине от 15 до 200 м (Дударев, 1996).

Обследовано 4 экз. бычка размером 15-17 см из района мыса Белкина, с глубины 60 м. В желчных пузырях у всех исследованных рыб обнаружены плазмодии и споры миксоспоридий *Sphaeromyxa balbiani*. Большинство спор были сформированные.

Enophrys dicerans (Pallas) – двурогий бычок. В водах Приморья встречается повсеместно (Линдберг и Красюкова, 1987). Обитает как в прибреж-

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования								
		3	4	10	11	15	16	20	17	22
<i>Myoxocephalus jaok</i> вскрыто 35	Всего иссл. рыб	-	-	-	-	12	7	16	-	-
	<i>Ceratomyxa auerbachi</i>	-	-	-	-	2	2	5	-	-
	<i>Ceratomyxa porrecta</i>	-	-	-	-	1	1	5	-	-
	<i>Myxidium japonicum</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Taurocottus bergi</i> вскрыто 4	Всего иссл. рыб	4	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Sphaeromyxa balbiani</i>	4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Enophrys diceraus</i> вскрыто 10	Всего иссл. рыб	-	2	-	2	2	-	6	-	-
	<i>Sphaeromyxa cottidarum</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-
	<i>Sphaeromyxa solomoni</i>	-	-	-	-	-	-	4	-	-
	<i>Myxidium japonicum</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Alcichthys elongatus</i> вскрыто 17	Всего иссл. рыб	2	-	-	-	15	-	-	-	-
	<i>Ceratomyxa acuta</i>	2	-	-	-	6	-	-	-	-
<i>Bero elegans</i> вскрыто 11	Всего иссл. рыб	-	-	3	8	-	-	-	-	-
	<i>Ceratomyxa porrecta</i>	-	-	2	2	-	-	-	-	-
	<i>Myxidium japonicum</i>	-	-	2	2	-	-	-	-	-

Кроме перечисленных рыб из представителей данного семейства обследовались еще средний шлемоносец *Gymnoacanthus intermedius*, охотский шлемоносец *G. detrisus*, многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus* и дальневосточная широколобка *Megalocottus platycephalus*. У них микспоридии не найдены, возможно, из-за недостаточного количества вскрытых рыб.

Семейство Psychrolutidae Gill – Психролутовые

Нами вскрыто 6 экз. 2 видов рыб этого семейства. Найдено 2 вида миксоспоридий.

Eurymen gyrinus Gilbert et Burke – головастиковидный бычок. В Японском море известен от залива Петра Великого до северной части Татарского пролива (Линдберг и Красюкова, 1987). Вид донный, относительно редкий (Соколовская и др., 1998). В летний период встречается на глубинах от 50 до 200 метров (Дударев, 1996).

Обследовано 4 экз. бычка размером 19-21 см из бухты Рудная с глубины 50 м. В желчных пузырях у 3 из 4 исследованных рыб обнаружены плазмодии и споры *Sphaeromyxa japonica* (Асеева, 2002).

Бычки были заражены микроспоридиями в июне, в период нагула их молоди (Калчугин, 1998).

Dasycottus setiger (Bean) – щетинистый бычок. Встречается в заливе Петра Великого и севернее, вдоль всего побережья Приморья (Линдберг и Красюкова, 1987) на глубинах до 200 м. Является донным видом (Соколовская и др., 1998).

Обследовано 2 экз. щетинистого бычка размером 20-24 см из бухты Рудная, с глубины 150 м. У обеих рыб в мочевых пузырях обнаружены плазмодии и споры *Schulmania japonica*, а почках – единичные споры *Sinuolinea* sp.

Заражение микроспоридиями рода *Sinuolinea* для бычков не характерно и носит случайный характер. Зараженная рыба была небольших размеров, а молодь достаточно часто может инвазироваться несвойственными для взрослых особей тех же видов паразитами (Коновалов, 1971).

У третьего обследованного представителя этого семейства – бычка Гилберта ***Malacocottus gibber*** микроспоридии не найдены (вскрыто всего 3 рыбы).

Семейство Hemitripteridae Gill – Волосатковые

Hemitripterus villosus (Pallas) – волосатая рогатка. Донная рыба, известная вдоль азиатского побережья Тихого океана от Берингова до Желтого морей. Обитает на глубинах от 1.5 до 500 м, предпочитая скалисто-валунные грунты. Нерестится осенью. Хищник (Новиков и др., 2002).

У этой рыбы в зал Петра Великого обнаружено 4 вида микроспоридий – *Sphaeromyxa cottidarum*, *Myxidium japonicum* и *Ceratomyxa speciabilis* (Догель, 1948).

Семейство Agonidae Swainson – Лисичковые

У 31 экз. вскрытых нами 3 видов рыб этого семейства найдено 4 вида микроспоридий.

Freemanichthys thompsoni (Jordan et Gilbert) – лисичка Томпсона. В Японском море распространена повсеместно, от устья реки Туманной до Татарского пролива (Линдберг и Красюкова, 1987; Новиков и др., 2002). В летний период может встречаться на глубинах от 16 до 300 м. Молодь держится на меньших глубинах, чем взрослые рыбы (Вдовин и Зуенко, 1997).

Обследовано 14 экз. рыб размером 11-20 см из Татарского пролива и б. Ольга с глубин 12-100 м. Почти у всех рыб в желчных пузырях обнару-

жены плазмодии и споры *Sphaeromyxa hellandi*. По неопубликованным данным Вдовина, нерест у лисички Томпсона проходит в мае-июне. Заражение их микроспоридиями *S. hellandi* совпадает с этим периодом.

Таблица 11

Заражение микроспоридиями рыб семейства Agonidae по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования				
		1	7	15	16	13
<i>Freemanichthys thompsoni</i> вскрыто 14	Всего уссл. рыб	10	4	-	-	-
	<i>Sphaeromyxa hellandi</i>	10	3	-	-	-
<i>Podothecus sturioides</i> вскрыто 11	Всего уссл. рыб	-	-	5	6	-
	<i>Muxidium incurvatum</i>	-	-	2	2	-
	<i>Muxoproteus ovale</i>	-	-	-	2	-
<i>Sarritor leptorhynchus</i> вскрыто 6	Всего уссл. рыб	-	-	-	4	2
	<i>Sphaeromyxa exneri</i>	-	-	-	3	-

Podothecus sturioides (Collett) – лисичка Гилберта. В Японском море известна у восточного побережья полуострова Корея, в заливе Петра Великого и в Татарском проливе (Линдберг и Красюкова, 1987). Является донным видом, обитает на глубинах от 0 до 200 м и глубже, предпочитая илистое дно (Дударев, 1996). Нерест в конце лета-начале осени (Новиков и др., 2002).

Обследовано 11 экз. рыб размером 17-20 см (табл. 11). У 4 рыб в желчных пузырях обнаружены споры *Muxidium incurvatum*, у двух рыб в мочевых пузырях – споры *Muxoproteus ovale*. Время обнаружения микроспоридий *M. incurvatum* (в августе) совпадает с периодом их нереста.

Sarritor leptorhynchus Lindberg et Andriashev – тонкорылая лисичка. В Японском море известна у восточного побережья полуострова Корея, в заливе Петра Великого, в Татарском проливе. В летний период обитает на глубинах от 30 до 200 метров и глубже (Линдберг и Красюкова, 1987).

Обследовано 6 экз. рыб размером 12-18 см (табл. 11). В желчных пузырях у трех из них обнаружены споры *Sphaeromyxa exneri*. Заражение микроспоридиями тонкорылой лисички происходит в период ее нереста, в конце лета-осенью.

Семейство Liparidae Gill – Липарисовые

Liparis niger Soldatov et Lindberg – черный морской слизень. Отмечен только в дальневосточных морях. В Японском море известен в заливе Петра Великого и водах северного Приморья (Линдберг и Красюкова, 1987).

Это донный вид с широким диапазоном вертикальных миграций – от 0 до 200 м (Дударев, 1996).

Обследовано 10 экз. черного слизня размером 22-48 см – 6 экз. из бухты Кит и 4 экз. из Татарского пролива. У 4 рыб из б. Кит в желчных пузырях зарегистрированы единичные споры *Muxidium japonicum*. Ввиду недостатка материала и отсутствия данных по биологии морского слизня трудно судить, с чем связано заражение этих рыб миксоспоридиями.

Семейство Cynoglossidae Jordan – Левосторонние морские языки

Paraplagusia japonica (Temminck et Schlegel) – черный морской язык. Известен из Желтого, Восточно-Китайского, Южно-Китайского и южной части Японского морей. Обитает на глубинах до 100 м, предпочитая глинистые и песчаные грунты. Нерест в июне. Питается двустворками и ракообразными (Линдберг и Федоров, 1993).

От этого вида рыб Fujita (1923) описал *Ceratomyxa majamae*.

Семейство Paralichthyidae Regan – Паралихтовые

Paralichthys olivaceus (Temminck et Schlegel) – азиатский паралихт. Морской теплолюбивый вид. Основными зонами распространения являются южная часть Японского, Желтое и Восточно-Китайское моря. Обитает на глубинах от 20 до 200 м. Хищник (Новиков и др., 2002).

У этой рыбы в районе о. Хоккайдо найден *Muxidium oshroense* (Fujita, 1923).

Семейство Pleuronectidae Cuvier – Камбаловые

Всего у 19 из 20 обследованных в пределах Японского моря видов камбал было найдено 53 вида паразитов.

Cleisthenes herzensteini Schmidt – остроголовая камбала. Встречается вдоль всего побережья Приморья. Наибольшая численность отмечена в зал. Петра Великого. Вид подвержен сезонным миграциям: весной выходит для икрометания и питания на мелководья (5-60 м), а зимой отходит на глубины 180-230 м (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971, 1987). Нерест в летний период. Питается беспозвоночными (как бентосными, так и планктонными) и рыбой (Пушина и др., 2012).

Нами обследовано 73 экз. остроголовой камбалы (табл. 12). У 46 экз. в желчных пузырях обнаружены споры и плазмодии 8 видов миксоспоридий. Наиболее часто отмечались споры *Ceratomyxa auerbachii* и *Leptotheca amatea*, реже регистрировались *Palliatius binus*, *Ceratomyxa rara*, *Alataspora longialata*, *Muxidium japonicum*, в единичных случаях (в северных районах Приморья) – споры миксоспоридий, *A. yokohamae* и *Ceratomyxa elongata* (Асеева, 1990, 1997, 2003б). Помимо указанных видов В.А. Догель (1948) у единственной вскрытой камбалы этого вида обнаружил *Ceratomyxa platychthyitis*, а Fujita (1923) у берегов Хоккайдо – *C. ptotopsettae*, а возле о. Хонсю – *C. fukuensis* и *C. japonica*.

В середине июня проходит массовый нерест остроголовой камбалы зал. Петра Великого (Новиков и др., 2002). При этом растет заражение рыб этого вида микоспоридиями *Ceratomyxa auerbachii*, *Leptotheca amatea*, *Alatospora longialata* и *Ceratomyxa rara* – до 80% в конце мая-июне. Второй пик заражения наблюдается осенью, в конце октября-ноябре. Этот период приурочен к времени образования крупных скоплений рыб перед зимовкой (Новиков и др., 2002). Микоспоридии *Ceratomyxa auerbachii* и *Alatospora bialata* встречаются у этой камбалы на разной глубине, а *Palliatius binus* и *Alatospora longialata* – на глубинах 80-100 м. Немногочисленные споры *Leptotheca amatea* и *Myxidium japonicum* отмечены на небольших глубинах (Aseva, 1999).

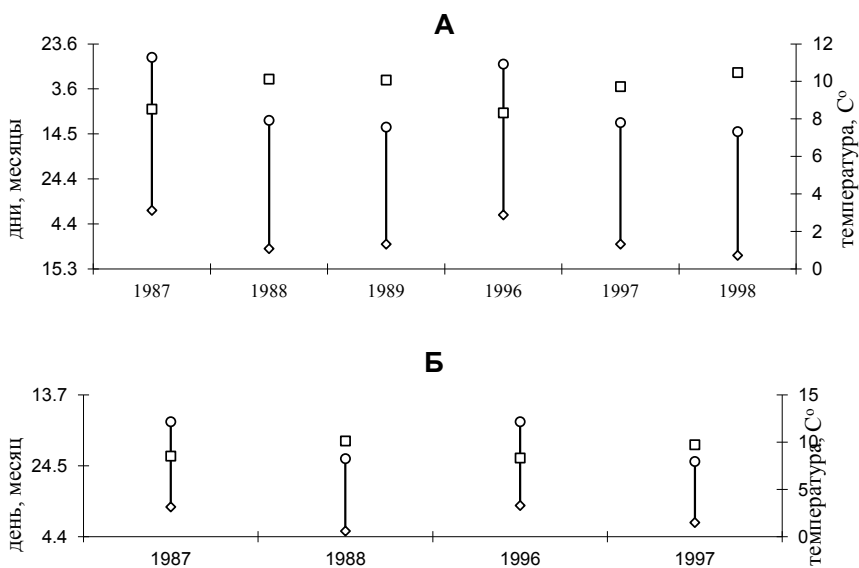
В зависимости от размеров рыб микоспоридии распределились следующим образом. У молоди (13-20 см) чаще отмечали плазмодии и споры *Leptotheca amatea*. У рыб размером 26-30 см встречались все виды микоспоридий, характерные для данного хозяина. Крупные рыбы размером 32-37 см чаще заражены *Ceratomyxa auerbachii* и *C. rara*.

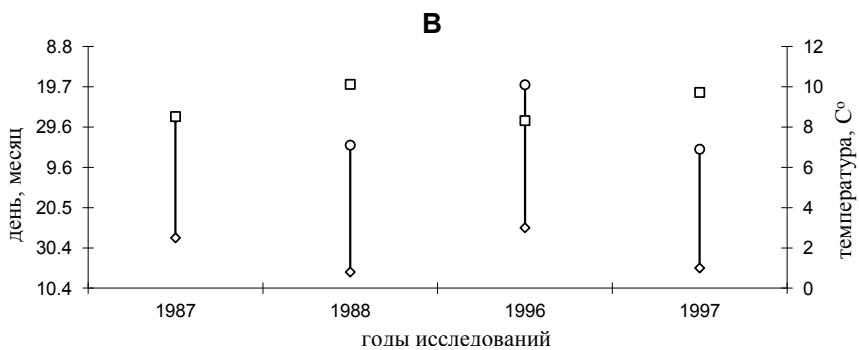
В проливе Старка в отдельные годы наблюдались различия в сроках созревания массовых спор микоспоридий *Ceratomyxa rara*, *C. auerbachii* и *Leptotheca amatea* (Aseva & Zuenko, 2000, 2003). Например, в 1987 г. период спорообразования длился с середины мая до середины июля, тогда как в 1988 г. начало заражения микоспоридиями отмечали уже в конце апреля, а в середине июня находили зрелые споры. В 1996 г. зрелые споры *Ceratomyxa rara* и *Leptotheca amatea* находили в только конце июня, а массовый выход этих спор отмечен в середине июля. В 1997 г. размножение камбалы происходило раньше. Соответственно, плазмодии наблюдались в первых числах апреля, а зрелые споры – в конце мая. Период спорообразования в 1987 г. затянулся и превысил среднегодовую его продолжительность на 2-3 недели, тогда как в 1988 г., наоборот, он был короче среднего более, чем на 2 недели. В 1996 г. процесс спорообразования был также на 2-3 недели длиннее, чем обычно, а в 1997 г. вновь наблюдалось укорочение продолжительности периода спорообразования. Эти изменения соответствуют изменениям термических условий в прибрежных водах залива Петра Великого (Вдовин и Швыдкий, 2000; Надточий и Зуенко, 2000). Как показано на рис. 121-122, в 1987, 1989 и 1997 гг. отмечались относительно низкие температуры воды в начале лета, именно поэтому период спорообразования был растянут, а в 1988 и 1996 гг., в периоды относительно высоких температур, период спорообразования был скоротечнее.

Hippoglossoides dubius Schmidt – южная палтусовидная камбала. Вид относится к числу широко распространенных у берегов Приморья камбал. Совершает сезонные миграции из района зимовки на мелководье, до 20-80 м, но не приближается близко к береговой линии. Зимовать уходит на глубину 300-400 м (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987). Этот вид камбалы – наиболее массовый в Японском море и распределяется в широком диапазоне глубин – от 5 до 1200 м (Иванков и др., 1972; Иванкова, 1988). Питается беспозво-

ночными и в небольшой степени – рыбой. Нерест с середины марта до конца июня (Пушина и др., 2012).

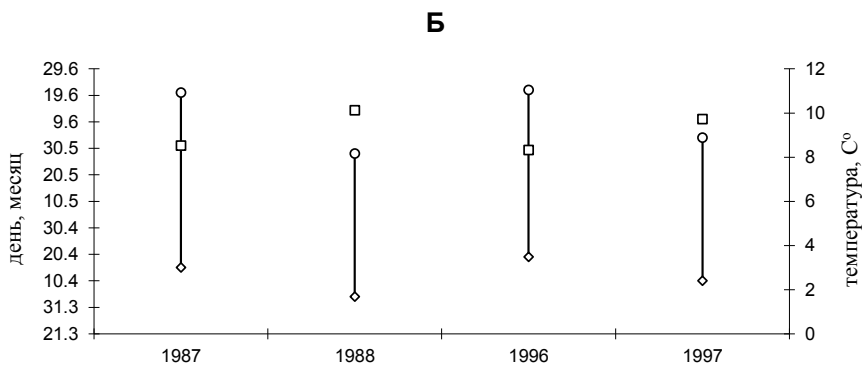
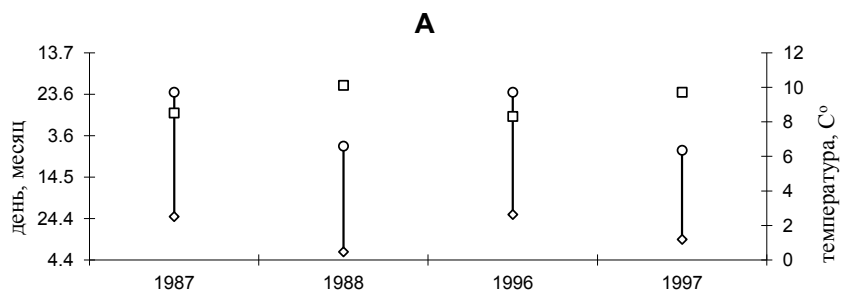
Обследовано 70 экз. палтусовидной камбалы размером 15-43 см, из которых были заражены 55 экз. (табл. 13). В желчных пузырях обнаружены споры и плазмодии 10 видов микоспоридий, в мочевом пузыре – два вида. Наиболее массовыми были споры *Ceratomyxa rara* и *Leptotheca amatea*, реже регистрировались споры *Alataspora longialata*, *Ceratomyxa volubilis* и *Myxidium japonicum*, а в мочевом пузыре – *Davisia longifilus* и *Schulmania guadriolobata*. В единичных случаях отмечались споры микоспоридий *Palliatius binus*, *Pseudoalataspora originalis*, *Bipteria* sp.





◇ начало споробразования ○ окончание споробразования □ температура на 1 июня

Рис. 121. Сроки споробразования микроспоридий у палтусовидной (А), желтоперой (Б) и остроголовой (В) камбал



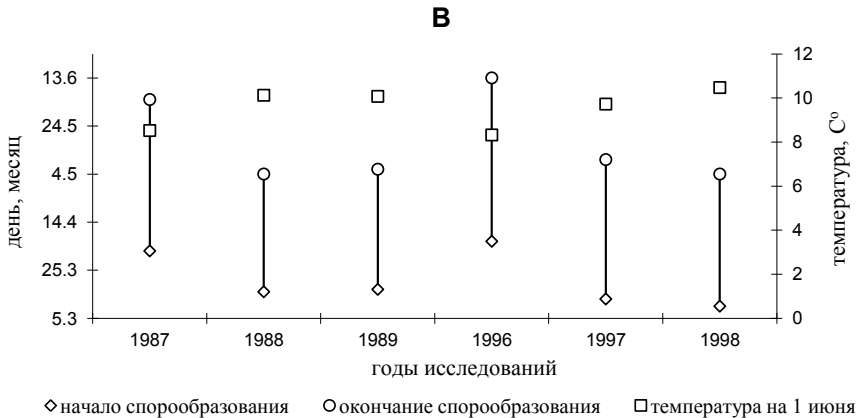


Рис. 122. Сроки спорообразования микроспоридий у желтополосой (А), длиннорылой (Б) и японской (В) камбалы.

Палтусовидная камбала оказалась самой зараженной среди рыб семейства камбаловых. В весенне-летний период отмечена стопроцентная зараженность микроспоридиями. При этом наблюдается большое разнообразие видов микроспоридий это – *Ceratomyxa rara*, *Leptotheca amatea*, *Alataspora longialata*, *Ceratomyxa volubilis* и *Myxidium japonicum*. В середине мая происходит массовое созревание этих спор микроспоридий. Поскольку нерест у *Hippoglossoides dubius* также проходит в мае, на глубинах 40-100 м (Иванков и др., 1972; Иванкова, 1988), созревание спор *Ceratomyxa rara*, *Leptotheca amatea* и *Alataspora longialata* приурочено к нересту палтусовидной камбалы. Второй период массового заражения – с середины сентября до начала ноября, когда зараженность достигает 68%. В этом случае спорообразование приурочено ко времени формирования скоплений рыб перед зимовкой (Новиков и др., 2002).

Сезонные изменения зараженности рыб микроспоридиями вызваны, главным образом, изменением внешних условий, воздействующих на биологию хозяев. Жизненный цикл микроспоридий в желчном пузыре (от появления начальной стадий плазмодия до появления зрелых спор) у палтусовидной камбалы длится около 1.5-2 месяцев, хотя у каждого вида существует свой определенный срок созревания спор.

Массовое заражение спорами *Ceratomyxa rara*, *Leptotheca amatea* и *Alataspora longialata* отмечается с начала апреля до июня, а в июле-сентябре зараженность резко уменьшается. С начала сентября вновь наблюдается повышение зараженности, продолжающееся до ноября, а единичные инвазионные споры *Ceratomyxa rara* мы отмечали в начале декаб-

ря. Осенью, при более низких температурах воды, развитие спор происходит медленнее, что подтверждается рядом авторов (Bond, 1939; Донец, 1982 и др.).

Таблица 12

Заражение миксоспоридиями остроголовой камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования						
		1	10	11	12	15	16	22
<i>Cleisthenes herzensteini</i> вскрыто 74	<i>Всего иссл. рыб</i>	9	2	1	8	41	8	13
	<i>Ceratomyxa auerbachii</i>	-	-		3	25	3	2
	<i>Ceratomyxa elongata</i>	1	-		-	-	-	5
	<i>Ceratomyxa platicthytis</i>	-	-	1	-	-	-	-
	<i>Ceratomyxa rara</i>	-	-		5	-	-	5
	<i>Alatospora longialata</i>	2	-		-	-	-	1
	<i>Alatospora yokohamae</i>	1	-		-	--	-	-
	<i>Leptothecha amatea</i>	3	3		-	3	-	1
	<i>Palliatius binus</i>	4	-		-	-	-	-
	<i>Myxidium japonicum</i>	-	2		-	2	-	2

Зависимость продолжительности развития спор от внешних условий проявляется и в межгодовой динамике зараженности, как и в случае с остроголовой камбалой. В годы с разным температурным режимом воды заражение палтусовидной камбалы происходило в разные сроки (рис. 121).

В 1986 г. с холодным летом первое заражение имело место в начале мая, а созревание спор *Ceratomyxa rara*, *Leptothecha amatea* и *Myxidium japonicum* – в середине июня. В 1988 г., когда наблюдалось повышение температуры воды в заливе Петра Великого (Надточий и Зуенко, 2000; Вдовин и Швыдкий, 2000), начало заражения миксоспоридиями *Ceratomyxa rara* отмечали в начале апреля, а конец заражения – в конце мая. В 1996 г. отмечена самая низкая температура воды в заливе, соответственно, массовое созревание этих спор происходило только в конце июня. В 1997 г. отмечено теплое лето, и зрелые споры миксоспоридий *Ceratomyxa rara* и *Leptothecha amatea* появились уже в середине мая. По устному сообщению З.Г. Иванковой, нерест у палтусовидной камбалы в 1996 г. несколько запоздал в связи с пониженными температурами воды в заливе Петра Великого.

Таблица 13

Заражение миксоспоридиями южной палтусовидной камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования						
		1	4	7	8	12	15	22
<i>Hippoglossoides dubius</i> вскрыто 70	Всего иссл. рыб	1	6	6	4	17	27	9
	<i>Ceratomyxa auerbachii</i>	-	-	3	1	6	11	3
	<i>Ceratomyxa rara</i>	-	-	-	3	10	20	4
	<i>Ceratomyxa volubilis</i>	-	-	-	-	-	4	1
	<i>Ceratomyxa</i> sp. 1	1	-	-	-	-	-	-
	<i>Alataspora longialata</i>	1	-	-	-	6	10	7
	<i>Leptotheca amatea</i>	-	-	-	-	4	10	4
	<i>Palliatius binus</i>	1	-	-	-	-	-	-
	<i>Pseudoalataspora originalis</i>	-	-	-	-	2	-	-
	<i>Davisia longifilus</i>	-	-	-	-	3	-	2
	<i>Schulmania quadrilobata</i>	-	-	-	-	3	-	3
	<i>Myxidium japonicum</i>	-	-	-	-	2	2	-
	<i>Bipteria</i> sp.	-	-	-	-	-	-	1

Видовой состав миксоспоридий различался по районам исследования, по глубинам и по сезонам. Наиболее обычными и часто встречающимися видами являлись *Ceratomyxa auerbachii*, *C. rara*, *Leptotheca amatea*. Эти виды зарегистрированы на глубинах 40-80 м (Aseeva, 1998). В меньших количествах встречались *Ceratomyxa volubilis* и *Alataspora longialata*, в основном на глубинах 50-100 м. Споры *Myxidium japonicum* и *Bipteria* sp. встречались в единичных случаях на глубинах до 40 метров.

Hippoglossoides robustus Gill et Townsend – северная палтусовидная камбала. Арктическо-бореальный вид. Распространен в Восточно-Сибирском и Чукотском морях, Беринговом проливе, Беринговом и Охотском морях, в Тихом океане (вдоль Камчатки, Курил и Сахалина), в Татарском проливе, возле севера Хоккайдо. Обитает на глубинах от 2 до 425 м (Парин и др., 2014). Нерест в конце весны-летом. Питается беспозвоночными и рыбой (Линдберг и Федоров, 1997).

У этой рыбы у берегов Японии отмечено 3 вида паразитов – *Myxidium oshroense*, *Ceratomyxa protopsettae* и *C. tenuis* (Fujita, 1923).

Hippoglossoides elassodon Jordan et Gilbert – узкозубая палтусовидная камбала. Распространена в Охотском и Беринговом морях. Редко встречается в Татарском проливе. Обитает на шельфе и материковом склоне, на глубинах от 6 до 1050 м (в основном 80-350 м). Нерестится в первой поло-

вине года (в разных частях ареала с февраля по июнь). Питается бентосом, планктоном и рыбой (Линдберг и Федоров, 1997).

У этой рыбы, пойманной в Татарском пр., С.Е. Фролова (2011б) обнаружена 4 вида миксоспоридий – *Myxidium japonicum*, *Ceratomyxa platichthyis*, *C. porrecta*, *C. elongata*.

Acanthopsetta nadeshnyi Schmidt – камбала Надежного. Вид широко распространен в водах Японского моря, где вместе с малоротой камбалой образует плотные скопления. Летом мигрирует к берегам, на глубины 40-100 м, но значительное количество камбал остается на глубине до 900 м (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987). Массовый нерест камбалы Надежного, по данным Иванковой (1988), проходит в июне. Питается беспозвоночными (в основном планктонными) и в небольшой степени рыбами (Пушина и др., 2012).

Обследовано 10 экз. камбалы Надежного размером 11-29 см (табл. 14). В желчных пузырях у рыб обнаружены споры и плазмодии 7 видов миксоспоридий. Наиболее массовыми были споры *Ceratomyxa rara*, *C. marine*, *C. auerbachii*, *Leptothecha amatea*, в единичных случаях отмечались споры *Myxidium japonicum*, *Palliatius japonicus* и *Alataspora longialata*. Последний вид был зарегистрированы у камбал на глубинах 40-100 м, *Palliatius japonicus* и *C. marine* – на глубине 150 м, *Leptothecha amatea* – на глубинах 45-60 м, *Myxidium japonicum* – на глубинах 40-80 м.

Массовое образование спор миксоспоридий *Ceratomyxa rara* и *Leptothecha amatea*, *C. marine*, *C. auerbachii* у камбал отмечено в июне-июле, что совпадает с их летней миграцией на мелководье (Новиков и др., 2002).

Таблица 14

Заражение миксоспоридиями камбалы Надежного по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования		
		1	12	15
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i> вскрыто 10	<i>Всего иссл. рыб</i>	5	1	4
	<i>Myxidium japonicum</i>	1	-	-
	<i>Ceratomyxa auerbachii</i>	-	1	3
	<i>Ceratomyxa rara</i>	2	-	1
	<i>Ceratomyxa marine</i>	2	-	-
	<i>Leptothecha amatea</i>	-	-	3
	<i>Alataspora longialata</i>	1	-	-
	<i>Palliatius japonicus</i>	-	1	-

Limanda aspera Pallas – желтоперая камбала. В Японском море этот вид образует большие скопления в заливе Петра Великого и в Татарском проливе. Встречается на глубинах от 5-10 до 180-250 м, в зависимости от времени года. Летом мигрирует на мелководья, зимой опускается на глубину (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Иванкова, 2000). По данным Иванковой

(1988), нерест желтоперой камбалы начинается в конце мая и заканчивается в конце июля, массовый нерест отмечен в июне. Питается преимущественно бентосом (Пущина и др., 2012).

Обследовано 90 экз. желтоперой камбалы размером 11-35 см (табл. 15). В желчных пузырях рыб обнаружены споры и плазмодии 7 видов микоспориций, и один вид найден в мочевом пузыре. Наиболее массово встречались споры *Ceratomyxa durusa*, *C. protopsettae*, *C. aspera*, реже регистрировались споры *Alataspora tenialata*, *Myxidium japonicum* и *Parvicapsula unicornus*. В единичных случаях отмечались споры микоспориций *Leptotheca ovale*. В весенне-летний период желтоперая камбала была заражена микоспорициями *Ceratomyxa durusa*, *C. protopsettae*, *C. aspera* на 85%. Первые плазмодии этих микоспориций у камбал зарегистрированы в апреле, зрелые споры – в июле, массовый выход спор наблюдался в июне, что совпадало с периодом нереста этих рыб. Осенний период массовой зараженности желтоперой камбалы микоспорициями наблюдается перед уходом ее на глубины в сентябре-октябре. Зараженность при этом достигает 50%.

Как и для некоторых других видов камбал, у этой рыбы наблюдался сдвиг спорообразования на более ранние или более поздние сроки, в зависимости от температурного режима каждого конкретного года. В 1988 г. начало заражения отмечено в апреле, а в конце мая произошло массовое созревание спор *Ceratomyxa durusa* и *C. protopsettae*, тогда как в 1987 г. созревание спор наблюдалось только в конце июня. В 1996 г. массовое созревание этих спор отмечено в конце мая, а в 1997-1998 гг. спорообразование сместилось на более поздние сроки.

Фуджита (Fujita, 1923) у берегов Японии регистрировал у желтоперой камбалы пять видов микоспориций: *Myxidium oshroense*, *Leptotheca limandae*, *Ceratomyxa platichthyis*, *C. tenuis*, *C. furcata*.

Таблица 15

Заражение микоспорициями желтоперой камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования									
		1	4	8	10	11	12	15	16	20	22
<i>Limanda aspera</i> вскрыто 97	Всего иссл. рыб	2	5	5	1	7	15	35	14	1	12
	<i>Ceratomyxa aspera</i>	-	-	3	-		8	4	5	3	4
	<i>Ceratomyxa durusa</i>	-	-	-	-		6	-	-	4	4
	<i>Ceratomyxa volubilis</i>	1	-	-	-		6	12	-	-	-
	<i>Ceratomyxa platichthyis</i>					7					

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования									
		1	4	8	10	11	12	15	16	20	22
	<i>Ceratomyxa protopsettae</i>	1	-	-	-		-	14	5	-	5
	<i>Alatospora tenialata</i>	-	-	-	-		6	-	-	5	-
	<i>Leptotheca ovale</i>	-	-	2	-		-	-	-	4	-
	<i>Myxidium japonicum</i>	1	-	-	-		-	4	1	-	-
	<i>Parvicapsula unicornus</i>	-	-	-	-		2	6	4	-	

Limanda punctatissima (Steindachner) – длиннорылая камбала. В Японском море длиннорылая камбала образует большие скопления в заливе Петра Великого и в Татарском проливе. Летом находится в прибрежной полосе на глубинах от 5-10 до 30 м, в сентябре уходит на глубину 60-70 м (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971; Гапека и др., 2003). По данным Иванковой (1988), на нерест проходит на мелководье в июне-июле. Явно выраженный бентофаг (Пущина и др., 2012).

Обследовано 43 экз. длиннорылой камбалы размером 18-37 см (табл. 16). В желчных пузырях рыб обнаружены споры и плазмодии 6 видов микроспоридий и один вид найден в мочевом пузыре. Наиболее массово встречались споры *Ceratomyxa auerbachii*, *C. platichthys*, *Leptotheca amatea*, реже – споры *Myxidium japonicum* и *Parvicapsula unicornus*. В единичных случаях отмечались споры микроспоридий *Ceratomyxa hokarari*.

В весенний период зараженность длиннорылой камбалы микроспоридиями достигала 75%. Процесс спорообразования длится с апреля по июль. Массовый выход спор *Ceratomyxa auerbachii*, *C. platichthys*, и *Leptotheca amatea* отмечен в середине июня, что совпадает с периодом нереста длиннорылой камбалы.

В осенний период зараженность составила 40%. При этом уменьшение зараженности камбал микроспоридиями наблюдалось как в процентном отношении, так и по видовому составу микроспоридий (осенью отмечались только споры *Myxidium japonicum* и *Leptotheca amatea*). Как и у других видов камбал, у длиннорылой в 1987 г. отмечено удлинение срока спорообразования (на 2 недели), а в 1988 и 1996 гг. срок созревания спор *Ceratomyxa auerbachii* и *C. platichthys* наступил на 10 дней раньше.

Фуджита (Fujita, 1923) у длиннорылой камбалы отмечает *Ceratomyxa platichthyitis* и *Leptotheca limandae* (о. Хоккайдо).

Таблица 16

Заражение миксоспоридиями длиннорылой камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования						
		11	12	13	15	16	20	22
<i>Limanda punctatis-sima</i> вскрыто 44	Всего иссл. рыб	1	9	2	24	4	1	3
	<i>Ceratomyxa auerbachii</i>	-	2	1	3	1	-	2
	<i>Ceratomyxa platicthys</i>	1	6	-	1	-	-	-
	<i>Ceratomyxa hokarari</i>	-	1	--	-	-	-	-
	<i>Leptotheca amatea</i>	-	2	-	3	-	-	2
	<i>Myxidium japonicum</i>	-	1	-	-	-	-	-
	<i>Parvicapsula unicornus</i>	-	-	1	-	-	-	2

Pleuronectes pinnifasciatus Кнер – полосатая камбала. Эндемик Японского моря и прилегающих вод. В Приморье встречается повсеместно. На север доходит до Татарского пролива, Амурского лимана и южной части Охотского моря. Известна у северных берегов Хоккайдо.

Холодолобивый эвригалинный вид. Встречается в устьях рек. Летом держится на глубине 3-8 м, на зиму уходит в центральные части бухт и заливов. Нерестится в январе-марте на глубинах 5-8 м при температуре воды от -1,8 до +2,1° С (Новиков и др., 2002). Питается бентосом (Пушина и др., 2012).

От этой рыбы известен только 1 вид – *Ceratomyxa platicthytis* из прибрежных вод Хоккайдо (Fujita, 1923) и из залива Петра Великого (Догель, 1948).

Pseudopleuronectes herzensteini (Jordan et Snyder) – желтополосая камбала. Распространена в Японском море. Наиболее крупные скопления образует в заливе Петра Великого. В летний период держится на глубине 10-40 м, молодь встречается у уреза воды (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987). По данным З.Г. Иванковой (1988, 2004а), массовый нерест желтополосой камбалы проходит в июне. Бентофаг (Пушина и др., 2012).

Обследовано 62 экз. желтополосой камбалы размером 12-41 см (табл. 17). В желчном пузыре обнаружены споры и плазмодии 6 видов миксоспоридий, и два вида найдены в мочевом пузыре. Наиболее массово встречались споры *Ceratomyxa aspera*, *C. durusa*, *C. platicthytis*, *Leptotheca amatea*, *Alataspora tenialata*, *Myxidium oshroense* и *Parvicapsula unicornus*. В еди-

ничных случаях отмечались споры миксоспоридий *Ceratomyxa polymorpha* и *Zschokkella* sp.

В весенне-летний период заражение желтополосой камбалы слизистыми споровиками достигало 78%. Массовое созревание спор миксоспоридий *Ceratomyxa aspera*, *C. durusa*, *C. platicthytis*, *Leptotheca amatea*, *Alatospora tenialata*, *Myxidium oshroense* и *Parvicapsula unicornus* отмечалось (в зависимости от температуры воды каждого конкретного года) в конце мая-июне. Этот период совпадает с нерестом желтополосой камбалы. В осенний период зараженность достигала 56%.

Миксоспоридии хорошо адаптированы к паразитическому образу жизни. В частности, они выработали приспособления в жизненном цикле к первичным (сезонные изменения среды) и вторичным (сезонные изменения биологии хозяина) периодически действующим факторам. Поэтому летнее спорообразование миксоспоридий, паразитирующих на желтополосой камбале, приурочено к периоду нереста этого вида, а осеннее – к залеганию камбал в ямы на зимовку. У молоди (выловленной на глубине 1-5 м) зарегистрированы споры и плазмодии *Ceratomyxa platicthytis* и *Leptotheca amatea*, а у рыб средних размеров отмечается 1-2 вида миксоспоридий родов *Ceratomyxa* и *Leptotheca*, очень редко *Myxidium oshroense* и *Zschokkella* sp., которые являются несвойственным для камбал видами.

На севере Приморья, в отличие от залива Петра Великого, процент заражения желтополосой камбалы миксоспоридиями гораздо ниже, причем отмечено всего 3 вида миксоспоридий. Это можно объяснить тем, что на севере этот вид камбал малочисленен.

У берегов о. Хоккайдо у этой рыбы выявлены *Ceratomyxa japonica* и *C. limandae* (Fujita, 1923).

Таблица 17

Заражение миксоспоридиями желтополосой камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования									
		1	8	10	12	13	15	16	20	22	
<i>Limanda herzensteini</i> вскрыто 62	Всего иссл. рыб	2	2	2	11	2	20	9	3	11	
	<i>Ceratomyxa aspera</i>	-	-	2	4	-	7	3	3	4	
	<i>Ceratomyxa durusa</i>	-	-	-	5	-	10	-	4	4	
	<i>Ceratomyxa platicthytis</i>	-	-	-	4	-	7	2	-	-	
	<i>Ceratomyxa polymorpha</i>	-	-	-	1	-	-	5	-	5	
	<i>Alatospora tenialata</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	
	<i>Leptotheca amatea</i>	-	-	2	4	-	9	-	5	-	

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования								
		1	8	10	12	13	15	16	20	22
	<i>Myxidium oshroense</i>	-	-	-	2	-	-	-	-	-
	<i>Parvicapsula unicornus</i>	-	-	-	2	-	4	-	-	-
	<i>Zschokkella</i> sp.	-	1	-	-	-	-	-	-	-

Pseudopleuronectes yokohamae (Gunther) – японская камбала. Распространена в Японском море и в прилегающих районах. Зимует на глубинах 180-600 м. Одной из первых появляется на мелководье, где проводит весь теплый период (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987). По данным Иванковой (1988), массовый нерест японской камбалы отмечен в апреле-мае. Питается в основном полихетами (Пушина и др., 2012).

Обследовано 126 экз. японской камбалы размером 10-45 см. Обнаружено 8 видов миксоспоридий (табл. 18).

У японской камбалы в весене-летний период зараженность микоспоридиями достигает 100%. Начало процесса спорообразования отмечено в разные годы в период с марта до конца июня.

Массовый выход спор *Ceratomyxa costata*, *C. platicthytis*, *Leptothea amatea* обычно происходит в мае. Период созревания спор в зависимости от температуры воды каждый год колеблется (рис. 122). В осенний период массовая зараженность камбал микоспоридиями наблюдается с начала сентября, достигая максимума (75%) в октябре.

Споры *C. platicthytis* и *Myxidium japonicum* зарегистрированы у рыб с длиной до 22 см, а у рыб длиной 22-40 см чаще встречаются *C. costata*, реже – *C. platicthytis*, *Leptothea amatea*, единично – *Myxidium japonicum*, *Parvicapsula unicornis* и *Ceratomyxa recta*.

Фуджита (Fujita, 1923) у японской камбалы отмечает *Leptothea inaequalis* и *C. japonica* (около о. Хоккайдо).

Таблица 18
Заражение микоспоридиями японской камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования								
		2	10	12	13	15	16	20	22	23
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i> вскрыто 126	Всего иссл. рыб	3	13	9	2	51	18	8	17	5
	<i>Ceratomyxa costata</i>	-	-	6	-	38	-	-	9	-
	<i>Ceratomyxa platicthytis</i>	-	-	3	-	12	2	-	4	4
	<i>Ceratomyxa recta</i>	-	-	3	-	12	2	4	-	-
	<i>Ceratomyxa</i> sp. 4	-	-	-	-	-	-	1	-	-
	<i>Leptothea amatea</i>	-	4	-	-	22	-	-	-	5
	<i>Myxidium japonicum</i>	2	-	2	-	11	9	5	-	-

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования									
		2	10	12	13	15	16	20	22	23	
	<i>Parvicapsula unicornus</i>	-	2	-	-	-	5	-	5	-	
	<i>Alatospora tenialata</i>	-	-	3	-	2	-	-	-	-	

Platichthys stellatus Pallas – звездчатая камбала. В Японском море звездчатая камбала распространена вдоль обоих побережий на север до пролива Невельского. Держится на глубинах до 50 м в течение года, а летом близко подходит к берегам и проникает в предустьевые районы рек. Нерест может проходить в мае (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971; Иванков и др., 1972). В районе доминируют бентосные беспозвоночные (Пушина и др., 2012).

Обследовано 66 экз. звездчатой камбалы размером 13-34 см (табл. 19).

Таблица 19

Заражение микоспоридиями звездчатой камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования									
		2	11	12	13	15	16	17	20	22	
<i>Platichthys stellatus</i> вскрыто 67	Всего иссл. рыб	14	1	12	2	15	7	4	9	3	
	<i>Ceratomyxa platichthyis</i>	5	1	3	-	12	5	-	4	-	
	<i>Certomyxa sympetala</i>	-	-	4	-	10	1	-	-	-	
	<i>Leptothecha amatea</i>	-	-	-	-	-	4	-	-	-	
	<i>Myxidium oshroense</i>	2	-	-	2	11	-	-	--	2	
	<i>Parvicapsula unicornis</i>	-	-	2	-	-	-	4	-	-	

В желчных пузырях рыб обнаружены споры и плазмодии 4 видов микоспоридий, и один вид найден в мочевом пузыре. Наиболее массово встречались споры *Ceratomyxa platichthyis*, *C. sympetala*, *Leptothecha amatea*, реже регистрировались споры *Myxidium oshroense*, *Parvicapsula unicornus*.

Звездчатая камбала в весенний период заражена микоспоридиями до 100%. Начало заражения отмечалось в начале марта, массовое созревание микоспоридий *Ceratomyxa platichthyis*, *C. sympetala*, *Leptothecha amatea* – в начале июня, что совпадает с периодом нереста рыб. В осенний период плазмодии начальной стадии наблюдались в начале августа, перед залеганием камбал в ямы на зимовку (Новиков и др., 2002).

Фуджита (Fujita, 1923) обнаружил у звездчатой камбалы *Ceratomyxa platichthys*, позже Догель (1948), работая в районе острова Путятин, описал вегетативные стадии этого вида.

Glyptocephalus stelleri Schmidt – малоротая камбала. Этот вид встречается преимущественно в северной половине Японского моря. Малоротая

камбала совершает сезонные миграции из района зимовки (150-250 м) к берегам, и теплое время проводит на глубинах до 100 м (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971; Иванкова, 2000). По данным Иванковой (1988, 2004б), массовый нерест отмечен в июне-июле. Питается бентосом – в основном полихетами и амфиподами (Пушина и др., 2012).

Обследовано 84 экз. малоротой камбалы размером 14-42 см (табл. 20). В желчном пузыре у камбал обнаружены споры и плазмодии 11 видов микроспоридий и один вид найден в мочевом пузыре. Наиболее массово встречались споры *Ceratomyxa auerbachii*, *C. rara*, *Leptotheca amatea*, *Alataspora longialata*, реже – споры *C. volubilis*, *Myxidium oshroense*, *Schulmania quadriolobata*. В единичных случаях отмечались споры *C. hokarari*, *Alataspora adelia*, *Pseudoalataspora originalis* и *Bipteria* sp.

Массовая зараженность микроспоридиями малоротой камбалы, как и остальных видов камбал, наблюдается в весенне-летний и осенний периоды. Начало спорообразования отмечено в начале мая, окончание – во второй половине июля, массовый выход спор *Ceratomyxa auerbachii*, *C. rara*, *Leptotheca amatea*, *Alataspora longialata* наблюдается в июне.

Осенний пик заражения начинается в конце сентября-начале ноября и заканчивается, по всей видимости, в январе-феврале (вскрытый зимой не проводили). У молоди малоротой камбалы чаще всего отмечали плазмодии *Ceratomyxa auerbachii* и *Leptotheca amatea*, а рыба крупных размеров была заражена *Ceratomyxa rara*, которая находилась в желчном пузыре в больших количествах, иногда вызывая гнойные воспаления. Наряду с этими видами в виде смешанных инвазий встречаются, хотя и в меньших количествах, *Ceratomyxa auerbachii*, *Myxidium oshroense*, *Leptotheca amatea*. Эти виды регистрируются только у особей средних размеров, отсутствуют на севере Приморья.

В Татарском проливе на глубинах более 100 метров у всех исследованных рыб в желчном пузыре обнаружены споры *Alataspora longialata* и зарегистрированы единичные споры *A. adelia* и *Bipteria* sp.

Для этой камбалы указываются еще найденные у берегов Японии *Ceratomyxa japonica*, *C. protopsettae* и *C. microcapsularis* (Fujita, 1923).

Таблица 20

Заражение микроспоридиями малоротой камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования					
		1	8	12	15	16	22
<i>Limanda punctatis-sima</i> вскрыто 84	Всего иссл. рыб	5	2	15	39	4	19
	<i>Ceratomyxa auerbachii</i>	-	-	4	22	3	5
	<i>Ceratomyxa rara</i>	6		7	15	-	1

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования					
		1	8	12	15	16	22
	<i>Ceratomyxa volubilis</i>	-	-	-	1	-	-
	<i>Ceratomyxa hokarari</i>	-	-	-	-	-	1
	<i>Leptotheca amatea</i>	-	-	3	-	-	2
	<i>Alatospora longialata</i>	2	-	9	-	-	8
	<i>Alatospora adelia</i>	2	-	-	-	-	-
	<i>Muxidium oshroense</i>		-	2	2	-	-
	<i>Pseudoalato spora originalis</i>	-	-	-	-		1
	<i>Schulmania quadriolobata</i>	-	-	1	-	-	2
	<i>Bipteria sp.</i>	1	-	-	-	-	-

Liopsetta obscura Herzenstein – темная камбала. Распространена по всему побережью Приморья до Татарского пролива. Совершает сезонные миграции, летом находится на мелководье, иногда заходит в предустьевые районы, зимой уходит на небольшие глубины (до 30 м). Нерест проходит с мая по август (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987).

Обследовано 37 экз. темной камбалы размером 12-34 см (табл. 21). В желчных пузырях рыб обнаружены споры и плазмодии 6 видов микоспоридий и один вид найден в мочевом пузыре. Наиболее массово встречались споры *Ceratomyxa platichthyis*, *C. costata*, *Leptotheca amatea*, реже – споры *Muxidium japonicum*, *Parvicapsula unicornus*. В единичных случаях отмечались споры микоспоридий *Ceratomyxa amorpha*.

Таблица 21

Заражение микоспоридиями темной камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования					
		12	13	15	16	20	22
<i>Liopsetta obscura</i> вскрыто 37	Всего иссл. рыб	9	2	18	4	1	3
	<i>Muxoproteus inexpectatus</i>	-	-	-	-	-	+
	<i>Ceratomyxa amorpha</i>	-	-	-	-	-	1

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования					
		12	13	15	16	20	22
	<i>Ceratomyxa costata</i>			3	3		5
	<i>Ceratomyxa platicthytis</i>	6		4	1	-	-
	<i>Ceratomyxa</i> sp. 4	-	--	-	-	1	-
	<i>Leptotheca amatea</i>	1	-	1	-	-	1
	<i>Myxidium japonicum</i>	1	-	2	-	-	-
	<i>Parvicapsula unicornis</i>	-	1	15	-	-	2

В весенне-летний период зараженность камбал миксоспоридиями достигает 80%. Начало спорообразования отмечено в марте, зрелые споры *Ceratomyxa platicthytis*, *C. costata*, *Leptotheca amatea* найдены в июне, а выход спор приурочен к нересту, который растянут у этого вида камбал (Иванкова, 1988). У рыб размером 12-14 см отмечены плазмодии и споры *Ceratomyxa platicthytis*, у рыб средних размеров – споры и плазмодии *C. platicthytis*, *C. costata* и *Leptotheca amatea*. Особи крупных размеров в 4 случаях не были заражены, а в остальных случаях у этих рыб в небольших количествах регистрировались споры *C. costata*, *L. amatea*, в одном случае – *Myxidium japonicum* и *Ceratomyxa* sp 4.

Lepidopsetta mochigarei (Snyder) – южная белобрюхая камбала. Обитает в водах Приморья на всем протяжении от залива Посъета до Татарского пролива. Летом держится на глубине 20-50 м, зимой опускаются на большие глубины. Нерест в конце зимы-весной (Фадеев, 1987).

Обследован 21 экз. размером 18-31 см (табл. 22). Наиболее массово встречались споры *Ceratomyxa sympetala*, *Alataspora bialata*, реже – споры *Myxidium japonicum*, *Parvicapsula unicornus*. В единичных случаях отмечались споры миксоспоридий *Ceratomyxa amorphia* и *Leptotheca* sp.

Массовая зараженность белобрюхой камбалы миксоспоридиями отмечается в марте-апреле, а массовое созревание спор *Ceratomyxa sympetala*, *Alataspora bialata* – в начале июня, что совпадает с периодом ее нереста.

Таблица 22

Заражение миксоспоридиями белобрюхой камбалы по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования			
		1	8	15	22
<i>Lepidopsetta mochigarei</i> вскрыто 21	Всего иссл. рыб	5	1	8	7
	<i>Leptotheca</i> sp.	-	1	-	-
	<i>Ceratomyxa sympetala</i>		-	2	3

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования			
		1	8	15	22
	<i>Ceratomyxa amorpha</i>	-	-	2	2
	<i>Alatospora bialata</i>	1		1	-
	<i>Myxidium japonicum</i>	-	-	1	1
	<i>Parvicapsula unicornus</i>	-	-	1	1

Помимо указанных видов у берегов Японии от этой у этой рыбы были найдены *Ceratomyxa robusta*, *C. dispar*, *Leptothecha inaequalis* (Fujita, 1923).

Eopsetta grigorjewi (Herzenstein) – камбала Григорьева. Распространена в Восточно-Китайском (до Тайваня) и на юге Японского морей, у берегов Хоккайдо и Южных Курил.

Молодь предпочитает прибрежные бухты и заливы, взрослые обитают на шельфе и материковом склоне от на глубинах 6-80 до 1300 м. Нерест на юге Японского моря в январе-марте, у берегов Хоккайдо – в мае-июне (Новиков и др., 2002).

У этой камбалы Fujita (1923) у берегов Хоккайдо обнаружил *Myxidium crassum*, а около Хонсю – *Ceratomyxa japonica*.

Clidoderma asperrimum (Temminck et Schlegel) – бородавчатая камбала. Тихоокеанский эндемик. Ареал включает Желтое, Охотское, Берингово моря, тихоокеанское побережье Японских и Курильских островов, в зал. Аляска и у американских берегов до Британской Колумбии.

Обитает на глубинах от 20 до 2000 м. Молодь живет на мелководьях, а взрослые рыбы не покидают материкового склона (от 200 м и глубже) в течение всего года. В диете преобладают полихеты, мелкие моллюски, донные ракообразные. Нерест в зимне-весенний период (Новиков и др., 2002).

У этой камбалы у берегов Японии отмечено 2 вида миксоспоридий – *Leptothecha inaequalis* и *Ceratomyxa dispar* (Fujita, 1923).

Atheresthes evermanni Jordan et Starks – азиатский стрелозубый палтус. Широко распространен в северной части Тихого океана от берегов Хоккайдо и Сахалина до Берингова моря и западных районов залива Аляска. В Приморье единично встречается в северных районах.

Обитает на шельфе (в основном молодь) и материковом склоне на глубинах от 20 до 1200 м при температуре придонных вод от -0.3 до +10° С. Питается рыбой, кальмарами, креветками. Нерест с октября по апрель на глубине от 120 до 800 м при температуре воды от 2.2 до 4.1° С (Новиков и др., 2002).

У этой рыбы возле берегов Японии зарегистрированы *Ceratomyxa robusta* и *Myxidium microcapulare* (Fujita, 1923).

Tanakius kitaharae (Jordan et Starks) – танакия. Обитает на глубинах от 100 до 200 м от юга о. Хоккайдо на севере, далее на юг вдоль обоих побережий Японских островов, востока Кореи, центрального и южного Китая, запада Тайваня и Тонкинского залива Вьетнама. Питается зообентосом, предпочитая полихет и ракообразных (Cooper & Chapleau, 1998).

В Японском море у этой рыбы найдена только *Ceratomyxa tenuis* (Fujita, 1923).

Verasper variegatus (Temminck et Schlegel) – пятнистый вераспер. Низкобореальный субтропический приазиатский вид. Встречается в Желтом, Восточно-Китайском и Японском (на юге) морях. Летом проникает в зал. Петра Великого, вдоль островов изредка доходит до юго-западного Сахалина.

Обитает в прибрежной зоне от уреза воды до глубины 80 м. Переносит широкие колебания солености. Питается рыбой и крупным бентосом. Нерест в зимний период (Новиков и др., 2002).

От этой рыбы, пойманной в водах о. Хонсю, описана миксоспоридия *Ceratomyxa toitae* (Fujita, 1923).

Помимо перечисленных видов камбал нами был вскрыт еще 1 экз. желтобрюхой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus*, но у нее миксоспоридий не было найдено.

Семейство Tetraodontidae Bonaparte – Иглобрюховые

Обследовано 4 вида из этого семейства рыб. Найдено 4 вида паразитов.

Takifugu xanthopterus (Temminck et Schlegel) – желтоперая собакарыба. Субтропический вид. Обычен у берегов Японии (исключая воды о. Хоккайдо и самых северных участков восточного Хонсю), Китая и Кореи. Известен в Южно-Китайском, Желтом, Восточно-Китайском и Японском морях (в водах Приморья от Хасанского р-на до устья р. Самарга) (Новиков и др., 2002). Морской прибрежный вид. Может заходить в эстуарии рек. Нерест в апреле-мае (Рыбы в заповедниках России, 2013).

Обследован 1 экз. собаки-рыбы размером 21 см из пролива Старка, с глубины 25 м. В мочевом пузыре обнаружены споры *Sinuolinea triangulata*.

Takafugu rubripes (Temminck et Schlegel) – бурая собака-рыба. Низкобореальный субтропический приазиатский вид, обитающий в морских и солоноватых водах северо-западной части Тихого океана. Распространен на юге Охотского моря (северное побережье острова Хоккайдо), в западных акваториях Японского (вдоль материкового побережья от Пусана до залива Ольга; вдоль островного от юго-западного побережья острова Хонсю до юго-западного Сахалина), Желтого и Восточно-Китайского морей, по тихоокеанскому побережью Японии от Вулканического залива до острова Кюсю. В российских водах Японского моря, куда заходит севернее залива Петра Великого и до Южного Сахалина, обычен в летний период. Донная немигрирующая рыба, встречающаяся на глубинах до 100 м. Взрослые рыбы держатся в бухтах, иногда проникая в солоноватые воды.

Нерестятся с марта по май, откладывая икру на камнях на глубине около 20 м. Мальки часто встречаются в эстуариях рек. По мере роста удаляются от побережий (Соколовский и др., 2007).

Нами вскрыто 4 экз. рыб этого вида из пр. Старка, но паразитов мы не обнаружили. В.А. Догель (1948) в одной из двух обследованных рыб, выловленных в бух. Андреева, зарегистрировал микоспоридий *Ceratomyxa diloba*.

Takafugu porhyreus (Temminck et Schlegel) – северная собака-рыба. Низкобореальный приазиатский вид. Распространен в Охотском (северное побережье о. Хоккайдо) Японском (вдоль материкового побережья от Пусана до Татарского пролива, по островному – от зал. Вакаса, о. Хонсю, до юго-западного Сахалина), Желтом и Восточно-Китайском морях, а также по тихоокеанскому побережью Японии от о. Кюсю до зал. Ватара (о. Хонсю). (Линдберг и др., 1997). В прибрежных водах держится небольшими стайками. Встречается при температуре воды от 9° и выше (наиболее часто – при температуре 16-17° С (Великанов и Стоминюк, 2006).

Нами эта (как и следующая рыба) не обследовалась. С.С. Шульман (1966) описал от данного вида из зал. Посьет два вида микоспоридий – *Sinuolinea triangulata* и *Ceratomyxa obtusa*.

Takifugu pardalis (Temminck et Schlegel) – гладкая пятнистая собака-рыба. Низкобореальный субтропический приазиатский вид. Распространен в Японском (материковое побережье – от Пусана до зал. Ольга, островное – от о. Хоккайдо до южной Японии), Желтом, Восточно-Китайском морях, по тихоокеанскому побережью Японии от зал. Утиура (Хоккайдо) до о-вов Рюкю. Прибрежный вид. Предпочитает небольшие заливы и бухты. Нерест весной (Линдберг и др., 1997).

В.А. Догель (1948) указывает для этого вида рыб из района о. Путятин два вида микоспоридий – *Ceratomyxa diloba* (у 7 из 8 вскрытых) и *Sphaerospora sphaerica* (у 1 из 8).

Результаты вскрытий рыб данного семейства представлены в табл. 23.

Таблица 23

Заражение рыб сем. Tetraodontidae по районам вылова

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования		
		11	15	22
<i>Takifugu xanthopterus</i> вскрыта 1	Всего иссл. рыб	-	1	-
	<i>Sinuolinea triangulata</i>	-	1	-
<i>Takifugu rubripes</i> вскрыто 6	Всего иссл. рыб	2	4	-
	<i>Ceratomyxa diloba</i>	1	-	-

Хозяин	Обнаруженные виды	Районы исследования		
		11	15	22
<i>Takifugu pardalis</i> вскрыто 8	Всего иссл. рыб	8	-	-
	<i>Ceratomyxa diloba</i>	7	-	-
	<i>Sphaerospora sphaerica</i>	1	-	-
<i>Takafugu porhyreus</i>	<i>Sinuolinea triangulata</i>	-	-	+
	<i>Ceratomyxa obtusa</i>	-	-	+

Семейство *Gasterosteidae* Bonaparte – Колюшкове

Всего на наличие микоспоридий было обследовано 28 экз. рыб, относящихся к 2 видам.

Pungitius sinensis (Guichenot) – китайская девятииглая колюшка. Солоноватоводный вид, могущий давать пресноводные формы. Распространен как в приустьевых частях рек от Кореи до Амура и Сахалина, так и в пресноводных водоемах (бассейн оз. Ханка, р. Уссури). Питается личинками амфибиотических насекомых и остракодами. Нерестится летом на мелководье среди прибрежной растительности (Никольский, 1956; Новиков и др., 2002).

Нами обследовано 19 экз. девятииглой колюшки: 18 из приустьевой части р. Раздольная и 1 из р. Единка. Обнаружено 3 вида микоспоридий – *Myxobilatus schulmani*, *M. gasterostei* и *Henneguya pungitii*.

Gasterosteus aculeatus Linné – трехиглая колюшка. Широко распространенный в прибрежной части морей и устьях раек Северного полушария вид. Питается донными беспозвоночными. Нерест порционный, с июня по август (Новиков и др., 2002).

Вскрыто 9 экз. этого вида рыб из водоемов юга Приморья. Отмечен только один вид микоспоридий – *Myxobilatus gasterostei* (Ермоленко, 1992).

У представителей семейств *Centrolophidae*, *Bramidae*, *Belonidae*, *Stromateridae* микоспоридий не найдено, возможно, из-за недостаточного числа обследованных рыб.

4.2. Встречаемость микоспоридий у различных рыб

По мнению Ауэрбаха (Auerbach, 1910) микоспоридии проявляют большую склонность к паразитированию на широком круге хозяев и редко встречаются у представителей одного вида рыб. Возможно, в нашем случае относительно большое количество видов (43), встречающихся у одного хозяина (33.5%), может быть связано с тем, что фауна рыб Японского моря отличается большим видовым богатством и недостаточно изучена. Отчас-

ти это объясняется и тем, что в это число включены формы, не идентифицированные до вида (10). Часть из них может относиться к уже известным видам.

Сравнительно редки миксоспоридии, паразитирующие на рыбах одного рода (таковых найдено 12 видов). Этот факт отмечает и С.С. Шульман (1966). Возможно, это также связано с недостаточной изученностью фауны миксоспоридий.

Более распространена встречаемость миксоспоридий у представителей одного семейства – 40 видов или 32.2%. Большое число видов, встречающихся у 2-3 хозяев из не близкородственных семейств, возможно, объясняется случайным заражением. Вместе с тем, можно предположить, что эти миксоспоридии расширяют круг своих хозяев.

Оставшиеся 33 вида известны более чем от представителей одного семейства хозяев.

Наибольшее число видов миксоспоридий из зарегистрированных в Японском море найдено у рыб из сем *Pleuronectidae* – 53 или 41.4% (только 7 из них найдены еще и у представителей других семейств)

По мнению С.С. Шульмана (1966) немаловажную роль при адаптации к своим хозяевам играют особенности места паразитирования миксоспоридий. У морских рыб миксоспоридии чаще всего поражают желчный пузырь, каковой, видимо, и является исходным местом их локализации. У рыб Японского моря в желчном пузыре зарегистрировано 90 видов (70.3% видового состава) миксоспоридий. В мочевом пузыре и почках обнаружено 24 вида (18.8%), оставшиеся 14 – на жабрах, в мозгах, мышцах и тканях прочих внутренних органов. Эти последние в основном отмечены у проходных, полупроходных и солоноватоводных рыб.

ГЛАВА 5

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ МИКСОСПОРИДИЙ

5.1. Особенности жизненных циклов миксоспоридий

О жизненных циклах миксоспоридий, их миграции в организме рыб, облигатности или случайности включения в онтогенез беспозвоночных хозяев и т.п. существует многочисленная и во многом противоречивая литература (Thélohan, 1895; Doflein, 1899; Auerbach, 1910; Успенская, 1978; Шульман и др., 1997; Lom & Dykova, 2006; Okamura et al., 2015 и др.), что во многом связано с тем, что у большинства видов изучены только микспоры у рыб и вегетативные стадии, но не исследованы полностью пути их циркуляции. Доказанным можно считать то, что для этой группы характерна гетерогония, причем бесполое размножение происходит в рыбах, а мейоз, как показано последними исследованиями, вне их, в ряде случаев – в аннелидах или мшанках, которые, таким образом и должны считаться окончательными хозяевами. Относительно того, каким образом происходит заражение рыб, имеется несколько точек зрения (см. ниже).

Так или иначе, доказан факт приуроченности массового спорообразования миксоспоридий у рыб к периодам массового скопления рыб, что значительно повышает шансы на продолжение их жизненного цикла. У полостных миксоспоридий вегетативные стадии имеют небольшие размеры и обладают сравнительно малой продуктивностью спор. Для успешного распространения таких паразитов благоприятно «экономичное» использование спор, для чего периоды созревания их приурочиваются ко времени образования рыбами-хозяевами массовых скоплений (Шульман и др., 1997). Однако в процессе эволюции адаптация вегетативных стадий и спор к попаданию в своего хозяина у разных отрядов и семейств миксоспоридий происходит по-разному. С одной стороны, ряд видов миксоспоридий таких родов как *Sphaeromyxa*, *Myxidium*, *Myxobolus* адаптировались путем увеличения размеров вегетативных стадий, что позволяет образовывать большое количество спор, и вероятность заражения хозяина, таким образом, увеличивается. С другой стороны, *Ceratomyxa*, *Leptotheca*, *Alataspora*, *Palliatius* имеют небольшие вегетативные стадии, продуцирующие мало спор, но с такими особенностями строения, которые увеличивают вероятность их попадания в организм хозяина. В период нереста рыбы заражаются как микроспоридиями с небольшими размерами вегетативных стадий и малой продуктивностью спор, так и миксоспоридиями с большими плазмодиями и значительной продуктивностью спор. Продолжительность и сроки наступления цикла развития миксоспоридий у разных видов могут сильно различаться.

Нам удалось рассмотреть периоды массового созревания спор для 36 видов микоспоридий. Было выявлено, что наиболее интенсивное заражение рыб микоспоридиями происходит в период нереста. 14 видов микоспоридий найдены в рыбах в период нереста последних и изредка в другие месяцы (*Sphaeromyxa elegini* от наваги, *S. japonica* от триглопса Джордана, *S. hellandi* от лисички Гильберта, *S. exneri* от тонкорылой лисички, *M. incurvatum* от малого окуня, *Leptotheca minuta* и *Muxidium rarum* от красного окуня, *Ceratomyxa orientalis* от тихоокеанской сельди и пятнистого коносира, *C. streptospora* от получешуйника Гилберта, *C. acuta* от продолговатого алицихта, *Ceratomyxa sympletala* от темной камбалы, *Muxidium incurvatum* от лисички Томсона, *Leptotheca ovale* от красного окуня). Цикл развития таких микоспоридий длится, как правило, от двух до полутора месяцев, и реализуется на протяжении года один раз. Исключение составляет *Sphaeromyxa elegini* от наваги. Немногочисленные споры *S. elegini* у наваги встречались на протяжении года. 10 видов микоспоридий (*Muxidium theragrae*, *Zschokkella hildae* от трески, *Sphaeromyxa solomoni* от двурогого бычка, *Ceratomyxa auerbachi* и *C. porrecta* от керчака-яока, *Sphaeromyxa japonica* от головастикового бычка, *S. hexagrammi* от восьмилинейного и южного одноперого терпугов) были зарегистрированы в хозяйствах в период их нагула. В этих случаях цикл развития микоспоридий реализуется на протяжении года также один раз. Для 12 видов микоспоридий (*Leptotheca amatea* от остроголовой, палтусовидной, длиннорылой, японской, малоротой, звездчатой камбал, *Ceratomyxa costata* от японской камбалы, *C. rara* от остроголовой, палтусовидной, малоротой и камбалы Надежного, *C. durusa* от желтоперой, длиннорылой, желтополосой камбал, *C. protopsettae* от желтоперой камбалы, *C. aspera* от желтоперой, длиннорылой, желтополосой камбал, *C. auerbachi* от длиннорылой, малоротой, темной камбал, *C. platicthyitis* от длиннорылой, желтополосой, японской камбал, *Alataspora tenialata*, *Muxidium oshroense* и *Parvicapsula unicornus* от длиннорылой камбалы, *C. porrecta* от снежного керчака) характерно спорообразование дважды в год: весной – в начале лета, т.е. перед нерестом, и осенью – во время образования предзимовальных скоплений. В период нереста зараженность камбал микоспоридиями достигает 70-100%, а осенью – 40-70%. Десять видов микоспоридий (*Sphaeromyxa solomoni* от мраморного керчака *Ceratomyxa porrecta* и *C. muxocephala* от нитчатого шлемоносца, *Muxidium theragrae* и *Zschokkella hildae* от минтая, *Ceratomyxa* sp. 3 от волосозуба, *Sphaeromyxa hexagrammi* от трех видов терпугов, *Sphaeromyxa japonica* от головастикового бычка, *Ceratomyxa lianoides* и *Leptotheca stichae* от стихея Григорьева) были обнаружены в хозяйствах в период совместных скоплений молоди и взрослых рыб.

У двух видов пресноводных микоспоридий (*Muxobolus neurobius* и *M. arcticus* – паразитов мозга лососевых) созревание спор приурочено к нересту, а затем к питанию молоди рыб. Мальки симы, мальмы и гольца заражаются микоспоридиями в реках на нерестилищах. Зрелые споры

Myxobolus neurobius и *M. arcticus* встречается у взрослых рыб в момент возвращения их в реки независимо от сроков пребывания их в море. Споры миксоспоридий покидают хозяина только после его гибели и могут пролежать в воде, где происходит их созревание (Коновалов, 1971). У 4 видов пресноводных миксоспоридий – тканевых паразитов (*Myxobolus marinus* от двух видов красноперок, *Myxobolus episquamalis*, *Myxobolus exiguus*, *M. spinacurvaura* от двух видов кефалей) споры наблюдались в течение всего года.

Заметим, что сроки нереста и других периодов сезонных циклов рыб не вполне постоянны и зависят от условий среды, прежде всего, от температуры. При пониженных температурах воды нерест начинается позже, а при повышенных – раньше. Соответственно меняются и сроки спорообразования. В межгодовых колебаниях заражения миксоспоридиями камбал обнаружена прямая корреляция с изменяющимися значениями температуры воды.

Так, в 1986 г., отличавшемся низкими температурами воды весной и в начале лета, первое заражение камбал массовыми видами миксоспоридиями было отмечено в период нереста в начале мая, а массовое созревание спор – лишь в середине июня. В 1988 г., когда отмечалась повышенная температура воды в заливе Петра Великого, начало нереста и заражения (появления плазмодиев) происходило уже в начале апреля, а к началу июня массовое спорообразование завершилось. Самые высокие положительные аномалии температуры воды в заливе отмечены в 1996 г. (Надточий и Зуненко, 1999). В этом году массовое созревание спор происходило в конце мая. На следующий, 1997 г. весна была холодной, и зрелые споры миксоспоридий появились только в середине июня – именно в разгар нереста палтусовидной камбалы, который, по устному сообщению Иванковой, в 1997 г. несколько запоздал. Анализ данных о температурном режиме воды в заливе Петра Великого и динамике нереста камбал в анализируемые годы позволили сделать вывод: в холодный год нерест камбал начался на 2 недели позже, а в относительно теплые годы – на 2 недели раньше. В целом можно отметить, что сроки массового заражения камбал миксоспоридиями приурочены к периоду наиболее активного нереста хозяев. При относительно низких температурах воды происходит сдвиг нереста камбал в среднем (за несколько лет) примерно на 2 недели и продолжительность периода спорообразования увеличивается на 10-14 дней, а при повышенных температурах нерест рыб происходит раньше и, соответственно, период спорообразования укорачивается (см. рис. 83). Эти примеры показывают, что адаптация миксоспоридий к своим хозяевам возможно зашла настолько далеко, что на них не сказывается влияние первичных периодических факторов. Последние оказывают действие лишь опосредованно, через жизненный цикл хозяев. Таким образом, жизненный цикл большинства видов миксоспоридий регулируется сезонными процессами, свойственными биологии их хозяев. Через посредство хозяев на жизненные циклы миксоспоридий влияют и

условия среды, в частности, межгодовые изменения температуры воды, влияют на сроки и продолжительность спорообразования микоспоридий.

5.2. Приспособление микоспоридий к заражению рыб

Пока паразитологи не пришли к единому мнению относительно того, как происходит заражение. Существует несколько точек зрения.

Согласно первой точке зрения, которой придерживается большинство исследователей данной группы простейших, заражение рыбы микоспоридиями происходит пассивно, при случайном заглатывании спор, рассеянных во внешней среде. В связи с этим у слизистых споровиков выработался ряд морфологических и биологических адаптаций, способствующих попаданию спор паразита в организм определенного вида-хозяина. Некоторые виды микоспоридий имеют специальные приспособления к парению спор в толще воды, что позволяет им концентрироваться на той глубине, где обитает их хозяин, другие их не имеют. В целом, способность спор к парению возрастает с уменьшением их массы и увеличением объема, дополнительными средствами служат различные выросты, кили, ребрышки. Поэтому крупные споры шарообразной формы, без отростков быстро опускаются на дно, а мелкие споры сложной формы – парят в толще воды.

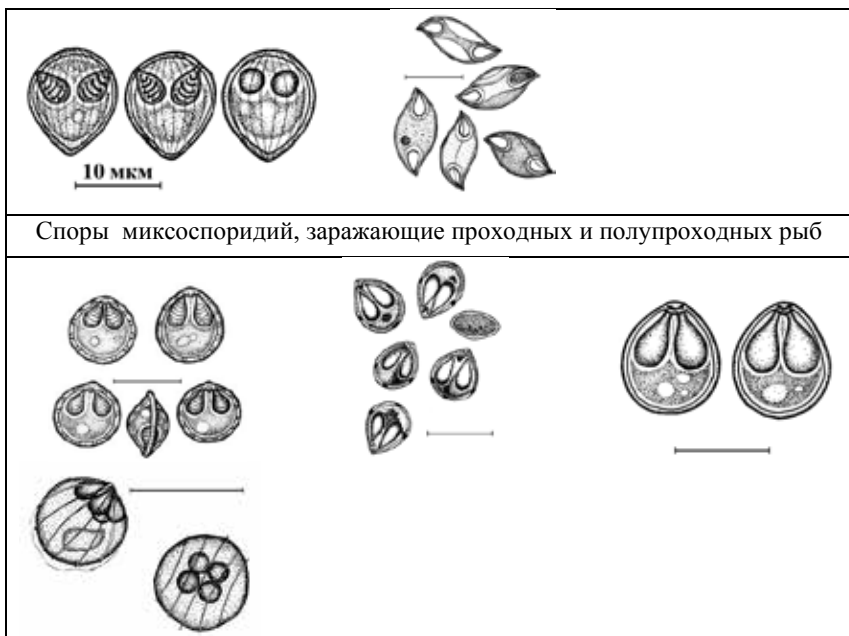
Рассмотрим подробно, как именно строение спор связано с их способностью к парению в том или ином горизонте на примере микоспоридий рыб Японского моря. Для этого особенности морфологии спор микоспоридий сопоставлены с данными о глубине, на которой была выловлена зараженная ими рыба, и об особенностях экологии рыб-хозяев (табл. 23). Споры микоспоридий попадают в организмы рыб вместе с токами воды. При этом споры могут проникнуть в организм хозяина через ротовое отверстие при питании или дыхании (Thélohan, 1895; Юнчис, 1984). Поскольку рыбы являются подвижными животными и способны перемещаться по вертикали в водной толще, практически все рассматриваемые виды рыб могут быть заражены спорами микоспоридий из любых слоев воды. Однако наиболее вероятно заражение конкретных рыб теми микоспоридиями, споры которых встречаются в местах их преимущественного обитания. Судя по распределению рыб-хозяев, споры различных видов неравномерно распределены в толще воды и образуют 4 группы:

1) Виды, споры которых имеют более крупные формы, способствующие быстрому опусканию, но оснащены различными приспособлениями для парения.

Например, споры микоспоридий рода *Palliatius* и некоторых видов рода *Ceratomyxa* имеют крупные капсулы и в то же время оснащены парашютовыми выростами мембраны; споры *Ceratomyxa orientalis* имеют вытянутые уплощенные створки. Все эти приспособления увеличивают их плавучесть.

Строение спор вегетативных стадий микоспоридий в зависимости от обитания их хозяев-рыб





Споры миксоспоридий, заражающие проходных и полупроходных рыб

Такие виды характерны для рыб, выловленных на глубинах 50-200 м. По нашему мнению, их споры приспособлены к быстрому опусканию на глубину, где в слое воды более высокой плотности их погружение приостанавливается, и они парят благодаря своим внешним выростам. Таким образом, виды этой группы адаптировались к паразитированию в рыбах, обитающих в толще воды на определенной глубине.

2) Виды, споры которых адаптированы к опусканию и парению у дна. Для этой группы свойственно наибольшее видовое разнообразие (рода *Ceratomyxa*, *Alataspora*, *Leptotheca*, *Pseudoalataspora*, *Schulmania*, *Davisia*). Споры этих видов медленно опускаются в толще воды и концентрируются у дна, где заражают донных рыб. Споры имеют в основном вытянутую форму, не отличаются крупными размерами и не имеют значительных выростов.

3) Виды, споры которых имеют очень мелкие размеры и адаптированы к распределению в широком диапазоне глубин. Эти виды паразитируют в рыбах, питающихся преимущественно в толще воды. Как правило, эти виды рыб заражаются небольшим числом видов миксоспоридий (Шульман и др., 1997). Так, например, в минтае и треске паразитируют три вида миксоспоридий (*Myxidium theragrae*, *Zschokkella hildae*, *Myxidium oviforme*), в сельдевых – два вида (*Ortholinea orientalis* и *O. clupeae*). Споры этих видов

мелких размеров, веретеновидной или линзообразной формы с небольшими полярными капсулами.

4) Виды, споры которых адаптированы к быстрому опусканию на дно. Эти виды (родов *Myxosoma*, *Myxobolus*, *Chloromyxum*) паразитируют в проходных и полупроходных рыбах. Они имеют споры округлой формы средних размеров с прочными створками и отсутствием выростов. Такая форма позволяет им быстро погружаться на дно на мелководьях и в реках. Хозяева этих видов питаются донными организмами и заглатывают споры микоспоридий вместе с кормом.

Вторая точка зрения о механизме заражения микоспоридиями рыб-хозяев возникла сравнительно недавно и состоит в том, что микоспоридии в своем жизненном цикле используют, кроме рыб, также водных олигохет (Wolf & Markiw, 1984; Yokoyma et al., 1993; Uspenskaya, 1995 и др.). То есть, жизненный цикл микоспоридий состоит из двух фаз: первая представлена микоспоридиями, паразитирующими в рыбах, вторая – актиноспоридиями, которые развиваются в олигохетах. Предполагается, что споры актиноспоридий могут попасть в организм рыбы либо при питании зараженными олигохетами, либо после покидания организма олигохеты, проникают в рыбу при контакте с поверхностью ее тела (Markiw, 1989; Matbouli et al., 1995). Шульман и др. (1997) обоснованно критикуют вторую точку зрения.

Эта гипотеза недостаточно аргументирована и доказательна. Возможно, в жизненный цикл микоспоридий помимо рыб включается еще один хозяин. Большинство микоспоридий, на наш взгляд, все же имеют прямой цикл развития, что подтверждается многочисленными успешными опытами прямого заражения рыб микоспоридиями путем скармливания им инвазионных спор (Thélohan, 1895; Auerbach, 1909a, 1910; Юнчис, 1984 и др.). Однако даже, если принять точку зрения этих авторов о механизме заражения рыб, это никак не повлияет на обнаруженное соответствие между особенностями строения их спор и условиями обитания (прежде всего, глубиной) их хозяев-рыб. Просто беспозвоночные хозяева, по-видимому, также должны распределяться в соответствии с глубиной местонахождения рыб-хозяев.

Возможно, рыба заглатывает споры микоспоридий вместе с кормом (Шульман и др., 1997). То есть кормовые объекты (очевидно, в основном фито- и зоопланктон) играют роль добавочных хозяев, которых поедают рыбы. Так, заражение щуки паразитами *Muxidium anurum* возможно лишь при переходе ее с рыбного питания на питание планктонными ракообразными (Шульман и др., 1997). Эта точка зрения не противоречит результатам экспериментов, доказывающих, что микоспоридии попадают в организм рыб через рот (Thélohan, 1895; Auerbach, 1909, 1910). Но, чтобы определить, происходит это путем прямого заглатывания, или путем заглатывания вместе с пищей, очевидно, требуются новые, более тщательные наблюдения. Если такое предположение окажется верным, то это в корне изменит

представления о приспособлении микоспоридий к заражению рыб-хозяев: ведь в таком случае различные нитевидные выросты, кили и мембрановидные образования на спорах – это приспособления не к парению, а к лучшему закреплению на кормовых объектах. Однако и в этом случае споры должны обладать качествами, позволяющими им концентрироваться в определенном слое воды, чтобы заражать промежуточных хозяев.

Рассмотрев механизмы попадания спор микоспоридий в организм хозяина, уместно кратко описать и то, как паразит покидает его. Пути выхода спор зависят от места локализации микоспоридий, а именно:

- созревшие споры паразитов желчного и мочевого пузырей и почек покидают тело хозяина с мочой и калом (Донец, 1964; Шульман и др., 1997 и др.).

- споры паразитов тканей и жабр выходят наружу путем нарушения их целостности. При созревании спор капсулы лопаются, и споры высыпаются в воду (Донец, 1964; Шульман и др., 1997 и др.).

Однако, независимо от локализации, существует также способ выхода спор, когда рыбу, пораженную микоспоридиями, поедает хищник-«элибератор». При этом «элибератор» сам не заражается, т.к. спорам этих паразитов необходимо «дозревание» в воде в течение некоторого времени, что доказано экспериментально (Успенская, 1955; Юнчис, 1974 и др.), и споры выходят из организма «элибератора» вместе с калом.

ГЛАВА 6 ПАТОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ МИКСОСПОРИДИЙ НА ОРГАНИЗМ ХОЗЯЕВ

Миксоспоридии, как и все паразитические организмы, не могут не оказывать того или иного патогенного влияния на своих хозяев. Характер и степень этого влияния проявляются по-разному. Менее патогенными являются полостные миксоспоридии. Тем не менее, ряд авторов отмечали патологические изменения при паразитировании полостных миксоспоридий (Baer, 1921; Dunkerly, 1925; Петрушевский и Бауер, 1948; Mitchel et al., 1980 и др.). Например, у палтусовидной и малоротой камбал при сильном заражении спорами и плазмодиями *Ceratomyxa rara* отмечалось вздутие желчного пузыря и изменение окраски желчи до серо-белого цвета.

Относительно сильно проявляется патогенное воздействие на организм рыбы тканевых миксоспоридий. У морских рыб таковыми являются представители рода *Kudoa* (Красин 1976, 1981; Зубченко и Красин, 1980; Асеева и Красин, 2001). По нашим наблюдениям, *Kudoa sebastea*, обнаруженная у окуня *Sebastes minor* в виде мелких плазмодиев белого цвета, вызывала гистолиз мускулатуры после смерти хозяина. В мускулатуре у двух видов рыб из семейства терпуговых (южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* и восьмилнейного терпуга *Hexagrammos octogrammus*) миксоспоридии *Kudoa azoni* располагались в мускулатуре, как в виде цист, так и в виде диффузной инфильтрации (рис. 124).

У *Pleurogrammus azonus* (южного одноперого терпуга) отмечено образование веретеновидных капсул белого цвета длиной 2-8 мм. Они располагаются параллельно мышечным волокнам и после снятия кожи видны невооруженным глазом (Aseeva, 2004). У *Hexagrammos octogrammus* вегетативные формы миксоспоридий наблюдались в виде мелких плазмодиев, диффузно располагающихся в мускулатуре.



Рис. 124. Цисты *Kudoa azoni* в мускулатуре южного одноперого терпуга

Наиболее типичные места обитания микроспоридий – жабры и стенки жаберной полости. Обычно при этом видимой патологии не наблюдается, однако нарушается дыхательная функция жабр, а при сильном заражении могут развиваться некробиотические изменения. Крупные цисты *Kudoa nova* были зарегистрированы на поверхности жаберных лепестков бычка *Muoxocephalus brandti*. У 2 видов дальневосточных красноперок отмечено присутствие на жаберных тычинках цист микроспоридии *Muxobolus marinus*. При сильном заражении развивалась гипертрофия жаберных тычинок.

У кефалевых рыб (лобана и пиленгаса), встречающихся в прибрежных водах Приморского края, в последнее время все чаще обнаруживаются поражения внешних покровов, вызываемые микроспоридиями, в частности, *Muxobolus episquamalis*. Этот вид микроспоридий зарегистрирован у кефалей практически во всех районах исследований. Однако наиболее высокая степень зараженности рыб отмечалась на юге Приморья (бухты Нарва, Экспедиции). Цисты этого вида располагаются на поверхности тела (рис. 125, 126), плавников, в области головы, а споры в небольшом количестве наблюдались в мускулатуре.

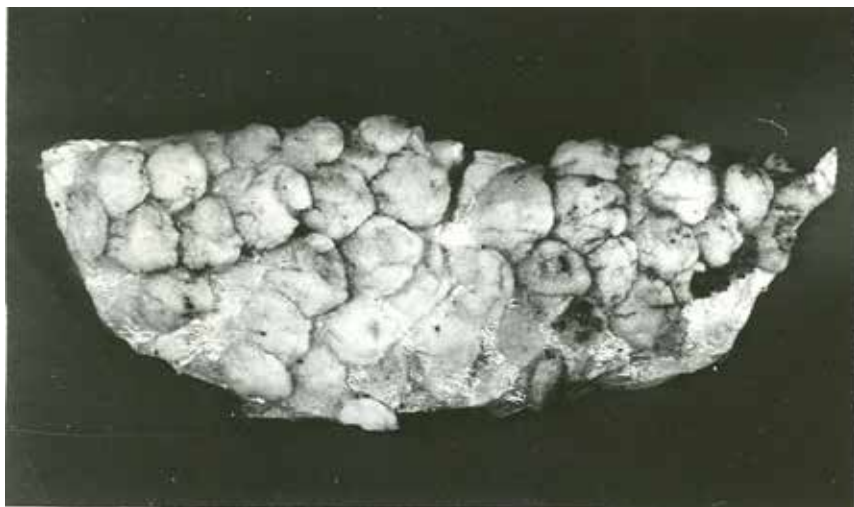


Рис.125. Цисты паразита *Mухobolus episquamalis* на поверхности чешуи кефалей

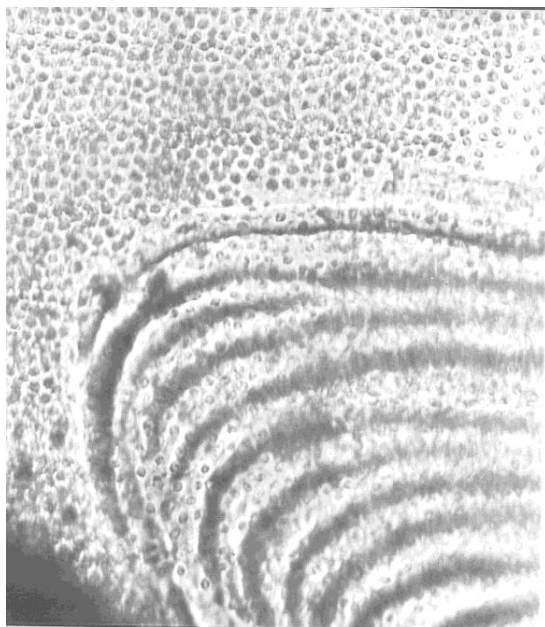


Рис.126. Участок чешуи пиленгаса, пораженный спорами *Mухobolus episquamalis*

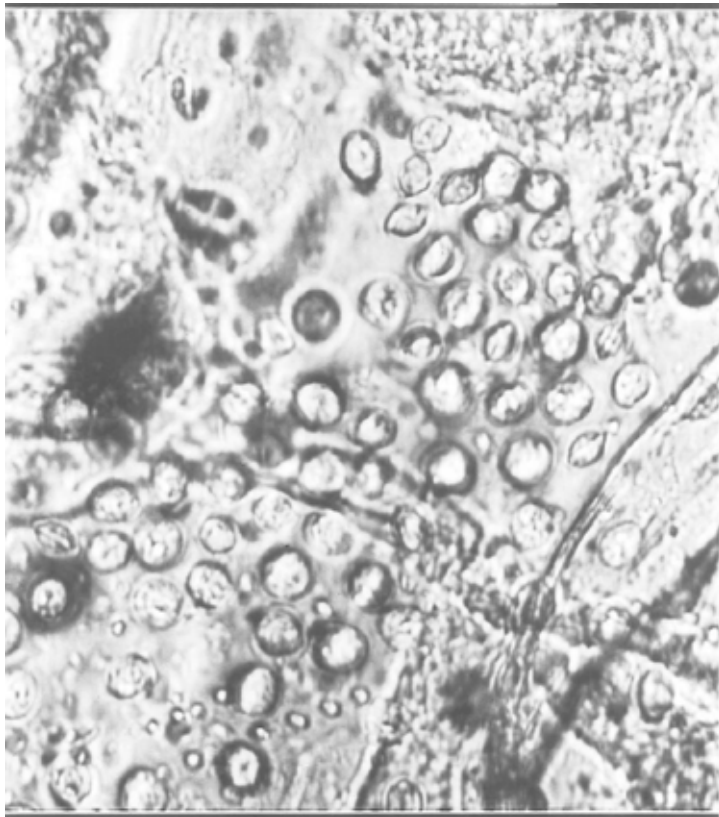


Рис.127. Споры *Muxobolus spinacurvatura* из печени лобана

У больных рыб отмечено истощение, выпадение чешуи, вялые движения, вертеж. На чешуе и плавниках выявлялись многочисленные розовато-белые восковидные наросты. Иногда микроспоридии поражали глаза и ткани головы. Патологических изменений в мускулатуре не наблюдалось.

В стенках кишечника, в печени и в селезенке у лобана встречались цисты *Muxobolus spinacurvatura* (рис. 127). В печени паразиты располагались в наружном слое, в нескольких случаях в паренхиме печени наблюдались кровоизлияния (рис. 93). В селезенке пораженным оказался корковый слой. Споры этого вида микроспоридий также выявлялись в желчном пузыре лобана. У молоди пиленгаса из реки Раздольной в почках и почечных протоках обнаружены цисты *Sphaerospora mugili*. Паразитирование *Sphaerospora mugili* в почках вызывало увеличение этих органов. Кроме того, вокруг пораженных участков наблюдалось разрастание соединительной ткани (рис. 128). В рыборазводных хозяйствах многих стран наблюда-

ется гибель молоди рыбы от инвазии почек миксоспоридиями (Amors et al., 1995; Kent et al., 1995; Marin et al., 1997).

В последние годы в рыбоводных хозяйствах многих стран отмечена высокая смертность молоди кефалевых рыб (от 40 до 80%), вызываемая миксоспоридиями рода *Sphaerospora* (Kent et al., 1995; Marin et al., 1997). Необходимо учитывать, что данные паразиты способны вызвать эпизоотии при искусственном разведении кефалей.

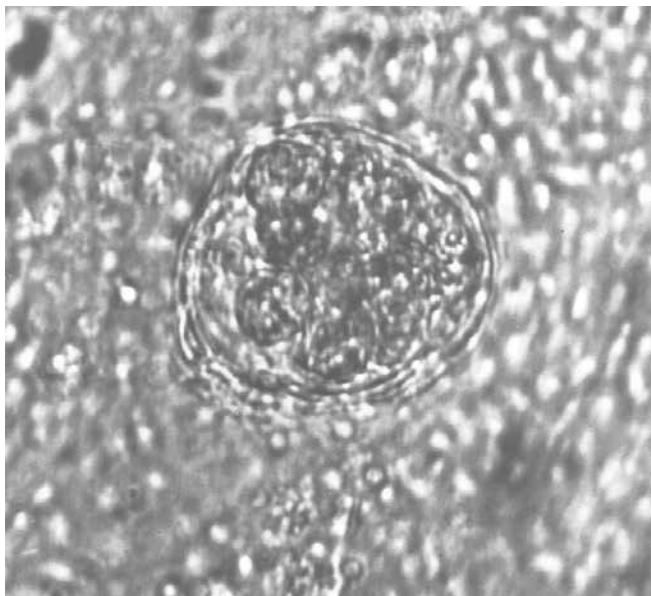


Рис. 128. Циста *Sphaerospora mugili* в почках у пиленгаса

При образовании капсул/цист *Myxobolus exiguus* в мускулатуре сердца у лобана развиваются некробиотические изменения, которые вызывают деформацию стенки сердца (рис. 129). Однако гибели или исхудания хозяев, связанных с паразитированием этого вида, не наблюдалось, хотя зараженность лобана в летний период носила массовый характер. При обследовании пораженной рыбы в головном мозге были найдены плазмодии *Myxobolus exiguus* в начальной стадии развития. При этом отмечено частичное разрушение тканей головного мозга. У двух экземпляров зараженных рыб выявлены сформированные споры. Японскими паразитологами Юкио и Минору (Yukio & Minoru, 1992) также были описаны цисты и споры *Myxobolus* sp., выделенные из головного мозга лобана. Предположительно они идентичны *Myxobolus exiguus*. Известно, что *M. exiguus* – широко распространенный вид, инвазирующий многие виды рыб, хотя и счи-

тающийся малопатогенным. Лишь в определенных условиях он может вызывать эпизоотии. Шульман (1957, 1970) наблюдал массовую гибель лобана в результате разрушения жаберных тычинок, сильно зараженных этим паразитом. Цисты и споры *M. exiguus* отмечаются во многих органах и тканях рыб, но в головном мозге нами найдены впервые.

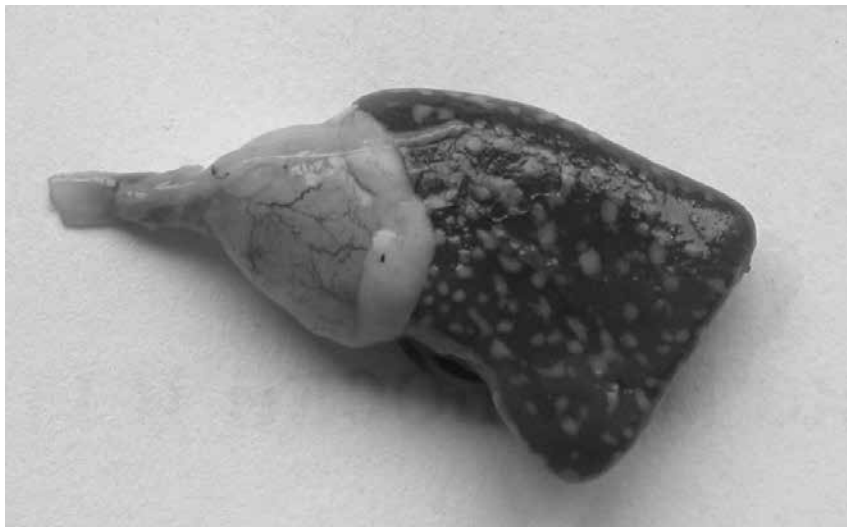


Рис. 129. Сердце лобана, пораженное цистами *Myxobolus exiguus*

Атипичная локализация паразита, к которой организм хозяина не приспособлен, наиболее опасна для него. Сильная патогенность в данном случае, вероятно, связана с необычной локализацией плазмодия. Обычно при паразитировании миксоспоридий в полостях (желчный пузырь, мочевой пузырь и др.) наблюдаются давно сформировавшиеся, хорошо сбалансированные взаимоотношения между компонентами системы паразит-хозяин, поэтому патогенность паразита незначительна. Но головной мозг, как место паразитирования, по-видимому, для *Myxobolus exiguus* не характерен. Даже слабо патогенный в обычных для него органах вид миксоспоридий может стать причиной серьезного заболевания рыб. Особенно такая опасность усиливается в условиях искусственного разведения рыб, когда суммируются факторы, увеличивающие патогенность паразитов.

Аналогичный случай атипичного поражения мозга хариуса миксоспоридиями *Myxobolus muelleri*, обычно в мозгу не встречающегося, описан Пфедфером (Pfeiffer, 1983). При этом отмечена массовая гибель зараженной молоди. Другой пример приводит Стефан (Stefan, 1970), который наблюдал в прудовых хозяйствах сильное заражение мальков миксоспори-

диями *Mухobolus* sp. Паразит встречался преимущественно во всех органах, кроме мозга, но когда он попадал в мозг, наступало серьезное заболевание: рыба утрачивала равновесие, кружилась на одном месте.

Как отмечают Шульман и др. (1997), почти все эпизоотии сопровождаются массовой гибелью рыб как в естественных водоемах, так и в прудовых хозяйствах, причем в основном погибает молодь. Немаловажным фактором может быть изменение плотности популяции лобана, которая в зал. Петра Великого в последние годы значительно увеличилась (Назаров, 1986, 1989, 1990). При высокой плотности популяции зараженность рыб паразитами увеличивается, т.к. облегчается переход паразита с одного хозяина на другого.

Более обычно паразитирование в головном мозге других видов миксоспоридий: *Mухobolus arcticus*, *M. neurobius*, *Mухosoma encephalina*, однако заболеваний и гибели они не вызывают, т.к., очевидно, их хозяева приспособились к паразитированию этих видов в процессе эволюции.

Заметим, что миксоспоридии – это группа паразитов, имеющая тенденцию к переходу на новые органы и к освоению новых хозяев. При этом паразиты, ранее не опасные, могут вызвать заболевание.

Эффективных мер для снижения экономического ущерба, наносимого миксоспоридиями в морских водоемах, в настоящее время не разработано. Только тщательное изучение миксоспоридий, вызываемых ими заболеваний и их последствий может существенным образом уменьшить ущерб, наносимый этими паразитами. Прежде всего, необходимо выявить всех возбудителей заболеваний, установить очаги сильной зараженности, а также виды рыб, подверженные заболеванию. Это позволит указать благоприятные и неблагоприятные с паразитологической точки зрения места вылова той или иной рыбы. При наличии сезонной изменчивости показателей зараженности рыб можно рекомендовать более благоприятные сроки вылова. В случаях, когда сильная зараженность какого-либо вида рыб в определенном районе сохраняется в течение года, можно рекомендовать использование этих рыб только в непищевых целях – для производства кормовой муки, удобрений и т.д. В этом случае массовый отлов рыбы, уменьшая плотность популяции, может оказаться средством «биологической мелиорации» рыб, способствующей уменьшению зараженности стада (Forrester, 1956).

ЛИТЕРАТУРА

- Амброз А.И. Сельдь (*Clupea harengus pallasi*) // Изв. ТИНРО. – 1931. – Т. 6. – 313 с.
- Антоненко Д.В., Асеева Н.Л. Экологические группировки камбал залива Петра Великого (Японское море) на основе анализа видового сходства заражающих их микоспоридий // Паразитология. – 2010. – Т. 44. – Вып. 2. – С. 146-152.
- Асеева Н.Л. Микоспоридии рыб залива Петра Великого // Тез. докл. конф. молодых ученых «Экология, миграции и закономерности распределения морских промысловых объектов. Функционирование морских экосистем и антропогенное воздействие на них». – Владивосток: ТИНРО, 1990. – С. 24-25.
- Асеева Н.Л. Микоспоридии двухлинейной камбалы из Авачинской бухты // Паразитология. – 1992. – Т. 26. – Вып. 2. – С. 161-165.
- Асеева Н.Л. Обнаружение *Muxosoma acutum* (Fujita, 1912) у пиленгаса в Японском море // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 117. – С. 157-158.
- Асеева Н.Л. Фауна и биология нового вида микоспоридий японской камбалы *Limanda yokohamae* из залива Петра Великого // Тез. докл. конф. молодых ученых «Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов». – Владивосток: ТИНРО, 1997. – С. 5.
- Асеева Н.Л. К фауне микоспоридий проходных рыб Японского моря // Тез. докл. Всеросс. науч. конф. «Взаимоотношение паразита и хозяина». – Москва. – 1998. – С. 4-5.
- Асеева Н.Л. Микоспоридии анадромных и морских прибрежных рыб северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 593-606.
- Асеева Н.Л. Два новых вида микоспоридий от японской камбалы залива Петра Великого (Японское море) // Паразитология. – 2001а. – Т. 35. – Вып. 5. – С. 464-466.
- Асеева Н.Л. Зараженность микоспоридиями камбал залива Петра Великого // Тез. докл. междунар. конф. «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем». – Апатиты. – 2001б. – С. 90-91.
- Асеева Н.Л. Микоспоридии рыб семейства тресковых дальневосточных морей // – Паразитология. – 2002. – Т. 36. – Вып. 2. – С. 167-174.
- Асеева Н.Л. Новые виды микоспоридий (Мухозоа: Мухоспореа) северо-западной части Японского моря // Паразитология. – 2003а. – Т. 37. – Вып. 2. – С. 159-161.
- Асеева Н.Л. Новые виды микоспоридий (Мухозоа: Мухоспореа) от камбал

- Японского моря // Зоол. ж. – 2003б. – Т. 82. – Вып. 10. – С. 1168-1178.
- Асеева Н.Л. Фауна микоспоридий рыб семейства Cottidae Японского моря // Известия ТИНРО. – 2005. – Т. 142. – С. 282-295.
- Асеева Н.Л. Микоспоридии (Мухозоа, Muxosporea) морских и проходных рыб северо-западной части Японского моря. – Дисс.... канд. биол. н. – Владивосток. – 2008. – 224 с.
- Асеева Н.Л. Многостворчатые микоспоридии (Мухозоа, Multivalvulea) промысловых рыб Тихого океана // Всероссийская научная конференция, посвященная 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». – 2012. – С. 509-516.
- Асеева Н.Л., Красин В.К. Новые виды микоспоридий семейства Trillosporidae (Muxosporidia: Multivalvalida) рыб Тихого океана // Паразитология. – 2001. – Т. 35. – Вып. 4. – С. 353-356.
- Асеева Н.Л., Мотора З.И., Лобода С.В. Паразитофауна тихоокеанской сельди северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. – 2013. – Т. 14. – № 1 (53). – С. 130-136.
- Ахмеров А.Х. Микоспоридии рыб бассейна реки Амур // Рыбное хозяйство внутренних водоемов в Латвийской ССР. – 1960. – Вып. 5. – С. 206-218.
- Базиликова А.Н. Материалы по паразитологии мурманских рыб // Сб. научно-пром. работ на Мурмане. – М. – 1932. – С. 136-153.
- Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А. Болезни прудовых рыб. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. – 320 с.
- Берг И.Б. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948-1949. – Т. 1-3.
- Бирман И.Б. Некоторые вопросы биологии симы (*Oncorhynchus masu* (Brevoort)) // Изв. ТИНРО. – 1972. – Т. 81. – С. 235-247.
- Буторина Т.Е. Таксономический обзор паразитов гидробионтов бухты Северной (Славянский залив, Японское море) // Научные труды Дальрыбвтуза. – 2015 – Вып. 35. – С. 3-15.
- Буторина Т.Е., Асеева Н.Л. Микоспоридии рыб бухты Северной // Труды Международ. науч. конф. – Владивосток. – 1999. – С. 47.
- Буторина Т.Е., Скиба Н.И. Паразиты рыб бухты Северной залива Славянка [Приморский край] // Науч. тр. Дальрыбвтуза. – 2001. – Вып. 14. – Ч. 2. – С. 102-105
- Быховская-Павловская И.Е. Паразитологические исследования рыб (методы паразитологических исследований). – Л.: Наука, 1969. – 108 с.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. – Л.: Наука, 1985. – 120 с.
- Васильковский Н.П.. К теории земной коры // Тр. СНИИГГИМС. – Вып. 5. – М.: Госгеолтехиздат, 1959. – С. 55-56.
- Васильковский Н.П. Учение о геосинклиналиях в свете современной геологии // Тр. СНИИГГИМС. – Вып. 13. – М.: Госгеолтехиздат, 1960. – С. 5-55.

- Васильковский Н.П. О дочетвертичной геологической истории Японского моря // Геологическое строение дна Японского и Филиппинского морей. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. – С. 3-20.
- Вдовин А.Н. Состав и биомасса рыб Амурского залива // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 72-87.
- Вдовин А.Н. Биология и динамика численности южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 16-52.
- Вдовин А.Н., Гавренков Ю.И. Оценка и состояние запасов дальневосточных красноперок залива Петра Великого // Вопр. ихтиол. – 1995. – Т. 35. – Вып. 5. – С. 714-717.
- Вдовин А.Н., Зуенко Ю.И. Вертикальная изменчивость и экологические группировки рыб залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 1997. – Т. 122. – С. 150-176.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В. Распределение камбал (*Pleuronectidae*) в заливе Петра Великого в период гидрологического лета (июль-сентябрь) // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 119-121.
- Великанов А.Я., Стоминюк Д.В. О появлении и встречаемости северной собаки-рыбы *Takifugu porphyreus* (Tetraodontidae) у юго-западного побережья Сахалина (Японское море) летом 2004 г. / Вопр. рыболовства. – 2006. – Т. 46. – № 5. – С. 718-720.
- Гавренков Ю.И. Биология дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* как перспективного объекта марикультуры южного Приморья // Автореф. дис.... канд. биол. наук. М. – 1989. – 25 с.
- Гаевская А.В., Ковалева А.А. Болезни промысловых рыб Атлантического океана. – Калининград: Калининградское книжное изд-во, 1975. – 124 с.
- Гаевская А.В., Ковалева А.А. Материалы к фауне микроспоридий рыб Кельтского моря // Вестн. зоол. – 1984. – № 5. – С. 3-7.
- Гапека А.В., Иванкова З.И., Платошина Л.К. Биология длиннорылой камбалы (*Pleuronectes punctatissima*) залива Петра Великого // IV Региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов, молодых преподавателей и сотрудников вузов и научных организаций Дальнего Востока. – Тез. докл. – 2003. – С. 29-30.
- Горбунова Н.Н. Размножение и развитие семейства терпуговых (*Hexagrammidae*) // Тр. ИО АН СССР. – 1962. – Т. 59. – С. 118-182.
- Диденко Е.М. Рациональное использование минтая в связи с его зараженностью // Изв. ТИНРО. – 1994. – Т. 117. – С. 74-85.
- Догель В.А. Паразитические простейшие залива Петра Великого // Изв. ВНИОРХ. – 1948. – Т. 27. – С. 17-66.
- Донец З.С. Слизистые споровики (*Myxosporidia*) пресноводных рыб УССР. – Автореф. канд. дисс. – ВНИОРХ. – 1964. – 17 с.

- Донец З.С. Микоспоридии бассейнов южных рек СССР (фауна, экология, эволюция и зоогеография). – Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Л. – 1982. – 28 с.
- Донец З.С., Шульман С.С. О методах исследований Mухосporidia (Protozoa: Cnidosporida) // Паразитология. – 1973. – Т. 7. – Вып. 2. – С. 191-193.
- Донец З.С., Шульман С.С. Тип Книдоспоридии – Cnidosporida // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. – Л.: Наука, 1984. – Т. 1. Паразитические простейшие. – С. 88-251.
- Дударев В.А. Некоторые особенности структуры сообществ рыб и их сезонного распределения на шельфе северного Приморья // Изв. ТИНРО. – 1996. – Т. 119. – С. 194-206.
- Ермоленко А.В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М. – 1989. – 25 с.
- Ермоленко А.В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. – Владивосток: ДВО РАН, 1992. – 237 с.
- Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В. Фауна паразитов амурской девятииглой коллюшки *Pungitius sinensis* (Gasterosteidae) Приморского края // Паразитология. – 2002. – Т. 36. – Вып. 4. – С. 324-326.
- Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В. Паразиты животных и человека юга Дальнего Востока. Часть 1. Простейшие, книдарии и моногенеи. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 186 с.
- Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В., Шедько С.В. Фауна паразитов лососевых рыб (Salmonidae, Salmoniformes) Приморского края. – Владивосток: ДВО РАН, 1998. – 87 с.
- Жуков Е.В. Паразитофауна рыб Чукотки. III Простейшие (Protozoa) морских и пресноводных рыб. Общие выводы. // Паразитологический сб. Зоол. ин-та АН СССР. – Л.: изд-во АН СССР, 1964. – Т. 22. – С. 224-262.
- Заика В.Е. Дополнение к списку микоспоридий рыб Байкала. // Конференция молодых научных сотрудников, посвященная памяти Г.Ю. Верещагина (Тезисы докладов). – Лиственничное-на-Байкале. – 1961. – С. 12–13.
- Заика В.Е. Паразиты озера Байкал и реки Селенги. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – 1964. – 21 с.
- Заика В.Е. Паразитофауна рыб озера Байкал. – Л. – 1965. – 104 с.
- Зубченко А.В., Красин В.К. Микоспоридии рода *Mухidium* у некоторых макрурид из Северной Атлантики и Тихого океана // Паразитология. – 1980. – Т. 14. – Вып. 2. – С. 168-176.
- Иванков В.Н., Иванкова З.Г., Волкова Т.Д. Типы икротетания и сроки нереста камбал залива Петра Великого // Уч. зап. Дальневосточн. гос. ун-та. – 1972. – Вып. 60. – С. 49-61.
- Иванкова З.Г. Современное состояние запасов и перспективы промысла камбал залива Петра Великого // Изменчивость состава ихтиофауны,

- урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО, 1988. – С. 56-63.
- Иванкова З.Г. Биология и состояние запасов камбал залива Петра Великого. 1. Желтоперая и малоротая камбалы // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 188-202.
- Иванкова З.Г. Желтополосая камбала *Pleuronectes herzensteini* Jordan et Snyder // Изв. ТИНРО. – 2004а. – Т. 138. – С. 191-204.
- Иванкова З.Г. Распределение, миграции и динамика численности камбал в северо-западной части Японского моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей. – Т. VIII. – Японское море – Вып. 2. – Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. – Санкт-Петербург. – 2004б. – С. 202-210.
- Исакова-Кео М.М. Паразитофауна угая (*Leuciscus brandti*) и ее особенности // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. – 1952. – № 141. – С. 231-247.
- Казанский Б.Н., Королева В.Н., Жиленко Т.П. Некоторые вопросы биологии угая (дальневосточной красноперки – *Leuciscus brandti* Dybowski и пиленгаса *Liza (Mugil) so-iuy* (Basilewsky) // Уч. зап. ДВГУ. – Владивосток. – 1968. – Т. 15. – Вып. 2. – С. 3-46.
- Калчугин П.В. Распределение рогатковых (Cottidae) у северного Приморья // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 82-88.
- Калчугин П.В., Вдовин А.Н. Некоторые внутривидовые дифференциации тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) в водах Приморья // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 178-181.
- Ковалева А.А. Предварительные итоги изучения двустворчатых миксоспорициев рыб Атлантического океана // Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. – Л. – 1979. – С. 54-55.
- Ковалева А.А. Миксоспорициев рыб Атлантического побережья Африки // X конф. Украин. о-ва паразитологов (Одесса 1986). – Материалы конф. – Вып. 2. – Ч. 1. – Киев. – 1986. – С. 274.
- Ковалева А.А. Миксоспорициев рода *Chloromyxum* (Cnidospora, Muxosporea) хрящевых рыб Атлантического побережья Африки // Паразитология. – 1988. – Т. 22. – Вып. 5. – С. 384-388.
- Ковалева А.А., Велев П., Владев Р. Новые сведения о фауне миксоспорициев (Cnidosporidia, Muxosporea) промысловых рыб Атлантического побережья Африки // Экология и запасы промысловых рыб восточной Атлантики. – Изв. АтлантНИРО. – Калининград. – 1993. – С. 175-197.
- Ковалева А.А., Гаевская А.В. Два новых вида миксоспорициев рыб *Muxorroteus* 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*) // Тез. докл. IX конф. Украин. паразитол. общества. – Киев. – 1980. – Ч. 2. – С. 134-135.

- Ковалева А.А., Гаевская А.В. О новых находках рода *Parvicapsula* у рыб Атлантического океана // Зоол. журн. – 1981. – Т. 60. – Вып. 5. – С. 771-772.
- Ковалева А.А., Гаевская А.В. Первые сведения о микроспоридиях рыб открытых вод юго-восточной части Тихого океана // Вестн. зоол. – 1983. – № 1. – С. 6-11.
- Ковалева А.А., Гаевская А.В. Микроспоридии (Protozoa; Mухosporidia) берикса (*Beryx splendens*) Атлантического океана // Паразитология. – 1988. – Т. 22. – Вып. 3. – С. 250-253.
- Ковалева А.А., Гаевская А.В., Красин В.К. Новые виды микроспоридий (Protozoa; Mухosporidia) от макрурид северной части Тихого океана // Зоол. ж. – 1986. – Т. 65. – № 10. – С. 1571-1573.
- Ковалева А.А., Зубченко А.В., Красин В.К. Обоснование нового семейства микроспоридий (Protozoa, Mухosporidia) с описанием двух новых родов // Паразитология. – 1983. – Т. 17. – Вып. 3. – С. 175-202.
- Ковалева А.А., Шульман С.С. Многостворчатые микроспоридии рыб // Фауна и систематика одноклеточных животных. Тр. ЗИН АН СССР. – Л. – 1978. – Т.78. – С. 16-29.
- Ковалева А.А., Шульман С.С., Яковлев В.Н. Микроспоридии рода *Kudoa* (Mухosporidia; Multivalvulida) бассейна Атлантического океана. Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. – Тр. ЗИН АН СССР. – Л. – 1979. – Т.87. – С. 42-64.
- Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). – Л.: Наука, 1971. – 228 с.
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. – Л.: Наука, 1980. – 237 с.
- Коновалов С.М., Шевляков А.Г., Красин В.К. Паразитофауна различных групп молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) локального стада Азабачьего озера // Паразитология. – 1970. – Т.4. – Вып. 6. – С. 547-556.
- Красин В.К. Зараженность миксо- и микроспоридиями мускулатуры рыб северо-восточной части Тихого океана // Тез. докл. II Всесоюз. симпоз. по паразитам и болезням морских животных. – Калининград. – 1976. – С. 35-36.
- Красин В.К. Микроспоридии рыб северной части Тихого океана // Тез. докл. симпоз. по паразитологии и патологии морских организмов. – Л. – 1981. – С. 47-49.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. – Л.: Наука, 1969. – Ч. 3. – 480 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. – Л.: Наука, 1975. – Ч. 4. – 463 с.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. – Л.: Наука, 1987. – Ч. 5. – 526 с.
- Линдберг Г.У., Легеза М.И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. – М.-Л. – 1959. – Ч. 1. – 108 с.

- Линдберг Г.У., Легеза М.И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. – Л. – 1965. – Ч. 2. – 392 с.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. – Л. – 1993. – Ч. 6. – 272 с.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. – СПб: Гидрометеоздат, 1997. – Ч. 7. – 350 с.
- Маркевич А.И. Состав группировок, экология и поведение морских окуней рода *Sebastes* дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого, Японского моря). – Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Владивосток. – 1998. – 24 с.
- Маркина А.Д. Некоторые данные по биологии стихея Григорьева // Изв. ТИНРО. – 1959. – Т. 47. – С. 188-189.
- Михайлов С.В. Динамика паразитов минтая дальневосточных морей. – Дисс... канд. биол. н. – Владивосток. – 2002. – 237 с.
- Моисеев П.А. Треска и камбалы дальневосточных морей СССР // Изв. ТИНРО. – 1953. – Т. 41. – С. 288.
- Надточий В.В., Зуенко Ю.И. Межгодовая изменчивость весенне-летнего планктона в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 281-300.
- Назаров В.А. Распределение лобана в заливе Невельского Японского моря и лагуне Буссе Охотского моря // Тез. докл. III. рег. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока «Биологические ресурсы шельфа и их рациональное использование и охрана». – Владивосток. – 1986. – С. 48-49.
- Назаров В.А. Некоторые черты биологии молоди пиленгаса Южного Приморья // Тез. докл. конф. молодых ученых: «Биологические ресурсы шельфа их рациональное использование и охрана». – Владивосток: ТИНРО, 1989. – С. 60-61.
- Назаров В.А. Некоторые аспекты экологии дальневосточного лобана // Экология миграции и закономерности распространения морских промысловых объектов // Тез. докл. конф. мол. уч. «Функционирование морских экосистем и антропогенное воздействие на них». – Владивосток: ТИНРО, 1990. – С. 13-14.
- Найденова Н.Н. Паразитофуна рыб семейства бычковых Черного и Азовского морей. – Киев. – 1974. – 182 с.
- Неелов А.В. Сейсмодатированная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae; Muxoschehalinae, Artedielinae). – Л: Наука, 1979. – 208 с.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. – М: Изд-во АН СССР, 1956. – 554 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья. – Владивосток: Дальрыбвтуз, 2002. – 552 с.

- Нуждин В.А. Минтай северо-западной части Японского моря - особенности биологии, размножения, промысел // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 53-73.
- Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 736 с.
- Панченко В.В. Распределение бычков рода *Myoxocephalus* (Cottidae) в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 89-99.
- Панченко В.В. Биология керчаковых рыб рода *Myoxocephalus* (Cottidae) залива Петра Великого (Японское море) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток. – 2001. – 24 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.Л., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – Т. 53. – 733 с.
- Парпура И.З. О происхождении ихтиофауны рек северного Приморья // Вопр. ихтиол. – 1989. – Т. 29. – Вып.3. – С. 506-509.
- Парпура И.З., Семенченко А.Ю. Фауна и биология рыб Северного Приморья // Систематика и экология речных организмов. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – С. 120-137.
- Петрушевский Г.К., Бауер О.Н. Паразитарные заболевания рыб Сибири и их рыбохозяйственное и медицинское значение // Изв. ВНИОРХ. – 1948. – Т. 27. – С. 217-231.
- Петрушевский Г.К., Шутьман С.С. Паразитарные заболевания рыб в промысловых водоемах СССР // Основные проблемы паразитологии рыб. – Л. – 1958. – С. 301-320.
- Полянский Ю.И. Материалы по паразитологии рыб северных морей: Паразиты рыб Баренцева моря // Тр. ЗИН АН СССР. – 1955. – Т.19. – С. 5-170.
- Посадова В.П. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО, 1985. – С. 22-29.
- Промысловые рыбы России. / Под ред. О. Ф. Гриценко, А. Н. Котляра и Б. Н. Котенева / – М.: изд-во ВНИРО, 2006. – Т. 1. – 656 с.
- Пугачев О.Н., Хохлов П.П. Микроспоридии рода *Myxobolus* – паразиты головного и спинного мозга лососевидных рыб // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. – Владивосток. – 1979. – С. 137-139.
- Пушина О.И., Антоненко Д.В. Питание разноперых терпугов рода *Hexagrammos* в Амурском заливе (Японское море) // Тез. докл. междунар. конф. «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем». – Мурманск. – 2001. – С. 194-196.
- Пушина О.И. Соломатов С.Ф., Будникова Л.Л., Надточий В.А. Питание и пищевые отношения камбал зал. Петра Великого (Японского моря) в летний период // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 171. – С. 240-266.

- Рутенберг Е.П. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ИО АН СССР. – 1962. – Т. 59. – С. 22-29.
- Рыбы в заповедниках России Т. 2. Морские рыбы /под. ред. Ю.С. Решетникова/. – М.: т-во научных изданий КМК. – 2013. – 673 с.
- Семенченко Л.И. Биологическая характеристика нерестовых популяций тихоокеанской наваги // Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Владивосток. – 1970. – 28 с.
- Семенченко А.Ю. Биологическая характеристика нерестовой части популяции сима Северного Приморья // Биология лососевых: Тез. докл. междунар. четырех сторон. совещ. – Южно-Сахалинск. – 1978. – С. 43-44.
- Семенченко А.Ю. Приморская сима // Популяция, экология, морфология, воспроизводство. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1989. – 189 с.
- Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. – М.: МГУ, 1975. – 335 с.
- Снытко В.Н. Морские окуни северной части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО, 2000. – 360 с.
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. — Владивосток: Дальнаука, 2007. – 200 с.
- Соколовская Т.Г., Соколовская А.С., Соболевский Е.И. Список рыб залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. – 1998. – Т. 38. – Вып. 1. – С. 5-15.
- Стрелков Ю.А., Шульман С.С. Эколого-фаунистический анализ паразитофауны рыб бассейна Амура // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. – Л.: Наука, 1971. – Т. 25. – С. 196-292.
- Токранов А.М. Распределение керчаковых (Cottidae, Pisces) на западнокамчатском шельфе в летний период // Зоол. журнал. – 1981. – Т. 60. – Вып. 2. – С. 617-630.
- Токранов А.М. Биология массовых видов рогатковых (семейство Cottidae) прикамчатских вод // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток. – 1985. – 22 с.
- Токранов А.М. Размножение массовых видов керчаковых рыб прикамчатских вод // Биол. моря. – 1988. – № 4. – С. 14-20.
- Успенская А.В. К биологии и распространению *Muxosoma cerebrealis* – возбудителя вертежа форелей // Докл. АН СССР. – 1955. – Т. 105. – № 5. – С. 1132—1135.
- Успенская А.В. Биологические особенности инвазионной стадии *Muxosoma cerebrealis* (Muxosporidia, Muxosomatidae) // Паразитология. – 1978. – Т. 12. – Вып. 1. – С. 15-20.
- Успенская А.В. Новые проблемы в изучении Мухозоа // Паразитология. – 1993. – Т. 25. – Вып. 5. – С. 369-374.
- Успенская А.В. Биологические особенности инвазионной стадии *Muxosoma cerebrealis* (Muxosporidia, Muxosomatidae) // Паразитология. – 1978. – Т. 12. – Вып. 1. – С. 15-20.

- Фадеев Н.С. Биология и промысел тихоокеанских камбал. – Владивосток: ТИНРО, 1971. – 98 с.
- Фадеев Н.С. Северотихоокеанские камбалы (распространение и биология). – М: Агропромиздат, 1987. – 195 с.
- Фадеев Н.С. Минтай // Биологические ресурсы Тихого океана. – М.: Наука, 1996. – С. 187-201.
- Фридлянд И.Г. Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина // Изв. ТИНРО. – 1951. – Т. 35. – С. 105-145.
- Фролова С.Е. Регистрация слизистого споровика *Sphaeromyxa elegini* (Мухоспореа) у наваги дальневосточной (*Eleginus gracilis*) прибрежных вод юго-востока о. Сахалин // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2011а. – Вып. 20. – С. 72-74.
- Фролова С.Е. К фауне микоспоридий (Мухоспореа) камбалы *Hippoglossoides elassodon* (Pleuronectidae) // Изв. ТИНРО. – 2011б. – Т. 167. – С. 190-196.
- Черноиванова Л.А. Рост наваги *Eleginus gracilis* Амурского залива (Японское море) // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 100-104.
- Швыдкий Г.В., Калчугин П.В. Особенности сезонного распределения красного окуня (*Sebastes owstoni* Jordan et Thompson, 1914) в водах российского Приморья // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 178-181.
- Шедько М.Б., Асеева Н.Л. Микоспоридии рода *Muxobolus* Bütschli (Мухоболidae: Мухоспореа) – паразиты кефалевых рыб (Mugilidae) юга Дальнего Востока России // Современное состояние водных биоресурсов: материалы научной конференции, посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. – Владивосток: ТИНРО-центр. – 2008. – С. 316-320.
- Шульман С.С. Паразитофауна сельди, корюшки и наваги Белого моря // Тр. Карело-финск. фил. АН СССР. Сер. паразитол.– 1956. – Т. 4. – С. 50-67.
- Шульман С.С. К вопросу о патогенности слизистого споровика *Muxobolus exiguus* и связанных с ним эпизоотий // Изв. ВНИОРХ. – 1957. – Т. 42. – С. 328-329.
- Шульман С.С. Микоспоридии фауны СССР. – М.-Л.: Наука, 1966. – 507 с.
- Шульман С.С. Перспективы исследования микоспоридий морских рыб // Вопросы морской паразитологии. – Киев. – 1970. – С.139.
- Шульман С.С. Микоспоридии рода *Kudoa* (Multivalvulida, Мухоспоридия) Атлантики // Проблемы зоологии. – Л. – 1976а. – С. 89-92.
- Шульман С.С. Многостворчатые микоспоридии и их значение в рыбной промышленности // Материалы II Всесоюз. съезда протозоологов. – Киев. – 1976б. – Ч. 1. – С. 162-163.
- Шульман С.С. Результаты исследования многостворчатых микоспоридий *Multivalvulea* (Мухоспоридия, Спидоспоридия) Тихого океана // Морфология, систематика и эволюция животных. – Л. – 1978. – С. 37-39.

- Шульман С.С., Донец З.С., Ковалева А.А. Класс миксоспоридий (Myxosporrea) мировой фауны. – С.-Пб.: Наука, 1997. – Т. 1. Общая часть. – 567 с.
- Шульман С.С., Ковалева А.А. Новые представления о макросистеме миксоспоридий // Паразитология и патология морских организмов. Матер. IV симп. – Калининград. – 1987. – С. 126-129.
- Шульман С.С., Ковалева А.А., Дубина В.Р. Новые миксоспоридии рыб шельфов Атлантического океана у побережья Африки // Паразитология. – 1979. – Т. 13. – Вып. 1. – С. 71-79.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. Паразиты рыб Белого моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 198 с.
- Юнчис О.Н. Некоторые особенности биологии миксоспоридий // Тез. докл. 6 Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб. – М. – 1974. – С. 306—308.
- Юнчис О.Н. Некоторые особенности эпизоотологии миксоспоридиозов // Биологические основы рыбоводства: паразиты и болезни рыб. – М.: Наука, 1984. – С. 127-129.
- Юрашно В.М. Новое о миксоспоридиях рыб Черного моря // Паразитология. – 1988. – Т. 22. – Вып. 6. – С. 521-524.
- Юрашно В.М., Мальцев В.Н. Новые сведения о миксоспоридиях (Protozoa: Myxosporrea) кефалевых рыб в бассейне Атлантического океана // Экология моря. – 2002. – № 61. – С. 39-42.
- Amors G.C., Grasia M.P., Amigo J.M., Mallo P.A., Salvado H. *Sphaeromyxa balbiani* Thel., 1892 (Myxozoa, Myxosporrea: Bivalvulida) a parasite of *Cepola macrophthalma* L., 1758 // Eur. J. Protistol. – 1995. – Vol. 31. – No. 4. – P. 403.
- Arai J., Matsumoto K. On a new Sporozoa *Hexacapsula neothunni* gen. et sp. nov. from the muscle of yellowfin tuna *Neothunnus macropterus* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1954. – Vol. 18. – No. 7. – P. 293-299.
- Aseeva N.L. Myxosporidia from fish of Peter the Great Bay (Japan Sea) // Abst. 3rd Int. Symp. «Aquatic animal health». – Baltimore (USA). – 1998. – P. 3.
- Aseeva N.L. Infection of fish by Myxosporidian parasites in dependence on hosts ecology // Abst. 8th PICES Ann. Meet. Vladivostok (Russia). – 1999. – P. 96-97.
- Aseeva N.L. Infection of salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and *Oncorhynchus keta*, by Myxosporidia parasites in the Japan Sea // Proceedings of the North-east Pacific Pink and Chum Salmon Workshop. – Seattle (USA). – 2001. – P. 147-148.
- Aseeva N.L. New species of myxosporreans (Myxozoa: Myxosporrea) from sculpins of the northwestern (Japan Sea) // Acta Parasitologica. – 2002. – Vol. 47. – No. 3. – P. 179-189.
- Aseeva N.L. New species of myxosporrean (Myxozoa: Myxosporrea) parasites of *Ceratomyxa* from fishes of Peter the Great Bay (Japan Sea) // J. Parasitol. – 2003. – Vol. 89. – No. 6. – P. 1172-1180.

- Aseeva N.L. New species of myxosporidian from genus *Kudoa* (Myxozoa; Multivalvulida) found in muscles of some fishes of the Japan Sea // Vestnik zoologii. – 2004. – Vol. 38. – No. 2. – P. 31-37.
- Aseeva N.L., Zuenko Y. I. Year-to year changes of terms of Myxosporidia breeding in dependence on thermal conditions in Peter the Great Bay // Abstracts of Workshop «Global change studies in the Far East». – September 11-15 2000. – Vladivostok, Russia. – 2000. – P. 7-8.
- Aseeva N.L., Zuenko Y.I. Year-to year changes of terms of Myxosporidia breeding depending on temperature conditions in Peter the Great Bay (Sea of Japan) // Reports of the workshop on the global change studies in the Far East. – 2003. – Vladivostok (Russia). – P. 225-230.
- Auerbach M. Cnidosporiden studien // Zool. Anz. – 1909a. – Bd. 35. – S. 767-777.
- Auerbach M. Bemerkung über Myxosporidien heimischer usswasser fische // Zool. Anz. – 1909b. – Bd. 34. – S. 65-82.
- Auerbach, M. Biologische und morphologische Bemerkungen über Myxosporidien // Zool. Anz. – 1909c. – Bd. 35. – S. 57-63.
- Auerbach M. Die Sporenbildung von *Zschokkella* und die System der Myxosporidien // Zool. Anz. – 1910. – Bd 35. – S. 240-256.
- Awakura T. Parasitology of masu salmon, *Oncorhynchus masou*, in northern Japan // Physiol. Ecol. Japan, Spec. – 1989. – Vol. 1. – P. 605-614.
- Awakura T., Kojima H., Sugiwaka K., Ogawa T. Studies on parasites of masu salmon, *Oncorhynchus masou* – III *Myxobolus* (Protozoa: Myxosporidia) found in spinal cord // Sci. Rep. of the Hokkaido Salmon Hatchery. – 1982. – No. 37. – P. 37-47.
- Awerinzew S. Studien über parasitische Protozoen der tropischen Region Africas II // Zool. Anz. – 1913. – Bd. 23. – S. 199-204.
- Bauer G. Die Histologie der Harnblase von *Esox lucius* und die histologisch-pathologischen Veränderungen der selben hervorgerufen durch *Myxidium liberkuhni* (Bütschli) // Zool. Jb. Anat. – 1921. – Bd. 43. – P. 150-170.
- Bond F. The seasonal incidence of Myxosporidian parasites infecting *Fundulus heteroclitus* (Linn.) // Trans. Amer. Microsc. Soc. – 1939. – Vol. 58. – No. 2. – P. 156-163.
- Cooper, J.A., Chapleau F. Monophyly and intrarelationships of the family Pleuronectidae (Pleuronectiformes), with a revised classification // Fish. Bull. – 1998. – Vol. 96. – No. 4 – P. 686-726.
- Davis H.S. Myxosporidia of the Beaufort Region: Asystematic and biological study // Wash. Bull. US. Bur. Fish. – 1917. – Vol. 35. – P. 203-243.
- Dunkerly L.S. The development and relationships of myxosporidia // Quart. J. Microsc. Sci. – 1925. – New. ser. – № 274. – Vol. 60. – P. 185-216.
- Doflein F. Fortschritte auf dem Gebiete der Myxosporidienkunde Zusammenfassende Uebersicht // Zool. Zentrbl. – 1899. – Bd. 6. – S. 361-379.

- Egusa S., Jyo Y., Oka H., Ikata K. Skin disease of *Mugil cephalus* due to *Myxobolus* sp. (Myxozoa: Myxobolidae) // Fish Pathol. – 1989. – Vol. 24. – P. 59-60.
- Egusa E., Maeno Y., Sorimachi M. A new species of Myxozoa, *Myxobolus episquamalis* sp. nov., infecting the scales of the mullet, *Mugil cephalus* L. // Fish. Pathol. – 1990. – Vol. 25 – No. 2. – P. 87-91.
- Erwin D.H. The Great Paleozoic Crisis. Life and Death in the Permian. – Columbia Univ. Press. – 1993. – 327 p.
- Gracia M.P., Maíllo P.A., Amigó J.M., Salvadó H. Ultrastructural study of *Sphaeromyxa balbiani* Thélohan, 1892 (Myxozoa, Myxosporea: Bivalvulida), a parasite of *Cepola macrophthalmala* Linnaeus, 1758 // Acta protozool. – 1997. – Vol. 36. – Nr. 2. – P. 171-179.
- Forrester C. R. The relation of stokk dently to "milkenss" of lemon sole // Fish. Res. Board. Canada. Pac. Prog. Rept. – 1956. – No. 105. – P. 11.
- Fujita T. Notes on a new sporozan parasites of fishes // Zool. Anz. – 1912. – Bd. 39. – No. 7. – S. 259-262.
- Fujita T. Studies on Myxosporidia of Japan // J. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ. – 1923. – Vol. 10. – P. 191-248.
- Jameson A. P. Myxosporidia from Californian fishes // J. Parasitol. – 1929. – Vol. 16. – No. 2. – P. 59-68.
- Jameson A.P. Note of California Myxosporidia // J. Parasitol. – 1931. – Vol. 18. – No. 2. – P. 59-68.
- Kabata Z. Five new species of Myxosporidia from marine fishes // Parasitology. – 1962. – Vol. 52. – P. 177-186.
- Kalavati C., MacKenzie K. The genera *Ceratomyxa* Thélohan, 1892, *Leptotheca* Thélohan, 1895 and *Sphaeromyxa* Thélohan, 1892 (Myxosporea: Bivalvulida) in gadid fish of the Northeast Atlantic // Systematic Parasitology. – 1999. – Vol. 43. – Iss. 3. – P. 209-216.
- Karlsbakk E., Køie M. Morphology and SSU rDNA sequences of *Ortholinea orientalis* (Shul'man and Shul'man-Albova, 1953) (Myxozoa, Ortholineidae) from *Clupea harengus* and *Sprattus sprattus* (Clupeidae) from Denmark // Parasitology Research. – 2011. – Vol. 109. – Iss. 1. – P. 139-145.
- Kent M.L., Higgins M., Whitaker D.J., Yokahama H. Proliferative kidney disease and *Sphaerospora oncorhynchi* in wild-caught salmonids from the Putledge River system Vancouver Island, British Columbia // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. – 1995. – Vol. 52. – P. 13-15.
- Khan R.A., Bowering W.R., Burgeois C., Lear H.P., Pippy J.H. Myxosporean parasites of marine fish from the continental shelf of Newfoundland and Labrador // Can. J. Zool. – 1986. – Vol. 64. – Iss. 10. – P. 2218-2226.
- Kpatcha T.K., Diebakate C., Toguebaye B.S. Myxosporidia (Myxozoa, Myxosporea) of the genera *Sphaeromyxa* Thélohan, 1892, *Myxidium* Bütschli, 1892, *Zschokkella* Auerbach, 1910, *Bipteria* Kovaljova, Zubtchenko & Krasin, 1983 and *Leptotheca* Thélohan, 1895 parasites of fish

- from the coast of Senegal (West Africa) // J. Afr. Zool. – 1996. – Vol. 110. – P. 309-317.
- Kudo R.A. Studies on Myxosporidia. A synopsis on genera and species of Myxosporidia // III. Biol. Monogr. – 1919 (1920). – Vol. 5. – No. 3-4. – 265 p.
- Kudo R.A. Taxonomic consideration of Myxosporidian // Trans. Amer. Micr. Soc. – 1933. – Vol. 52. – P. 195-216.
- Léger L. Myxosporidies nouvelles, parasites des poissons // Ann. Univ. Grenoble. – 1906. – T. 18. – P. 267-272.
- Léger L. Sur la multiplication endogene de *Chloromyxum truttae* Leger Myxosporidie billaire de la truite // C.R. Acad. Sci. – 1920. – Vol. 171. – P. 973-975.
- Lom J. Notes on the ultrastructure and sporoblast development in fish parasiting myxosporidian of the genus *Sphaeromyxa* // Z. Zellforsch. – 1969. – Vol. 97. – S. 416-437.
- Lom J. Morphology and ultrastructure of *Sphaeromyxa noblei* sp. n. (Myxozoa), parasite of *Heteroclinus whiteleggii* (Pisces) from Australian New South Wales coast // Folia parasitol. – 2004. – Vol. 51. – Iss. 1. – P. 19-26.
- Lom J, Dyková I. Myxozoan genera: definition and notes on taxonomy, life-cycle terminology and pathogenic species // Folia Parasitol. – 2006. – Vol. 53. – Iss. 1. – P. 1-36.
- Lubat V., Radujović B., Marques A., Bouix G. Parasites des poissons marins du Montenegro: Myxosporidies // Acta Adrait. – 1989. – Vol. 31. – P. 31-50.
- Maeno Y., Sorimachi M., Ogawa K., Egusa S. *Myxobolus spinacurvatura* sp. n. (Myxosporidia: Bivalvulida) parasitic in deformed mullet, *Mugil cephalus* // Fish Pathology. – 1990. – Vol. 25. – No. 1. – P. 37-41.
- Marin M., McGeorge J., Morris D., Kent E. Comparative studies of KX and *Sphaerospora* spp. from salmoning using lectin and monoclonal antibody staining techniques // J. Fish. Diseases. – 1997. – No. 4. – P. 41-47.
- Markiw M. E. Portals of entry for salmonid whirling disease in rainbow trout // Diseases of Aquatic Organisms. – 1989. – Vol. 6. – No. 1. – P. 7-10.
- Matbouli M., Hoffmann R.W., Mandok C. Light and electron-microscopic observations on the route of the triactinomyxon-sporoplasm of *Myxobolus cerebralis* from epidermis into rainbow-trout cartilage // J Fish Biol. – 1995. – Vol. 46. – No. 6. – P. 919-935.
- Meglitsch P.A. Some coelozoic Myxosporidia from New Zeland fishes. I. General and family Ceratomyxidae // Trans. Roy. Soc. New Zealand. – 1960. – Vol. 88. – P. 256-356.
- Mitchell L.G., Listebatarger J.K., Bailey W.C. Epizootiology and histopathology *Chloromyxum trjugum* (Myxosporidia) in centrarchid fishes from Loma // J. Wildlife Diseases. – 1980. – Vol. 16. – No. 2. – P. 233-236.
- Mozar M., Noble E.R. The genus *Leptotheca* (Protozoa: Myxosporidia) in macrourid fishes and sablefish, *Anaplopoma fimbria* // J. Protozool. – 1976. – Vol. 23. – No. 4 – P. 490-492.

- Nagasawa K., Urava S., Awakura T. A checklist and bibliography of Salmonids of Japan // Sci. Rep. of the Hokkaido Salmon Hatchery. – 1987. – No. 41. – P. 1-71.
- Noble E.R. Myxosporidia from the pool fishes of California // J. Parasitol. – 1939. – Vol. 25. – No. 4. – P. 356-364.
- Noble E.R. On distribution relationships between California tide pool fishes and their Myxosporidian (Protozoan) parasites // J. Parasitol. – 1941. – Vol. 27. – No. 5. – P. 409-415.
- Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J. An introduction to myxozoan evolution, ecology and development / In: Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J. Myxozoan evolution, ecology and development. – Cham, Switzerland: Springer Intern. Publ., 2015. – P. 1-20.
- Parisi B. Primo contributo alla distribuzione geographica dei Missosporidi in Italia (Milano) // Atti Soc. Ital. Sci. nat. – 1912. – T. 50. – P. 283 -290.
- Pfeiffer L. Die Parasitismus des Epithelcarcinoms sowie der Sarco-, Micro- and Myxosporidien in Muskelgewebe // Zbl. Bacteriol. u. Parasitenk. – 1983. – Bd. 14. – S. 118-130.
- Rocha S., Casal G., Al-Quraishy S., Azevedo C. Morphological and ultrastructural a redescription of *Chloromyxum leydigi* Mingazzini, 1890 (Myxozoa: Myxosporia), type species of the genus, infecting the gall bladder of the marine cartilaginous fish *Torpedo marmorata* Risso (Chondrichthyes: Torpedinidae), from the Portuguese Atlantic coast // Folia parasitol. – 2014. – Vol. 61. – Iss. 1. – P. 1-10.
- Schuberg A., Schoroder O. Myxosporidian aus dem Nervensystem und der Haut der Bachforelle (*Myxobolus neurobius* n. sp. und *Henneguya nusslini*) // Arch. Protistenk. – 1905. – Bd. 6. – S. 61-110.
- Sitta-Bobadilla A., Alvarez-Pellitero P. Revised classification and key species of the genus *Sphaerospora* Davies, 1917 (Protozoa: Myxosporia) // Research and Reviews in Parasitology. – 1994. – Vol. 54. – No. 2. – P. 67-80.
- Stefan H. Inwasja sporowica *Myxobolus* w mozgu karpia (*Cyprinus carpio* L. // Wiad. Parasitol. – 1970. – Vol. 16. – No. 4. – P. 491-493.
- Thélohan, P. Observations sur les myxosporidies et essai de classification de ces organismes // Bulletin de la Société Philomatique de Paris. – 1892. – Vol. 4. – P. 165-178.
- Thélohan P. Recherches sur les Myxosporidies // Bull. Sci. Fr Belg. – 1895. – T. 26. – P. 100-394.
- Tripathi Y. R. Some new Myxosporidia from Plymouth with a proposed new classification of the order // Parasitology. – 1948. – Vol. 39. – P. 110-118.
- Uspenskaya A. V. Alternation of actinosporean and myxosporian phases in the life cycle of *Zschokkella nova* (Myxozoa) // Journ. Eukariot. Microbiol. – 1995. – Vol. 42. – P. 665-668.
- Wolf K., Markiw M. E. Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts // Science. – 1984. – Vol. 225. – P. 1449-1452.

-
- Yokoyama H., Ogawa K., Wakabayashi H. Involvement of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: Annelida) in the transmission of *Hoferellus carassii* (Myxosporea: Myxozoa), the causative agent of kidney enlargement disease (KED) of goldfish *Carassius auratus* // Fish Pathology. – 1993. – Vol. 28. – No. 3. – P. 135-139.
- Yoshino T. P., Noble E. R. Myxosporidia of macrurid fishes from Southern California and Mexico // Parasitology. – 1973. – Vol. 59. – No. 5. – P. 844-850.
- Yukio M.S., Minoru Y.S. Skeletal abnormalities of fishes caused by parasitism of Myxosporea // NOAA Techn. Rept NMFS. – 1992. – № 111. – P. 113-118.
- Zhao Y., Zhou Y., Kent M.I., Whipps C.M. Replacement of the preoccupied name *Davisia* Laird 1953 and description of a new myxozoan species (Myxosporea: Sinuolineidae) from *Sebastiscus marmoratus* (Cuvier, 1829) in the East China Sea // J. Parasitol. – 2008. – Vol. 94. – Iss. 1. – P. 269-279.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	7
ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКСОСПОРИДИЙ ЯПОНСКОГО МОРЯ	24
ГЛАВА 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ МИКСОСПОРИДИЙ РЫБ СЕВЕРОЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ	26
ГЛАВА 4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКСОСПОРИДИЙ ПО ХОЗЯЕВАМ	149
4.1. Характеристика фауны миксоспоридий различных систематических групп рыб-хозяев	149
4.2. Встречаемость миксоспоридий у различных видов, родов и семейств	195
ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ МИКСОСПОРИДИЙ РЫБ	197
5.1. Особенности жизненных циклов миксоспоридий	197
5.2. Приспособление миксоспоридий к заражению рыб	200
ГЛАВА 6. ПАТОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ МИКСОСПОРИДИЙ НА ОРГАНИЗМ ХОЗЯЕВ	205
ЛИТЕРАТУРА	212

Научное издание

*Надежда Леонидовна Асеева,
Алексей Васильевич Ермоленко,
Марина Борисовна Шедько*

**МИКСОСПОРИДИИ
(МУХОЗОА, МУХОСПОРЕА)
МОРСКИХ И ПРОХОДНЫХ РЫБ
БАССЕЙНА ЯПОНСКОГО МОРЯ**

Монография

Утверждено к печати ФНЦ Биоразнообразия
Дальневосточного отделения
Российской академии наук

*Художник Г.П. Писарева
Оператор верстки Т.В. Волкова*

Отпечатано с оригинал-макета, изготовленного
в ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН

ISBN 978-5-6048441-0-6



9 785604 844106

Подписано к печати 17.06.2022 г.
Формат 60×84/16. Усл. п. л. 13.4. Уч.-изд. п.л. 12.18
Тираж 300 экз. Заказ 13

Отпечатано
ИП Мироманова И.В.
690106, г. Владивосток, ул. Нерчинская, 42-102

