



УДК 576.8:[639.2+639.32]

МИКСОСПОРИДИИ РОДА *KUDO*A (МУХОСПОРЕА, KUDOIDAE) РЫБ МИРОВОЙ ФАУНЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РЫБНОГО ПРОМЫСЛА И МАРИКУЛЬТУРЫ: ОБЗОР

© 2017 г. **В. М. Юрахно**, канд. биол. наук, с. н. с.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

E-mail: viola_taurica@mail.ru

Поступила в редакцию 05.07.2017 г. Принята к публикации 18.12.2017 г.

Проанализированы данные литературы и многолетние собственные сборы по миксоспоридиям рода *Kudoa* рыб мировой фауны. Рассмотрены специфика паразитов, локализация их в теле хозяина, распространение в различных водоёмах планеты. Перечислены патогенные виды, паразитирующие в ценных в пищевом отношении видах рыб Мирового океана и наносящие урон рыбному промыслу и марикультуре. Указано негативное влияние этих паразитов на своих хозяев на организменном, тканевом и биохимическом уровне. Даны показатели заражённости и отмечены её сезонные изменения для некоторых видов рыб, а также зависимость заражённости от их пола. Описана симптоматика кудоозисов в природе и марикультуре. Рассмотрены мероприятия, направленные на уменьшение урона, наносимого многостворчатыми миксоспоридиями.

Ключевые слова: Muxosporaea, *Kudoa*, кудоозис, болезни, рыба, мировая фауна

Представители рода *Kudoa* (Muxozoa: Multivalvulida: Kudoidae) являются многостворчатыми миксоспоридиями — чрезвычайно своеобразной группой исключительно паразитических организмов. К настоящему времени известно 133 представителя рода, из которых 99 идентифицированы до вида и 34 указаны как *Kudoa* sp. [8]. Большинство из них встречены в нескольких сотнях видов рыб-хозяев. Единственный не идентифицированный до вида представитель рода, поражающий не рыб, найден в щупальцах гигантского осьминога *Paroctopus dofleini* [51]. Изучение паразитов рода *Kudoa* имеет несомненный теоретический интерес в свете новых данных, касающихся участия промежуточного хозяина в жизненном цикле миксоспоридий, отнесения слизистых споровиков из разряда простейших к примитивным многоклеточным животным, новых находок миксоспоридий в головоногих моллюсках, насекомых и теплокровных животных, включая чисто наземные формы. Заслуживает внимания и пересмотр систематики сем. Kudoidae: в результате учёные, основываясь на молекулярно-биологических данных, пришли к заключению, что все многостворчатые миксоспоридии, имеющие четыре створки и более, относятся к роду *Kudoa*.

Своевременность обнаружения миксоспоридий данного рода имеет важное практическое значение, поскольку они могут портить товарный вид рыбной продукции, гидролитически разжижая мышцы рыб либо придавая им вид червивых за счёт образования в мышечной ткани многочисленных цист. В таких случаях целые партии товара подлежат выбраковке и утилизации в технических целях. Кроме того, *Kudoa* могут вызывать кудоозисы — заболевания, приводящие к истощению и даже смерти рыб (проблема особенно характерна для марикультурных хозяйств). Стирание границ естественного ареала *Kudoa* при перемещениях посадочного материала также представляет существенную проблему.

В основу работы положены собственные материалы по микроспоридиям рыб Чёрного, Азовского и Средиземного морей, а также Атлантического и Индийского океанов, собранные в 1987–2017 гг. Исследовано более 11 000 экз. рыб 95 видов. Материал собран методом неполных паразитологических вскрытий и обработан по общепринятой методике. Рассчитаны экстенсивность (ЭИ) и интенсивность (ИИ) инвазии и индекс обилия (ИО). Проанализированы также наиболее значимые данные литературы об экологии, географии и патогенезе микроспоридий рода *Kudoa*.

Всего найдено 12 видов микроспоридий рода *Kudoa* (*K. alliaris* Kovaleva, Shulman & Yakovlev, 1979 [5], *K. clupeidae* (Hahn, 1917), *K. histolytica* (Perard, 1928), *K. mirabilis* Naidenova and Gaevskaya, 1991, *K. nova* Naidenova, 1975, *K. paniformis* Kabata and Whitaker, 1981, *K. rosenbuschi* (Gelormini, 1943), *K. stellula* Yurakhno, 1991, *K. thyrssites* (Gilchrist, 1924), *K. trifolia* Holzer, Blasco-Costa, Sarabeev, Ovcharenko and Balbuena, 2006, *K. unicasula* Yurakhno, Ovcharenko, Holzer, Sarabeev and Balbuena, 2007, *K. inornata* Dykova, Buron, Fiala and Roumillat, 2009) и 2 *Kudoa* spp. Виды *K. stellula* и *K. unicasula* описаны как новые.

Собственные исследования заражённости и характера паразитирования микроспоридий рода *Kudoa* в промысловых видах рыб. В 1986 г. мы впервые отметили паразитов этого рода в рыбесабле *Trichiurus lepturus*, выловленной в Индийском океане у берегов Йемена. Этот вид (*K. mirabilis*) был описан в 1991 г. Н. Н. Найдёновой и А. В. Гаевской [6]. Целенаправленные исследования микроспоридий данного рода в океанической и морской рыбе, поступающей на рынки Севастополя и Днепропетровска, были проведены позднее [1–3, 9–13, 53]. В 1990-е гг. для обнаружения микроспоридий рода *Kudoa* исследованы атлантическая пелагида *Sarda sarda*, атлантическая скумбрия *Scomber scombrus*, восточная скумбрия *S. japonicus*, макрелевидный тунец *Auxis thazard*, обыкновенная или европейская ставрида *Trachurus trachurus*, океаническая ставрида *T. picturatus*, капская ставрида *T. capensis* и серебристый пагель *Pagellus acarne* из Центрально-Восточной и Юго-Восточной Атлантики [11].

В 2004–2005 гг. рыба поступала из различных регионов Атлантического (восточная скумбрия *S. japonicus*, патагонская или аргентинская мерлуза *Merluccius hubbsi*, южная путассу *Micromesistius australis*) и Тихого (орегонская или тихоокеанская мерлуза *M. productus*) океанов, а также из Азовского моря (бычки кругляк *Neogobius melanostomus*, песочник *N. fluviatilis*, ратан *N. ratan* и мартовик *Mesogobius batrachocephalus*) [11].

Три вида микроспоридий рода *Kudoa*, найденные в вышеуказанных хозяевах, представляли собой формы, вызывающие посмертное разжижение (гидролиз) мышечной ткани хозяина. *K. histolytica* и *K. thyrssites* встречались диффузно. *K. paniformis* локализовался в мышцах в виде псевдоцист. *K. histolytica* обнаружены в представителях семейства скумбриевых рыб со сходными средними значениями ЭИ — 13 % у пелагида, 14 % у макрелевидного тунца и 15 % у скумбрий. Выборки рыб могли быть как незаражёнными, так и имеющими довольно высокие показатели ЭИ — до 27 % у пелагида, 30 % у тунца и 36 % у скумбрий.

Качество свежемороженого мяса рыб-хозяев *K. histolytica* было удовлетворительным, однако после неоднократной дефростации в ходе эксперимента оно резко ухудшалось: мясо приобретало вид бесструктурного образования слизистой консистенции [1, 2, 11]. Такое бесформенное мясо встречено и в копчёной скумбрии, ставшей совершенно непригодной для употребления в пищу. Потреблённое нами гистологическое мясо хорошо прожаренной скумбрии в 1998 г. вызвало пищевое отравление со всеми характерными его признаками — тошнотой, рвотой, расстройством желудка, ознобом и головной болью. Вскрытые в 2005 г. 15 экз. восточной скумбрии оказались свободными от *K. histolytica*.

В тихоокеанской мерлузе *K. thyrssites* всегда обнаруживали совместно с *K. paniformis*. В среднем 87 % рыб были заражены *K. paniformis*, в некоторых пробах ЭИ достигала 100 %. Показатели встречаемости *K. thyrssites* варьировали от 13 до 37 %, что соответствовало значениям и смешанной инвазии. Качество мяса поражённой мерлузы было низким, и при раздавливании мышцы пенились. Многочисленные пузырьки газа наряду с большим количеством влаги создавали плохую видимость при исследовании мышечной ткани компрессорным методом. Цисты *K. paniformis* в такой рыбе не обнаружены.

Остальные 3 вида из найденных в промысловых рыбах миксоспоридий (*K. rosenbuschi*, *K. alliardia* и *K. nova*) относятся к формам, чаще всего образующим псевдоцисты и не вызывающим лизиса тканей рыб после их гибели. *K. rosenbuschi* обнаружена у 38,6 % патагонских или аргентинских мерлуз при максимальном значении ЭИ 70 % в отдельных пробах [11]. Следует отметить более крупные, чем известны в литературе, размеры псевдоцист *K. rosenbuschi* (0,75–1,25 × 5,00–11,00 мм), не сильно портящих товарный вид рыбы: они имели небольшие размеры, бежевый цвет (не старые цисты) и встречались в незначительном количестве (2–3 цисты в рыбе). *K. alliardia* найдена у 82,4 % южной путассу. Интенсивность инвазии варьировала от 1 до 18 цист в одной рыбе. Цисты были сгруппированы в агрегаты, имели кремово-жёлтый цвет и размеры до 23 мм. Очень хорошо заметные визуально, они портили товарный вид рыбы-хозяина.

K. nova обнаружена как в океанической рыбе, так и в азовских бычках. Белые псевдоцисты миксоспоридии в океанических рыбах имели округлую форму и были хорошо заметны, хотя встречались единично. Их диаметр достигал 2,5 мм в обыкновенной или европейской ставриде и 4,5 мм — в океанической. В мышцах бычков псевдоцисты *K. nova* имели веретеновидную или червеобразную форму и размеры 0,20–0,75 × 1,10–4,50 мм либо были более прозрачными, лентовидными и имели размеры 0,2–0,3 × 4,0–7,0 мм. Такие цисты, как правило, довольно трудно заметить в рыбе визуально, и они не портят её товарный вид. *K. nova* встречена в среднем у 7 % всех видов ставрид и у 2 % серебристого пагеля. Наиболее полно этот вид изучен нами из бычковых рыб [3, 10]. Установлено, что самые высокие показатели заражённости характерны для кругляка (средняя ЭИ = 69 %, ИО = 2,54) и песочника (ЭИ = 65 %, ИО = 2,5).

Наименее заражён *K. nova* ратан (ЭИ = 56 %, ИО = 1,54). Мартовик был свободен от данного паразита. В целом заражённость самок выше, чем самцов. Так, было заражено 72 % самок кругляка с ИО 2,65, тогда как среди самцов — только 58 % с ИО = 2,08. Наивысшие показатели заражённости бычков — в лиманах. Например, песочник, выловленный у пгт Кирилловка, заражён на 100 % при ИО = 4,33, тогда как у Керчи его заражённость почти вдвое ниже (ЭИ = 58 %, ИО = 2,0). Довольно высока заражённость бычков у Мариуполя (ЭИ = 82 %, ИО = 2,0 для ратана, 80 % и 5,25 — для кругляка). Наименее заражёнными были бычки у Геническа (ЭИ=48 %, ИО = 1,09 для кругляка) и Бердянска (ЭИ = 57 %, ИО = 1,28 для ратана). Вид *K. nova* встречали круглогодично. При учёте только визуально видимых псевдоцист или диффузной инфильтрации максимум инвазии бычка-кругляка приходился на лето, а ратана — на весну, тогда как учёт полной картины заражённости приготовлением слепых мазков показал у кругляка наивысшую долю инфицированных рыб зимой.

K. nova исследовали не только в рыночной продукции, но также в рыбах из различных районов Чёрного (о. Змеиный, Севастополь, Карадаг, Каркинитский залив) и Азовского (Сиваш, Обиточный и Таганрогский заливы) морей. Многолетние данные о сезонной встречаемости *K. nova* в бычковых рыбах разных размеров и полов получены при вскрытии 2338 экз. рыб. Цисты в черноморских рыбах найдены не были, паразит встречался исключительно в виде диффузной инфильтрации. Последнее наводит на мысль о том, что *K. nova* является сборным видом и что в Атлантике, Азовском и Чёрном морях встречаются, возможно, разные, близкородственные виды *Kudoa*, сходные по морфологии спор. Чтобы проверить, достоверно ли данное предположение, необходимо провести молекулярно-биологическое исследование черноморских форм у берегов Крыма и в Атлантическом океане. Генетическое исследование азовского вида *K. nova* проведено нами ранее [37]. Молекулярно-биологическое исследование *Kudoa* из мышц черноморского бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* от берегов Синопа, поначалу определённого как *K. nova*, выполнено турецкими учёными во главе с профессором Ахметом Озером при нашем участии, и в настоящее время идёт описание нового вида, морфологически и генетически близкородственного *K. nova*.

Единичные споры *K. thyrssites* найдены в мышцах в 1 из 9 исследованных обыкновенных ставрид *Trachurus trachurus*, выловленных в Тирренском море у берегов Неаполя (Италия) в июне 2006 г.

Ещё два вида миксоспоридий рода *Kudoa*, паразитирующих в мускулатуре промысловых видов рыб, которые обитают у атлантического побережья США, были исследованы осенью 2006 г. *K. clupeiidae* найдена в 6 из 6 исследованных атлантических менхэденов *Brevoortia tyrannus* в виде единичных белых веретеновидных цист длиной 3,0–3,5 мм, шириной 0,3 мм, плохо заметных, т. к. они похожи на жировую ткань. Также исследована *K. inornata* от пятнистого крокера *Cynoscion nebulosus*, все 15 экземпляров которого оказались заражёнными данным видом миксоспоридий. Последний вид встречался в виде диффузной инфильтрации, похожей на длинные белёдые тяжи, а ИИ составляла единичные споры в мазке. Возможно, эти миксоспоридии при высоких показателях интенсивности инвазии также могут вызывать изменение качества мяса рыб.

Таковы итоги нашего исследования мышечных кудоозисов некоторых морских промысловых видов рыб, поражённых миксоспоридиями девяти видов. Несмотря на то, что данные паразиты в ряде случаев портят товарный вид рыбной продукции, ухудшают её вкусовые качества и могут влиять на здоровье людей из-за сильных биохимических изменений в мышечных тканях рыб в результате их посмертного гистолиза, кудоозисная продукция порой не подвергается, к сожалению, соответствующему ветеринарному контролю и поступает в продажу.

K. unicapsula, *K. trifolia* и *K. stellula* паразитируют не в мышечной ткани, и их патогенное влияние на организм хозяев пока не выявлено. *K. unicapsula* встречается в мезентерии, кишечнике и пилорических придатках, а *K. trifolia* — в соединительной ткани селезёнки, почек, стенки кишечника, желчного пузыря, мезентерии и на жабрах одних и тех же хозяев-кефалей (головача *Liza ramada* и сингиля *L. aurata*) в Средиземном море у берегов Испании. *K. stellula* является паразитом почек атерины *Atherina hepsetus*, описанным нами в Чёрном море у Севастополя в 1991 г. и найденном позднее в Коктебеле.

Анализ опубликованной информации по миксоспоридиям рода *Kudoa*.

Пути попадания спор паразитов во внешнюю среду и в новых хозяев. Миксоспоридии данного рода — тканевые паразиты, поэтому большой интерес представляют пути попадания их спор во внешнюю среду и в новых хозяев:

1. Заражённая рыба погибает естественным путём, разлагается с высвобождением спор во внешнюю среду.
2. Заражённую рыбу поедают хищники (рыбы, кальмары, птицы). При этом часть спор сразу попадает в воду из разорванных тканей хозяина, часть может выходить во внешнюю среду с фекалиями хищников, часть служит непосредственным источником заражения хищника-рыбы, если среда его организма подходит для этого.
3. Споры высвобождаются естественным путём из язв живой рыбы (*K. clupeiidae*, *K. mirabilis*).
4. Заражение происходит путём поедания инвазированной икры рыб и высвободившихся из неё во внешнюю среду спор (*K. ovivora* Swearer and Robertson, 1999, *K. azevedoi* Mansour, Thabet, Chourabi, Harrath, Gtari, Omar and Hassine, 2013, *K. saudiensis* Mansour, Harrath, Abdel-Baki, Alwasel, Al-Quraishy and Al Omar, 2015).
5. Заражение может происходить и при поедании различных беспозвоночных животных, в первую очередь полихет и олигохет, чьё необходимое участие в жизненном цикле миксоспоридий в качестве промежуточных хозяев уже доказано примерно для 40 видов, подавляющее большинство которых являются пресноводными формами.

Жизненный цикл. Несмотря на то, что Kudoidae — широко распространённая и неплохо изученная группа миксоспоридий, жизненный цикл их до сих пор неизвестен. Последние исследования [14] показали, что Мухозоа, похожие по секвенциям 18S рДНК на представителей семейства Kudoidae, найдены лишь в одном виде полихет из более чем 20 семейств при низкой ЭИ (1 %) у берегов Чарлстона (США) в Атлантическом океане. Это пятая находка заражённых Мухозоа морских полихет. Филогенетический анализ показал, что промежуточными хозяевами морских миксоспоридий являются, как правило, полихеты, а пресноводных видов — олигохеты.

Гостальная специфичность. Из 99 идентифицированных видов рода *Kudova* моноксенными (встречающимися лишь в одном виде хозяев) являются 67 (68 %), олигоксенными (встречающимися в 2–5 хозяевах) — 20 (20 %), поликсенными (паразитирующими более чем в 5 хозяевах) — 12 (12 %) видов. Из 34 *Kudova* spp. моноксенны 29 (85 %), олигоксенны 4 (12 %) и поликсенны 1 (3 %) [8].

Тканевая специфичность. Традиционно *Kudova* ассоциируются с их локализацией в мышцах рыб, однако лишь 53 из 95 (56 %) идентифицированных видов микоспоридий паразитируют исключительно в мышечной ткани хозяев [8]. При этом 37 видов (39 %) рода никогда не встречаются в мышцах рыб, локализуясь на жабрах, в пищевode, кишечнике, пилорических придатках, печени, почках, мезентерии, яичниках, мочевом и жёлчном пузырях, сердце, мозгу или на поверхности тела. Пять видов (5 %) встречаются как в мышцах, так и в различных внутренних органах хозяев. Из 34 не идентифицированных до вида микоспоридий рода *Kudova* 21 (62 %) локализуется в мускулатуре рыб, 1 — как в мышцах, так и в других тканях и органах хозяина (3 %), остальные 12 (35 %) паразитируют в мозгу, жёлчном пузыре, почках, пищевode, мезентерии и брюшине, крови сердца и на жабрах.

Зоогеография. Микоспоридии *K. nova*, *K. thyrstites*, *K. iwatai* Egusa and Shiomitsu, 1983 и др. с широким кругом хозяев распространены в Мировом океане, остальные встречаются более локально. Из идентифицированных до вида *Kudova* в бассейне Индийского океана к настоящему времени известен 21 вид, Атлантического — 31, Тихого — 51, Южного — 2 вида. Из *Kudova* spp. в бассейне Индийского океана встречается 6, в Тихом океане — 8, в бассейне Атлантического океана — 18. В пресных водах в пресноводных видах хозяев лишь *K. eleotrisi* Siau, 1971 был найден в водоёме Джассин в Бенине (Африка), а *K. orbicularis* Azevedo, Rocha, Matos, Oliveira, Matos, Al-Quraishy and Casal, 2016 и *K. sp.* обнаружены в реках Бразилии — Амазонке и Токантинс [8].

Влияние паразитов рода *Kudova* на товарное качество рыбы, выловленной в дикой природе. Из всех видов микоспоридий рода *Kudova* наибольший ущерб при промысле рыбы в океане приносят лишь три — *K. paniformis*, *K. histolytica* и *K. thyrstites*. Последний вид встречается не только в природных популяциях хозяев, но и в выращиваемых на фермах рыбах, ощутимо вредя мариккультуре.

K. thyrstites значительно влияет на строение мышечных тканей хозяев путём их гистолиза. В марихозяйствах этот паразит вызывает ухудшение состояния и даже гибель выращиваемых рыб. Всё это послужило причиной глубокого изучения, особенно на протяжении последних 30 лет, зарубежными коллегами закономерностей паразитирования *K. thyrstites* у основных промысловых видов рыб. Отдельно следует выделить работы о заражённости *K. thyrstites* тихоокеанского хека *Merluccius productus* [31, 38, 45], обыкновенной корифены *Coryphaena hippurus* [32] и сельдевых рыб у берегов Австралии [33], атлантического лосося *Salmo salar* из вод Тихого и Атлантического океанов [24, 34, 43, 44], промысловых рыб Британской Колумбии [29]. Оказалось, что значения ЭИ *K. thyrstites* своих хозяев для каждого вида индивидуальны и могут иметь сезонные и региональные отличия. Высокие значения ЭИ этим паразитом отмечены у американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* (80–100 %), корифены *Coryphaena hippurus* (100 %), австралийской сардины *Sardinops sagax neopilchardus* (67–89 %), японского анчоуса *Engraulis japonicus* (50 %) и тихоокеанского хека *M. productus* (20–40 %). Низкая ЭИ констатирована у поллака *Pollachius pollachius* (2 %), голубого шпрота *Spratteloides robustus* (3 %), тихоокеанского малорота *Microstomus pacificus* (4 %), белобрюхой камбалы *Lepidopsetta bilineata* (8 %) и австралийского анчоуса *Engraulis australis* (12 %). У большинства видов рыб *K. thyrstites* встречался в виде многоочаговой инфекции, лишь у японского анчоуса отмечена низкая ИИ.

В заражённых рыбах присутствовали как спорулирующие, так и неспорулирующие плазмодии. При этом у австралийской сардины, считающейся главным хозяином *K. thyrstites* среди сельдевых рыб у берегов Австралии из-за его массовости и широкой распространённости, а также высоких показателей инвазии этим паразитом [33], наблюдали сезонные изменения в заражённости мышц плазмодиями на разной стадии развития. Так, в мае в районе Торбэй из 89 % заражённых рыб спорулирующие плазмодии несли в себе 49 % хозяев, в сентябре из 73 % инфицированных рыб — только 13 %. Однако в Кокбурн Соунд в эти же месяцы во всех 78 % заражённых хозяев обнаруживали только неспорулиру-

ющие плазмодии. *K. thyrssites* не встречался или имел низкие показатели инвазии в сельдевых рыбах с прибрежным или эстуарным обитанием.

Гистолиз мышечных тканей у сельдевых рыб был констатирован лишь в трёх хозяевах — австралийской сардине, голубом шпроте и японском анчоусе (несмотря на низкую ИИ последнего) и только при наличии зрелых спор. Лишь у 1 % наблюдали полное размягчение всей тушки. Гистолизные изменения в мышцах с неспорулировавшими или отспорулировавшими плазмодиями ранее не были отмечены. Размягчительные некрозы локализованы в хорошо определяемой визуальной зоне вокруг скоплений спор. Однако многие экземпляры рыб не были подвержены местному или общему гистолизу, несмотря на их заражённость спорулирующими плазмодиями *K. thyrssites*. По мнению австралийских учёных, это может быть обусловлено количеством плазмодиев, их размерами и стадией споруляции, а также условиями хранения рыбы после вылова [33].

K. thyrssites и связанная с ней проблема разжижения мышечной ткани наиболее хорошо изучены на примере тихоокеанского хека [38]. Несмотря на большие запасы, американская индустрия его использовала мало, т. к. эта рыба считалась непригодной в пищу из-за частого чрезмерного размягчения мышц при приготовлении. Перед учёными возникла задача уменьшения неблагоприятного воздействия паразита на мышечную текстуру хека во время его лова и обработки. Были изучены природа и степень аномальной текстуры мяса, определены способы утилизации заражённой рыбы [38]. Исследованы как свежая, так и мороженая рыба, приготовленная быстрым и медленным способом с помощью разных методов термической обработки. Проведены визуальное и микроскопическое обследование тканей хека, а также их биохимический анализ. Для оценки текстуры мышц использовали пять рангов: V — твёрдые; IV — нормальные; III — мягкие; II — чрезмерно мягкие; I — каша, паста. Категории I и II считали неприемлемыми. Степень поражённости рыбы определяли по заражённой площади филе: 1 — незначительная (менее 5 %); 2 — лёгкая (5–20 %); 3 — средняя (20–30 %); 4 — сильная (30–50 %); 5 — чрезмерная (более 50 %). Рыбы, отнесённые к категориям 3–5, считались явно заражёнными и легко выбраковывались на конвейере; они составляли 8 % заражённых рыб, или 2–3 % популяции хека. В середине 1980-х гг. количество явно заражённых рыб уменьшилось на 1 %. Это подтверждает, по нашему мнению, роль интенсивного вылова как биологической мелиорации, приводящей к оздоровлению популяций рыб (избавлению их от многостворчатых миксоспоридий) [4]. ЭИ и ИИ хека *K. thyrssites* широко варьировали от улова к улову и не были ассоциированы с районами промысла, глубиной и сезоном.

Биохимическое изучение повреждённой мышечной ткани хека показало наличие фермента, вызывающего протеолизис [38]. В ряде случаев даже у визуально не заражённых рыб протеолитическая активность фермента повышена на 30 %, а у сильно инвазированных особей — в среднем на 700 %, максимум — в 15–30 раз по сравнению с нормой. Уровень миофибрилярного протеина уменьшался на 11 %, саркоплазматического — увеличивался на 15 %, pH разжиженных мышц ниже нормы (6,48 против 6,67 соответственно).

В мышцах тихоокеанского хека *K. thyrssites* встречен в виде власовидных цист. Макроскопически они выглядят тёмными или белыми филаментами между миотомами и могут встречаться рассеянно либо скученно, в зависимости от степени заражённости хозяина. Цисты по-разному распределены в толще мяса (равномерно или нет), но приголовок и спинная часть рыбы обычно заражены значительно сильнее, чем хвостовая. Микроскопические методы показали, что цисты расположены внутри мышечной фибриллы и содержат мириады спор паразита. В тысячах случаев наблюдали цисты, выстроенные в ряд вдоль мышечной фибриллы, инвазирующие её целиком.

Тёмные или чёрные цисты оказались наиболее зрелыми и старыми. Они окрашены меланином — продуктом ответной реакции хозяина на присутствие в его тканях паразита. Очень старые цисты были пигментированы полностью и лишены спор, имели низкую протеолитическую активность, не приводящую к гистолизу. Однако среди них встречались и такие, которые сохраняли протеолитическую активность и портили товарный вид рыбы. Белые цисты оказались моложе и были наиболее активны протеолитически, что становилось главным источником нарушения текстуры тканей. Их значительно

труднее выявлять при визуальном обследовании. Микроскопические цисты оказывались обычно молодыми, активными и растущими [38].

Источником протеолитической активности являются не споры, а плазмодии *K. thyrssites*. А. Виллис впервые предположил [49], что данный паразит продуцирует энзим, который постоянно вымывается кровью хозяина из поражённого места и выводится с мочой из организма. После гибели хозяина в процессе хранения рыбы вокруг цист начинает образовываться и нарастать протеолитический прорыв. Протеолитическая активность первоначально локализована главным образом внутри стенок цисты, воздействие на мышечную массу — слабое. В процессе дальнейшей обработки, хранения, приготовления в пищу хека энзим выходит из цисты и разносится вокруг. Доля мышц, поврежденных энзимом, зависит от размеров, количества и типа цист, а также от температурных условий хранения рыбы.

Микроспоридии р. *Kudoja* чрезвычайно устойчивы к низким температурам и даже промораживанию [7]. Плазмодии *K. thyrssites* после неоднократного (до трёх раз) и продолжительного (до полугода) промораживания сохраняли свою жизнеспособность, активно двигались и приступали к спорообразованию. Быстро выловленный, обработанный и приготовленный хек имеет нормальную текстуру мяса.

При более детальном изучении морфологии спор из мышц хека выяснили, что в хозяине паразитируют два вида микроспоридий рода *Kudoja*: *K. thyrssites* и *K. paniformis* [28, 31]. Причём при смешанной заражённости наличие *K. paniformis* сильно коррелировало с нарушенной текстурой мышечной ткани, а присутствие *K. thyrssites* — слабо. Также установлено, что хек, добытый в южных районах, более заражён белыми цистами *K. paniformis*, чем хек из северных районов. Зависимости между размерами и полом рыбы и качеством текстуры мышц не наблюдали. При этом 18 % исследованных хеков не были заражены *Kudoja*, 65 % рыб содержали в мышцах менее 10 белых цист *K. paniformis*, 10 % — около 100. В то же время у 81 % рыб было менее 10 чёрных цист и лишь у 1 % — около 100. Спинная часть тела рыбы и приголовок имели большее количество белых цист и аномальное состояние мышечной ткани. В них *Kudoja* локализовались на 30 % чаще, чем в брюшной части рыбы.

Серьёзные заболевания промысловых видов рыб, среди которых «язвенная болезнь сельдёвых», вызывает ещё один вид микроспоридий — *K. clupeiidae* [40, 42]. Данный паразит встречается главным образом в мускулатуре атлантической сельди *Clupea harengus*, большеглазого помолоба *Alosa pseudoharengus*, летнего помолоба *A. aestivalis*, осеннего помолоба *A. mediocris*, менхэдена *Brevoortia tyrannus*, американской бельдюги *Macrozoarces americanus*, морского окуня *Sebastes paucispinis*. Районы обнаружения: Атлантическое побережье США (залив Мэн, Вудс-Хол, Чесапикский залив, Мэриленд, побережье штатов Массачусетс и Северная Каролина), Тихий океан (Южная Калифорния). Паразиты чаще локализуются в передней спинной области мускулатуры рыб, параллельно мышечным волокнам, в виде белых или желтоватых цист веретеновидной формы длиной до 5 мм. Наиболее часто *K. clupeiidae* поражает рыб младших возрастных групп (длиной 7,5–12,5 см), в этот период заражение полностью внутримышечное и становится заметным после снятия кожи. У рыб старше года вокруг цист разрушается мускулатура, на их месте образуются гнойные мешочки, впоследствии прорывающиеся через наружные покровы. Образуются язвы размером до 1 см, из которых сочится вещество белого или жёлтого цвета. На месте язв часто поселяются различные болезнетворные бактерии. Через язвы созревшие споры *K. clupeiidae* попадают во внешнюю среду, способствуя заражению других рыб. Годовики атлантической сельди поражены данным паразитом на 75 %, а старшие возрастные группы свободны от него. У взрослых помолобусов никаких язв и других болезненных явлений не отмечено [5]. Таким образом, можно предположить, что для взрослых рыб *K. clupeiidae* малопатогенна и что только у неокрепшей молоди со слабой резистентностью организма равновесное состояние паразито-хозяинной системы нарушается в сторону увеличения патогенности паразита.

Влияние паразитов рода *Kudoja* на товарное качество сырья, выращенного в условиях марикультуры. Микроспоридии наносят ущерб не только промысловому рыболовству. Например, вид *K. thyrssites* широко распространён в мире, локализуясь в соматической и кардиальной мускулатуре диких и выращиваемых в марикультуре рыб и вызывая размягчение мышечной ткани [24, 30, 34, 35, 47].

Пригодность к продаже заражённой *K. thyrssites* рыбы быстро уменьшается в течение нескольких дней после вылова. При искусственном выращивании рыб *K. thyrssites* вызывает болезни и даже гибель молоди. Массовые эпизоотии и гибель лососей (США, Канада, Ирландия) [17, 20, 36, 47] и корифен (Австралия) [32] отмечены главным образом для особей молодого возраста, когда организм рыбы обладает слабой сопротивляемостью паразитам. Высокая ЭИ (40–50 %) лососей отмечена у берегов Франции в 1990-е гг. [48]. Заражение данным паразитом перуанского паралихта *Paralichthys adspersus* в Чили нанесло ущерб аквакультуре этой страны [15].

Споры *K. thyrssites* обнаружены в соматической мускулатуре тихоокеанских лососей с помощью световой микроскопии на 13-й неделе после заражения [24]. Через 5 месяцев после помещения молодых рыб в морскую воду их смертность увеличивалась до 0,6 % в день. Недавно погибшие и погибающие рыбы были анемичны, имели отёчные почки. Наблюдалось посмертное разжижение мышечной ткани лососей. Заражена только мускулатура, она имела серый цвет, низкую прозрачность и эластичность и была липкой на ощупь; почки не были воспалены или повреждены. Отмечена прямая связь между отсутствием реакции хозяина и наличием нетронутого плазмодия внутри мышечной фибриллы [24]: разрыв плазмодия сопровождался хроническим многоочаговым воспалением между мышечными фибриллами. Найдена зависимость между твёрдостью мышечной ткани и числом спор *K. thyrssites* в рыбе, обнаружен порог количества спор этого паразита в 1 г мускульной ткани, прежде чем проявятся какие-нибудь признаки её порчи. Последствия автолиза рыб наблюдали через 6 дней после их гибели. В составе энзимов, продуцируемых паразитом, обнаружили коллагеназы, которыми коллагеновые фибриллы соединительной ткани были разорваны и гипохромированы.

В австралийском марихозействе, специализирующемся на выращивании корифен [32], очаговые мышечные повреждения со спорами *K. thyrssites* обнаружены в середине лета в двух из трёх подсаженных в садок рыб возрастом 5–8 месяцев, однако через 3 месяца все 80 рыб в садке были интенсивно заражены. После 8 месяцев смертность рыб составила 30 %. Заражённые рыбы были бледными и вялыми. Вскрытие выявило множественные серые образования размерами 1–3 мм в бледной печени и утолщённом красном перикарде; отдельные бледные очаги размерами 5–8 мм с тёмными краями были локализованы в спинной мускулатуре одной рыбы (как в спинной, так и в брюшной части). Гистопатологическое исследование показало, что массы спор паразита находились внутри саркоплазмы миофибрилл и были широко распространены в мышцах туловища, однако не вызывали воспалительной реакции. Появление фибробластов и эпителиальных макрофагов инкапсулировало эти скопления спор, которые нарушили сарколемму. Перикардальное утолщение происходило за счёт диффузного мононуклеарного воспалительного клеточного инфильтрата и фиброплазии; в одной рыбе маленькие очаги спор были локализованы внутри кардиального лигамента [32]. Небольшие скопления спор были найдены в компактной кардиальной мышце, они сопровождалась сильным периферическим мононуклеарным воспалительным клеточным ответом. Сходный воспалительный очаг наблюдали повсюду в миокарде с отсутствием видимых спор. Многочисленные маленькие очаги коагулированных некрозов, часто с центральным разжижением, отмечали в печени и почечной ткани. Воспалительная реакция была незначительной. Отдельные споры *K. thyrssites* обнаружены в просвете кровеносных сосудов печени, селезёнки и почек, но не в прямой связи с некротическими поражениями. Повреждения печени и почек исследователи рассматривали как следствие трофозойной миграции в будущие места для споруляции. Они были найдены только в летний период, что позволило предположить инфицирование до весны — лета. Это характерно и для диких корифен.

Некоторые другие виды рода *Kudoa* также вызывают проблемы в марикультуре. Посмертный лизис мышечной ткани отмечен у выращиваемых в Китае и Японии рыб — азиатского паралихта *Paralichthys olivaceus* (паразит — *K. thyrssites*) и морского судака *Lateolabrax sp.* (паразит — *K. lateolabracis* Yokoyama, Whipps, Kent, Mizuno & Kawakami, 2004) [52]. В мозге азиатского паралихта, культивируемого в Южной Корее, обнаружен ещё один вид миксоспоридий — *K. paralichthys* Cho and Kim, 2003 [16]. В мозге и внутренних органах (глазах, жабрах, почках, сердце, печени, селезёнке и др.) краснопёрого луциана

Lutjanus erythropterus, выращиваемого на Тайване, найден образующий псевдоцисты *K. lutjanus* Wang et al., 2005 [46]. Паразит вызывает разжижение мышечной ткани рыбы. У поражённых рыб весом 260–390 г отсутствовал аппетит, и они плавали у поверхности воды. Ежедневно с 22.12.2003 по 10.01.2004 погибало около 10 рыбок. Общая смертность в течение 3 недель составила около 1 %. В Австралии образующий цисты и не вызывающий гистолиза *Kudoa* sp. был встречен в выращиваемом и диком австралийском тунце *Thunnus maccoyi* [41], а в Греции другой вид *Kudoa* sp. найден (при ЭИ 20–60 % и низких показателях ИИ) в белом сарге *Diplodus sargus* — потенциальном объекте марикультуры Средиземноморья [21].

Ещё одним видом микоспоридий, вызывающим болезни в марикультуре рыб, является *K. neurophila* (Grossel, Dykova, Handler and Munday, 2003). Этот вид поражает ткани центральной нервной системы полосатого трубача *Latris lineata*, обитающего у о. Тасмания [23], ЭИ достигает 100 %. Болезнь проявляется в тяжёлом менингоэнцефаломиелите, распространённом по всему головному и спинному мозгу и во всех типах нервных тканей, исключая периферийные нервы [22]. Клинические признаки болезни — сколиоз и утрата пространственного контроля. *K. neurophila* вызывает болезнь, снижающую стоимость полосатого трубача.

В марихозьяствах Израиля в последние годы отмечено увеличение ЭИ рыб микоспоридией *Kudoa iwatai*, паразитирующей в дорадо *Sparus aurata* (наиболее важном виде в марикультуре Средиземноморья), лавраке *Dicentrarchus labrax* и лобане *Mugil cephalus* [18]. В дорадо псевдоцисты найдены главным образом в мускулатуре тела, часто в областях, прилегающих к позвоночнику, спинному и анальному плавникам, а также во внутренней части черепа, в жировой ткани вокруг мозга, периферии глазного яблока, в нервных аксонах, поверхностных мышечных слоях пищеварительного тракта, мезентерии, брюшине и плавательном пузыре, сердце и перикарде, почках и гонадах. У лаврака псевдоцисты найдены в мускулатуре тела, в мозговых оболочках, на внутрочерепной периферии глазницы. Все заражённые дорадо и лавраки были взрослыми. У лобана плазмодии найдены только в мускулатуре тела.

K. iwatai найдена также в 10 видах диких рифовых рыб Красного моря — *Lethrinus variegatus*, *L. nebulosus*, *Siganus rivulatus*, *Dascyllus trimaculatus*, *Apogon fleurieu*, *Chaetodon paucifasciatus*, *Argyrops filamentosus*, *Priacanthus hamrur*, *Hyporhamphus gamberur*, *Neopomacentrus miryae* [18]. В большинстве случаев псевдоцисты находились в мускулатуре тела, в меньшей степени ассоциируясь с внутрочерепными тканями и висцеральными органами. У *Siganus rivulatus* плазмодии найдены также внутри глаз, прикрепленными к поверхности сетчатки и сосудистой оболочки. У *Hyporhamphus gamberur* псевдоцисты локализованы в яичниках и вокруг незрелых ооцитов. Плазмодии иногда инкапсулированы фиброзными соединительными клетками, но другой тканевой реакции не обнаружено. Не выявлено и клинических признаков заболевания. У культивируемых и диких хозяев морфология спор внутри плазмодиев идентична и размеры спор сходные.

В типовых хозяевах — *Pagrus major* и *Oplegnathus punctatus* из Японии (Миядзаки и Кагосима) — *K. iwatai* паразитирует только в соматической мускулатуре и жировой ткани. Возможно, паразитирование в другом регионе и иных хозяевах, а также большая скученность рыб в выростных ёмкостях, обуславливающая ослабленность рыб и способствующая повышенной инвазии, приводят к тому, что паразит, например в дорадо, начинает вести себя агрессивнее и локализуется практически во всех органах и тканях хозяина. Таким образом, содержание рыбы в морских садках неизбежно приводит к попаданию паразитов в дику природу.

Известно, что содержание рыб в прудах, садках и бассейнах приводит к нарушению сложившегося экологического равновесия. Массовая гибель рыб имеет место именно в рыбоводческих хозяйствах. Большая плотность посадки рыб обеспечивает массовое скопление спор на сравнительно небольшом пространстве, что способствует интенсивному заражению рыб, усиливая патогенное воздействие паразита. Искусственное содержание рыб и связанное с этим нарушение естественных для них условий приводит к уменьшению сопротивляемости организма. Это усиливает патогенное воздействие паразитов и способствует освоению последними нетипичных хозяев, а также новых органов и тканей (извращённая

локализация) в специфичных хозяевах. Нарушение нормальных условий содержания рыбы, не всегда полноценная пища и связанное с этим стрессовое состояние рыбы ещё более усиливают тяжесть заболевания. Этим, по-видимому, можно объяснить тот факт, что массовая гибель рыб от миксоспориديозов отмечена преимущественно при их искусственном выращивании [7].

Методы контроля заболеваний, вызванных миксоспоридиями. Известно три метода:

1. Уничтожение или сокращение числа свободно плавающих инвазионных стадий (спор) или уменьшение вероятности их попадания в нового хозяина. Для уничтожения спор в прудовых хозяйствах необходимо периодически осушать дно и обрабатывать его химикатами. Для уменьшения возможности попадания спор в рыбу в прудовых хозяйствах нужно практиковать раздельное содержание молоди и производителей, помещение молоди в такие водоёмы, куда вода не поступала бы из водоёмов с производителями, содержание в проточных водоёмах, отлов и уничтожение сильно заражённых рыб. В естественных водоёмах возможно только последнее мероприятие.
2. Борьба с вегетативными формами миксоспоридий, паразитирующими в рыбе. Этот способ, основанный на применении лечебных препаратов, пока не получил широкого распространения.
3. Улучшение содержания и усиление питания молоди, что создаёт условия для увеличения темпов роста рыбы, повышения резистентности организма. Это направление наиболее перспективно для профилактики и борьбы с миксоспоридиями, поскольку именно в молодом возрасте из-за слабой сопротивляемости организма наблюдаются массовые эпизоотии и отход рыбы [7]. Попытка контролировать паразита прерыванием его жизненного цикла не практична из-за природы миксоспоридной инфекции в морской среде. Известно, что споры миксоспоридий имеют высокий уровень толерантности к экстремальным воздействиям (например, долгому замораживанию), поэтому невозможно избежать заражения рыб в лососёвых хозяйствах [27]. Показано, что существует сезонность в присутствии инфекционной стадии *K. thyrsites* [34]. Хозяин легко приобретал паразита летом и осенью. Зимой и ранней весной паразит отсутствовал.

Обработка рыбы от миксоспоридий рода *Kudoa*. В настоящее время нет химиотерапевтического лечения миксоспоридной инфекции у рыбы, которая идёт в пищу. Однако фумагиллин DCH эффективен против некоторых болезней лососёвых, вызванных миксоспоридиями, таких как вертёж и пролиферативное заболевание почек [19, 25, 26]. Возможность применения такого лечения кудоозисов не изучена [35].

Процедуры обработки продукта после съёма урожая могут уменьшить влияние паразита на размягчение ткани. Так, проведено сравнение эффективности экстрактов картофеля, яичного белка и белка бычьей плазмы, ингибирующих ферменты протеазы, найденные в заражённом тихоокеанском хеке *Merluccius productus* и стрелозубой камбале *Atheresthes stomias* [39]. Все эти вещества ингибируют протеазы, отвечающие за разжижение мяса хозяев. Наиболее эффективным ингибитором активности ферментов для хека был экстракт картофеля, а для стрелозубой камбалы — бычья плазма. Все три вещества показали более чем 80 %-ное ингибирование. В настоящее время экстракт картофеля используют как ингибитор протеазной активности в сурими (японское блюдо, которое готовится обычно из белой рыбы). Употребление в пищу жителями Японии сырого мяса азиатского паралихта *Paralichthys olivaceus*, заражённого *K. septempunctata* Matsukane et al, 2010, приводит к диарее и рвоте. Эффективными средствами, убивающими споры паразита в рыбе перед её употреблением в пищу, является обработка мяса 25 % этиловым спиртом в течение 5 мин, температурная обработка при 80 °С в течение 10 сек., обработка лимоненом (10 µL/mL) в течение 5 мин, помещение в пресную воду либо в гиперсолёный (160 ‰) раствор на 5 мин [50].

Мероприятия по уменьшению ущерба, наносимого миксоспоридиями рода *Kudoa*. Общие мероприятия, направленные на снижение урона от многостворчатых миксоспоридий, предложены ранее как отечественными, так и зарубежными специалистами [4, 5, 7, 32, 33]. Обобщив эти данные, можно дать следующие рекомендации.

Для рыбодобывающей промышленности требуются:

1. Точная видовая идентификация паразитов, характера и степени заболевания.
2. Определение мест распространения эпизоотий для выявления наиболее выгодных для лова районов.
3. Установление времени года с минимальным и максимальным заражением для выработки рациональных сроков ведения промысла.
4. Массовые отловы заражённой рыбы с целью биологической мелиорации и оздоровления популяции.
5. Запрет на выбрасывание заражённой рыбы обратно в море.

При искусственном выращивании рыбы в марихозяйствах необходимы следующие мероприятия:

1. Зарыбление садков незаражёнными или слабозаражёнными рыбами.
2. Раздельное содержание молоди и производителей.
3. Помещение рыб в проточные водоёмы, свободные от заражения, куда поступает чистая отфильтрованная вода.
4. Изоляция рыб от контакта с возможными промежуточными хозяевами паразитов (олигохетами и полихетами).
5. Своевременное обнаружение паразитов, отлов и утилизация рыб с признаками заболевания.
6. Разработка схемы лечения заражённых рыб опробованными химическими препаратами.
7. Улучшение условий содержания рыб для усиления их резистентности к паразитам.

Как для добытых на промысле, так и для выращенных рыб следует сократить сроки утилизации, а также улучшить условия замораживания, хранения и дальнейшей обработки рыбной продукции.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ по теме «Мониторинг биологического разнообразия гидробионтов Черноморско-Азовского бассейна и разработка эффективных мер по его сохранению» (гос. рег. № 115081110013) с использованием материалов центра коллективного пользования «Коллекция гидробионтов Мирового океана» ФГБУН ИМБИ и частично за счёт средств Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 15-29-02684 ofi-м.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гаевская А. В., Юрахно В. М. Новые сведения о заражённости промысловых рыб // *Рыбное хозяйство Украины*. 1999. № 2. С. 40. [Gaevskaya A. V., Yurakhno V. M. Novye svedeniya o zarazhennosti promyslovykh ryb. *Rybnoe khozyaistvo Ukrainy*, 1999, no. 2, pp. 40. (in Russ.)].
2. Гаевская А. В., Юрахно В. М. О заражённости промысловых рыб Атлантического океана кудаозисом // *Материали наук.-практ. конф. паразитологів*. (Київ, 3–5 лист., 1999). Київ, 1999. С. 40–43. [Gaevskaya A. V., Yurakhno V. M. O zarazhennosti promyslovykh ryb Atlanticheskogo okeana kudaozisom. In: *Materiali nauk.-prakt. konf. parazitologiv* (Kiiiv, 3–5 Nov., 1999). Kiiiv, 1999, pp. 40–43. (in Russ.)].
3. Горчанок Н. В., Юрахно В. М. Новые данные о заражённости бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pisces: Gobiidae) мышечным паразитом *Kudova nova* (Myxosporaea: Kudoidae) в Азовском море // *Экология моря*. 2005. Вып. 68. С. 37–41. [Gorchanok N. V., Yurakhno V. M. New data about infestation of *Neogobius melanostomus* (Pisces: Gobiidae) with muscle parasite *Kudova nova* (Myxosporaea: Kudoidae) in the Sea of Azov. *Ekologiya morya*, 2005, iss. 68, pp. 37–41. (in Russ.)].
4. Ковалева А. А., Шульман С. С. Многостворчатые миксоспоридии рыб // *Фауна и систематика одноклеточных животных*. Ленинград, 1978. С. 16–29. (Труды ЗИН АН СССР; т. 78). [Kovaleva A. A., Shulman S. S. Mnogostvorchatye miksosporidii ryb. In: *Fauna i sistematika odnokletochnykh zhyvotnykh*. Leningrad, 1978, pp. 16–29. (Trudy ZIN AN SSSR; vol. 78). (in Russ.)].
5. Ковалева А. А., Шульман С. С., Яковлев В. Н. Миксоспоридии рода *Kudova* (Myxosporidia,

- Multivalvulea) бассейна Атлантического океана // *Систематика и экология споровиков и кнidosпоридий*. Ленинград, 1979. С. 42–64. (Труды ЗИН АН СССР; т. 87). [Kovaleva A. A., Shulman S. S., Yakovlev V. N. Miksosporidii roda *Kudoa* (Muxosporidia, Multivalvulea) basseina Atlanticheskogo okeana. In: *Sistematika i ekologiya sporovikov i knidosporidii*. Leningrad, 1979, pp. 42–64. (Trudy ZIN AN SSSR; vol. 87). (in Russ.)].
6. Найденова Н. Н., Гаевская А. В. *Kudoa mirabilis* sp. n. (Muxosporea, Multivalvulea) из мышц рыбы-сабли Индийского океана // *Зоологический журнал*. 1991. Т. 70, вып. 5. С. 131–133. [Naidenova N. N., Gaevskaya A. V. *Kudoa mirabilis* sp. n. (Muxosporea, Multivalvulea) from the ribbon-fish from the Indian Ocean. *Zoologicheskij zhurnal*, 1991, vol. 70, iss. 5, pp. 131–133. (in Russ.)].
 7. Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. *Класс миксоспоридий мировой фауны. Т. 1. Общая часть*. Санкт-Петербург: Наука, 1997. 578 с. [Shulman S. S., Donets Z. S., Kovaleva A. A. *Klass miksosporidii mirovoi fauny. Vol. 1. Obshchaya chast'*. Sankt-Petersburg: Nauka, 1997, 578 p. (in Russ.)].
 8. Юрахно В. М. Мировая фауна миксоспоридий рода *Kudoa* (Muxosporea, Kudoidae) // *Современные проблемы теоретической и морской паразитологии: сборник научных статей* / ред. К. В. Галактионов, А. В. Гаевская. Севастополь: Изд-ль Бондаренко Н. Ю., 2016. С. 135–137. [Yurakhno V. M. World fauna of the genus *Kudoa* (Muxosporea, Kudoidae). In: *Sovremennye problemy teoreticheskoi i morskoi parazitologii: sbornik nauchnykh statei*. K. V. Galaktionov, A. V. Gaevskaya (Eds.). Sevastopol: Izd-l' Bondarenko N. Yu., 2016, pp. 135–137. (in Russ.)].
 9. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. Новые данные о заражённости бычка-кругляка в Азовском море миксоспоридией *Kudoa nova* // *IV Всеукр. науч.-практ. конф. молодых учёных по проблемам Чёрного и Азовского морей* (24–27 мая 2005 г., Севастополь): тез. докл. Севастополь, 2005. С. 152–153. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. Novye dannye o zarazhennosti bychka-kruglyaka v Azovskom more miksosporidiei *Kudoa nova*. In: *IV Vseukr. nauch.-prakt. konf. molodykh uchenykh po problemam Chernogo i Azovskogo morei* (24–27 May, 2005, Sevastopol): tez. dokl. Sevastopol, 2005, pp. 152–153. (in Russ.)].
 10. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. Распределение миксоспоридии *Kudoa nova* (Multivalvulida: Kudoidae) в бычках Азовского моря // *Проблемы биологической океанографии XXI века: тез. докл. междунар. конф., посвящ. 135-летию ИнБИОМ* (19–21 сент. 2006 г., Севастополь, Украина). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. С. 89. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. Raspredelenie miksosporidii *Kudoa nova* (Multivalvulida: Kudoidae) v bychkakh Azovskogo morya. In: *Problemy biologicheskoi okeanografii XXI veka: tez. dokl. mezhdunar. konf., posvyashch. 135-letiyu InBYuM* (19–21 Sept., 2006, Sevastopol, Ukraine). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2006, pp. 89. (in Russ.)].
 11. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. О кудоозисах промысловых видов морских рыб // *Сучасні проблеми біології, екології та хімії: матеріали міжнар. конф., присвяч. 20-річчю біологічного факультету ЗНУ* (29 березня — 01 квітня 2007 р., Запоріжжя, Україна). Запоріжжя, 2007. С. 272–274. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. O kudoozisakh promyslovykh vidov morskikh ryb. In: *Suchasni problemi biologii, ekologii ta khimii: materialy mizhnar. konf., prisvyach. 20-richchyu biologichnogo fakul'tetu ZNU* (29 March — 01 Apr., 2007, Zaporizhzhya, Ukraine). Zaporizhzhya, 2007, pp. 272–274. (in Russ.)].
 12. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. Миксоспоридия *Kudoa nova* (Muxosporea: Kudoidae) — паразит рыб Чёрного и Азовского морей // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 2. С. 68–77. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. Muxosporea *Kudoa nova* (Muxosporea: Kudoidae) — parasite of the Black Sea and the Sea of Azov fish. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 2, pp. 68–77. (in Russ.)].
 13. Якубчак О., Горчанок Н., Юрахно В. Ветеринарно-санитарна оцінка риби, ураженої кудоозами // *Ветеринарна медицина*

- України. 2007. № 11. С. 40–44. [Yakubchak O., Gorchanok N., Yurakhno V. Veterinaro-sanitarna otsinka ribi, urazhenoi kudoozami. *Vetepinarna meditsina Ukraini*, 2007, no. 11, pp. 40–44. (in Ukr.)].
14. Atkinson S. D., de Buron I., Hallett S. L., Diaz Morales D., Bartholomew J. L. Hunting for the alternate host of *Kudoa inornata* (Myxozoa) and documenting marine Myxozoan diversity in South Carolina, USA. In: *9th Int. Symp. on Fish Parasites* (31 Aug. – 4 Sept. 2015, Valencia, Spain). Valencia, 2015, pp. 70.
 15. Castro R., Burgos R. *Kudoa thyrssites* (Myxozoa, Multivalvulida) causing “milky condition” in the musculature of *Paralichthys adspersus* (Neopterygii, Pleuronectiformes, Paralichthyidae) from Chile. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz.*, 1996, vol. 91, no. 2, pp. 163–164.
 16. Cho J. B., Kim K. H. Light- and electron-microscope description of *Kudoa paralichthys* n. sp. (Myxozoa, Myxosporidia) from the brain of cultured olive flounder *Paralichthys olivaceus* in Korea. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2003, vol. 55, no. 1, pp. 59–63.
 17. Dawson-Coates J. A., Chase J. C., Funk V., Booy M. H., Haines L. R., Falkenberg C. L., Whitaker D. J., Olafson R. W., Pearson T. W. The relationship between flesh quality and numbers of *Kudoa thyrssites* plasmodia and spores in farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Diseases*, 2003, vol. 26, pp. 451–459.
 18. Diamant A., Ucko M., Paperna I., Colorni A., Lipshitz A. *Kudoa iwatai* (Myxosporidia: Multivalvulida) in wild and cultured fish in the Red Sea: redescription and molecular phylogeny. *Journal of Parasitology*, 2005, vol. 91, no. 5, pp. 1175–1189.
 19. El-Matbouli M., Hoffmann R. W. Prevention of experimentally induced whirling disease in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* by Fumagillin. *Diseases of Aquatic Organisms*, 1991, vol. 10, pp. 109–113.
 20. Elston R. *Kudoa* in farmed Atlantic salmon in Washington. In: *Conley D. C. (Ed.) Kudoa Workshop Proceedings, 17–18 Febr., 1994, Nanaimo, British Columbia, Canada*. Comox B. C., 1994, pp. 12. (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Aquaculture Industry Development Report; 94-01).
 21. Golomazou E., Athanassopoulou F., Vagianou S., Sabatakou O., Tsantilas H., Rigos G., Kokkokiris L. Diseases of white Sea bream (*Diplodus sargus* L.) reared in experimental and commercial conditions in Greece. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 2006, vol. 30, pp. 389–396.
 22. Grossel G. W., Ellis J. T., Handlinger J., Dykova I., Munday B. L. Meningoencephalomyelitis causing mortality in striped trumpeter *Latris lineata* due to infection with a *Pentacapsula* sp. (Myxosporidia). In: *Impacts of myxozoan parasites in wild and farmed finfish*. Nanaimo, BC, 2002, pp. 20.
 23. Grossel G., Handlinger J., Battaglione S., Munday B. Diagnostic polymerase chain reaction assay to detect *Kudoa neurophila* (Myxozoa: Multivalvulida) in a marine finfish hatchery. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2005, vol. 64, no. 2, pp. 141–149.
 24. Harrell L. W., Scott T. M. *Kudoa thyrssitis* (Gilchrist) (Myxosporidia: Multivalvulida) in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Diseases*, 1985, vol. 8, no. 3, pp. 329–332.
 25. Hedrick R. P., Groff J. M., Foley P., McDowell T. Oral administration of Fumagillin DCH protects Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* from experimentally-induced proliferative kidney disease. *Diseases of Aquatic Organisms*, 1988, vol. 4, pp. 165–168.
 26. Higgins M. J., Kent M. L. Field trials with Fumagillin for the control of proliferative kidney disease in coho salmon. *The Progressive Fish-Culturist*, 1996, vol. 58, iss. 4, pp. 268–272.
 27. Hoffman G. L., Putz R. E. Host susceptibility and the effect of aging, freezing, heat, and chemicals on spores of *Myxosoma cerebralis*. *The Progressive Fish-Culturist*, 1969, vol. 31, iss. 1, pp. 35–37.
 28. Kabata Z., Whitaker D. J. Two species of *Kudoa* (Myxosporidia: Multivalvulida) parasitic in the flesh of *Merluccius productus* (Ayres, 1855) (Pisces: Teleostei) in the Canadian Pacific. *Canadian Journal of Zoology*, 1981, vol. 59, pp. 2085–2091.
 29. Kabata Z., Whitaker D. J. *Results of three*

- investigations of the parasite fauna of several marine fishes of British Columbia*. Nanaimo, B. C.: Fisheries and Oceans, Canada, 1984, 19 p. (Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences; no. 1303).
30. Kent M.L., Margolis L., Corlis J.O. The demise of a class of protests: taxonomic and nomenclatural revisions proposed for protest phylum Myxozoa Grasse. *Canadian Journal of Zoology*, 1994, vol. 72, pp. 932–937.
 31. Kudo G., Barnett H., Neilson R. Factors affecting cooked texture quality of pacific whiting, *Merluccius merluccius*, fillets with particular emphasis on the effects of infection by the myxosporeans *Kudoa paniformis* and *K. thyrssites*. *Fishery Bulletin*, 1987, vol. 85, no. 4, pp. 745–756.
 32. Langdon J. S. Myoliquefaction post-mortem ('milky flesh') due to *Kudoa thyrssites* (Gilchrist) (Myxosporea: Multivalvulida) in mahi mahi, *Coryphaena hippurus* L. *Journal of Fish Diseases*, 1991, vol. 14, pp. 45–54.
 33. Langdon J.S., Thorne T., Fletcher W.J. Reservoir hosts and new clupeoid host records for the myoliquefactive myxosporean parasite *Kudoa thyrssites* (Gilchrist). *Journal of Fish Diseases*, 1992, vol. 15, pp. 459–471.
 34. Moran J.D.W., Kent M.L. *Kudoa thyrssites* (Myxozoa: Myxosporea) infections in pen-reared atlantic salmon in the northeast Pacific Ocean with a survey of potential nonsalmonid reservoir hosts. *Journal of Aquatic Animal Health*, 1999, vol. 11, pp. 101–109.
 35. Moran J.D.W., Whitaker D.J., Kent M.L. A review of the myxosporean genus *Kudoa* Meglitsch, 1947, and its impact on the international aquaculture industry and commercial fisheries. *Aquaculture*, 1999, vol. 172, pp. 163–196.
 36. Palmer R. *Kudoa* – the Irish experience. In: Conley D. C. (Ed.) *Kudoa Workshop Proceedings, 17–18 Febr., 1994, Nanaimo, British Columbia, Canada*. Comox B.C., 1994, pp. 18–21. (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Aquaculture Industry Development Report; 94–01).
 37. Pascual S., Abollo E., Yurakhno V., Gaevskaya A. Molecular characterization of *Kudoa nova* (Myxosporea: Multivalvulida) infecting the round goby *Neogobius melanostomus* from the Sea of Azov. *Marine Ecological Journal*, 2012, vol. 11, no. 1, pp. 66–73.
 38. Patashnik M., Groninger H.S., Barnett H., Kudo G., Koury B. Pacific whiting, *Merluccius productus*: I. Abnormal muscle texture caused by myxosporidian-induced proteolysis. *Marine Fisheries Review*, 1982, vol. 44, no. 5, pp. 1–12.
 39. Porter R.W., Koury B., Kudo G. Inhibition of protease activity in muscle extracts and surimi from Pacific whiting, *Merluccius productus*, and arrowtooth flounder, *Atheresthes stomias*. *Marine Fisheries Review*, 1993, vol. 55, no. 3, pp. 10–15.
 40. Reimschuessel R., Giesecker C. M., Driscoll C., Baya A., Kane A.S., Blazer V.S., Evans J.J., Kent M.L., Moran J.D.W., Poynton S.L. Myxosporean plasmodial infection associated with ulcerative lesions in young-of-the-year Atlantic menhaden in a tributary of the Chesapeake Bay, and possible links to *Kudoa clupeidae*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2003, vol. 53, pp. 143–166.
 41. Rough K. M. *An Illustrated Guide to the Parasites of Southern Bluefin Tuna, Thunnus maccoyii* / South Australian Research and Development Institute. Adelaide, South Australia, 2000, 74 p.
 42. Sindermann C., Rosenfield A. Diseases of fishes of the western north Atlantic. I. Diseases of the sea herring (*Clupea harengus*). *Research Bulletin – Department of Sea and Shore Fisheries*, 1954, no. 18, pp. 1–23.
 43. St-Hilaire S., Hill M., Kent M.L., Whitaker D.J., Ribble C. A comparative study of muscle texture and intensity of *Kudoa thyrssites* infection in farm-reared Atlantic salmon *Salmo salar* on the Pacific coast of Canada. *Diseases of Aquatic Organisms*, 1997, vol. 31, pp. 221–225.
 44. St-Hilaire S., Ribble C., Whitaker D.J., Kent M.L. Evaluation of a nondestructive diagnostic test for *Kudoa thyrssites* in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 1997, vol. 156, pp. 139–144.
 45. Stehr C., Whitaker D.J. Host-parasite interaction of the myxosporeans *Kudoa paniformis* Kabata & Whitaker, 1981 and *Kudoa thyrssites* (Gilchrist, 1924) in the muscle of Pacific whiting, *Merluccius productus* (Ayres):

- an ultrastructural study. *Journal of Fishery Diseases*, 1986, vol. 9, no. 6, pp. 505–517.
46. Wang P.-Ch., Huang J.-P., Tsai M.-A., Cheng Sh.-J., Tsai Sh.-Sh., Chen Sh.-De, Chen Sh.-P., Chiu Sh.-H., Kiaw Li-L., Chang Li-T., Chen Sh.-Ch. Systematic infection of *Kudoa lutjanus* n. sp. (Myxozoa: Myxosporidia) in red snapper *Lutjanus erythropterus* from Taiwan. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2005, vol. 67, no. 1–2, pp. 115–124.
47. Whitaker D.J., Kabata Z., Margolis L. Myxosporidian parasites and their potential impact on the aquaculture industry, with emphasis on *Kudoa* species. In: Conley D.C. (Ed.) *Kudoa Workshop Proceedings, 17–18 Febr., 1994, Nanaimo, British Columbia, Canada*. Comox B. C., 1994, pp. 2–7. (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Aquaculture Industry Development Report; 94–01).
48. Wild Fish Stock. In: *Working group on pathology and diseases of marine organisms: report, Lisbon, Portugal, 2–6 March 1999*. Copenhagen, Denmark: ICES, 1999, pp. 3.
49. Willis A.G. On the vegetative forms and life history of *Chloromyxum thyrscites* Gilchrist and its doubtful systematic position. *Australian Journal of Science Research. Ser. B.*, 1949, vol. 2, pp. 379–398.
50. Yokoyama H., Funaguma N., Kobayashi S. *In vitro* inactivation of *Kudoa septempunctata* spores infecting the muscle of olive flounder *Paralichthys olivaceus*. *Foodborne Pathogens and Disease*, 2016, vol. 13, iss. 1, pp. 21–27.
51. Yokoyama H., Masuda K. *Kudoa* sp. (Myxozoa) causing a post-mortem myoliquefaction of North-Pacific octopus *Paroctopus dofleini* (Cephalopoda: Octopodidae). *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 2001, vol. 21, pp. 266–268.
52. Yokoyama H., Whipps C.M., Kent M.L., Mizuno K., Kawakami H. *Kudoa thyrscites* from Japanese flounder and *Kudoa lateolabracis* n. sp. from Chinese sea bass: Causative myxozoans of post-mortem myoliquefaction. *Fish Pathology (Gyoby o Kenky u)*, 2004, vol. 39, no. 2, pp. 79–85.
53. Yurakhno V.M., Gorchanok N.V. New data about the oceanic fish cudooses. *Wiadomosci Parazytologiczne*, 2007, vol. 53 (supl.), pp. 228.

**MYXOSPOREANS OF *KUDO*A GENUS (MYXOSPOREA, KUDOIDAE)
OF THE WORLD FISH FAUNA
AND THEIR IMPORTANCE FOR FISHERY
AND MARICULTURE: REVIEW**

V. M. Yurakhno

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: viola_taurica@mail.ru

All available literature and perennial the author's own fees of *Kudoa* genus myxosporidia of the world fauna fish have been analyzed. The specificity of these parasites, their site of infection in the body of the host, distribution in various reservoirs of our planet have been considered. Pathogenic species of myxosporidia of the genus *Kudoa*, parasitizing in valuable food species of fish in the World Ocean and damaging to the fisheries and mariculture have been listed. The negative influence of these parasites on the host organism at the organismic, tissue and biochemical level has been considered. Infection rates and seasonal changes for some fish species and the dependence of infection on their sex have been given. The symptoms of kudoosis in wild nature and mariculture have been described. Activities aimed at reducing the damage caused by Multivalvulida myxosporidia have been considered.

Keywords: Myxosporidia, *Kudoa*, kudoosis, diseases, fish, world fauna