

С. С. ШУЛЬМАН

## НОВАЯ СИСТЕМА МИКСОСПОРИДИЙ

Отряд слизистых споровиков или микоспоридий является одним из самых многочисленных в классе Cnidosporidia.

Этот отряд содержит около 450 видов, которые являются в основном паразитами рыб. Только 5 видов встречаются у амфибий, 3 вида — у рептилий и по 1 виду — у аннелид и насекомых. Поэтому не случайно чехи называют микоспоридий — „рыбоморки“. Среди самих рыб микоспоридии приурочены главным образом к костистым рыбам.

Вегетативные стадии слизистых споровиков паразитируют в самых разнообразных органах рыб: в полостях желчного и мочевого пузырей, мочеточниках, мочевых канальцах и в ткани почек, на жабрах, коже, в мускулатуре, печени, стенке кишечника, брыжейке, даже в сердце, мозгу и хрящевой ткани; вообще во всех тканях и органах, кроме просвета кишечника.

Только самые молодые вегетативные стадии слизистых споровиков одноядерны. В дальнейшем, благодаря многочисленным делениям ядра, они становятся многоядерными и в зависимости от места локализации принимают различные формы, которые в основном можно подразделить на 2 основных типа.

Первый тип характерен для микоспоридий из желчного и мочевого пузырей, мочеточников и мочевых канальцев. Это многоядерные плазмодии сравнительно небольших размеров (40—50  $\mu$ , лишь изредка 100  $\mu$  и больше), передвигающиеся в содержимом пузыря с помощью псевдоподий различного характера. Количество ядер в них сравнительно невелико (иногда всего 3). Соответственно в них образуется небольшое количество спор (1—2, очень редко больше 10).

Второй тип характерен для микоспоридий, паразитирующих в тканях самых разнообразных органов. Это крупные, видимые невооруженным глазом, многоядерные образования, находящиеся в тканях в виде цист различной формы, окруженных соединительной тканью хозяина или в виде диффузного инфильтрата, заполняющего промежутки между элементами тканей хозяина. Они неподвижны, и в них образуется колоссальное, по сравнению с плазмодиями, количество спор, исчисляющееся сотнями тысяч.

Образование спор происходит в вегетативных стадиях.

Многие микоспоридии могут вызвать серьезные эпизоотии и связанную с ними массовую гибель рыб. Этим объясняется интерес к данной группе со стороны ихтиопатологов-практиков.

Отрицательная хозяйственная роль слизистых споровиков признается всеми, но в настоящий момент главное внимание сосредоточено

на вредоносной деятельности других патогенных паразитов, таких как *Chilodonella cyprini*, *Ichthyophthyrus multifiliis*, *Costia necatrix*, *Dactylogyrus vastator*, *D. solidus* и др., против которых и направлены основные мероприятия ихтиопатологов. По мере успешного разрешения этих мероприятий миксоспоридии, на которых пока обращают сравнительно мало внимания, могут стать основным фактором, лимитирующим увеличение продуктивности наших рыбных хозяйств.

С другой стороны, миксоспоридии представляют большой теоретический интерес, благодаря наличию ряда особенностей в их морфологии и биологии. Так, весьма интересно образование многоклеточных спор. Вегетативные стадии миксоспоридий многоядерные и часто настолько крупные, что хорошо видны невооруженным глазом. В вегетативных стадиях встречаются 2 типа ядер: генеративные, которые участвуют в спорогонии и делятся кариокинетически, и вегетативные, которые делятся амитотически и обеспечивают рост и бесполое размножение. Эта специализация и разделение функции наряду с многоядерностью и взаимной зависимостью клеток позволяют рассматривать миксоспоридий как одну из форм перехода от одноклеточного состояния к многоклеточному, причем не от класса жгутиконосцев, а от саркодовых. Среди других интересных особенностей миксоспоридий следует упомянуть и такую: при образовании зиготы наблюдается феномен запаздывания слияния ядер от слияния протоплазмы и т. п. Все это лишней раз подчеркивает необходимость изучения этой aberrантной и важной в практическом отношении группы.

Однако несмотря на то, что миксоспоридий изучают еще с прошлого столетия, их систематика, ввиду их малых размеров и небольшого числа признаков, по которым можно различать отдельные виды, сложна и запутанна. Даже в разделении на такие крупные таксономические единицы как подотряды не существует достаточной ясности. Ряд авторов по-разному подходит к решению этого вопроса.

Ф. Дофлейн (Doflein, 1898, 1907), М. Ауэрбах (Auerbach, 1909, 1910) и др. делили миксоспоридий на подотряды по количеству спор, образующихся в вегетативных стадиях: *Monosporea*, *Disporea*, *Mictosporea* и *Polysporea*. Недостатком этой системы является то обстоятельство, что она не учитывает формы и строения спор. Близкие по форме виды из родов *Chloromyxum*, *Sphaerospora*, *Myxidium* должны попасть в разные группы.

Г. С. Дэвис (Davis, 1917) делил миксоспоридий по характеру вегетативных стадий: *Myxosporea*, если вегетативные стадии имели форму плазмодия, и *Cystosporea*, если вегетативные стадии имели форму цисты.

Однако и эта система не учитывала формы и строения спор. В разных подотрядах оказывались представители одних и тех же родов (*Myxidium*, *Chloromyxum*, *Sphaerospora* и др.), представители которых могут паразитировать и в тканях и в полостях желчного и мочевого пузырей. Это создавало большие затруднения, так как при систематизировании исключались наиболее четкие и хорошо заметные признаки, которые можно наблюдать на спорах.

Р. Кудо (Kudo, 1919) предложил разделение на подотряды по форме спор (рис. 1):

*Flatysporea* — споры, более широкие в плоскости шва.

*Eurysporea* — споры, более широкие в плоскости перпендикулярной плоскости шва.

*Sphaerospora* — споры одинаково широкие в обеих плоскостях.

Эта система значительно облегчила систематику миксоспоридий. Однако и она не лишена недостатков:

1. Трудность разграничения представителей разных подотрядов (*Sphaerospora* и *Leptotheca*).

2. Объединение в один подотряд столь разнокачественных спор как *Muxididae*, с одной стороны, и *Muxosomatidae* и *Muxobolidae*, — с другой.

3. Отсутствие в подотрядах закономерной связи между формой спор и вегетативными стадиями, благодаря чему, например, такой род как *Muxobilatus*, являющийся типичной полостной формой, попадает в семейство *Muxobolidae*, целиком состоящее из тканевых форм.

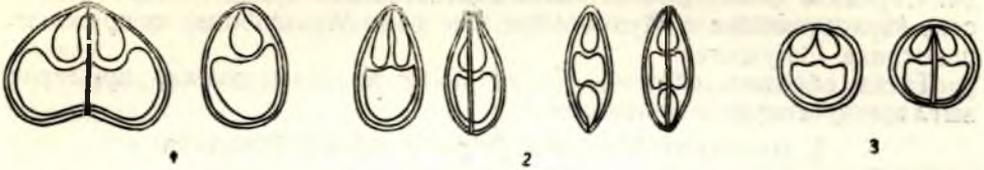


Рис. 1. Разделение микоспоридий на подотряды по Кудо: 1—*Eurysporea*; 2—*Platysporea*; 3—*Sphaerosporea*.

Все эти недостатки являются следствием основного порока системы. учитывается только форма, а не архитектоника спор.

И. Р. Трипати (*Tripathi, 1948*) предложил разделить микоспоридий по расположению полярных капсул в спорах: *Unipolaria* — если полярные капсулы расположены на одном полюсе споры.

*Bipolaria* — если полярные капсулы располагаются на разных полюсах.

В этой системе, как мы видим, исправлен один из недостатков системы Кудо. Однако и в системе Трипати тоже имеется ряд дефектов. Во-первых, здесь не учитывается взаиморасположение створок и полярных капсул.

Во-вторых, опять-таки отсутствует закономерная связь между формой спор в пределах подотряда и вегетативными стадиями.

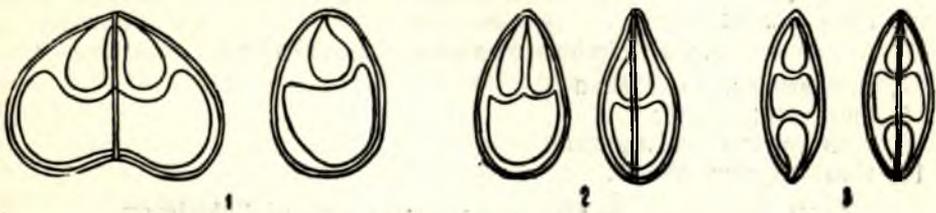


Рис. 2. Разделение микоспоридий на подотряды по нашей системе: 1—*Eurysporea*; 2—*Platysporea*; 3—*Bipolaria*.

Соглашаясь с двумя предыдущими авторами в том, что в систематике *Muxosporidia* следует в основном базироваться на спорах, мы считаем, что главное внимание должно быть обращено не на форму спор, а на их архитектонику, в первую очередь на взаиморасположение полярных капсул и створок.

Исходя из этих соображений, мы предлагаем отряд *Muxosporidia* разделить на три основных подотряда (рис. 2):

1. *Bipolaria* — полярные капсулы лежат одновременно и в плоскости шва между створками и в плоскости перпендикулярной плоскости шва. Споры радиально симметричны. Сюда входят все представители семейства *Muxididae*, род *Sinuolinea* и некоторые представители рода

*Sphaerospora* (*S. divergens* и *S. orientalis*, которых мы теперь относим к роду *Zschokkella*).

2. *Eurysporea* — полярные капсулы лежат в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Споры билатерально симметричны. Сюда входят все представители прежнего подотряда *Eurysporea*, большинство представителей прежнего подотряда *Sphaerospora* (который нами совсем упраздняется) и род *Muxobilatus*, который выделен Девисом из рода *Henneguya*, а предыдущими авторами относился к отряду *Platysporea*.

3. *Platysporea* — полярные капсулы лежат в плоскости шва. Споры билатерально симметричны. Сюда относятся все представители семейства *Muxosomatidae* и *Muxobolidae* (без рода *Muxobilatus*) из прежнего подотряда *Platysporea*.

Таким образом, система отряда микроспоридий должна примерно выглядеть следующим образом:

### I. Подотряд *Bipolaria* Tripathi emend Schulman

Сем. *Muxididae* Thélohan

1. *Sphaeromyxa* Thélohan
2. *Muxidium* Bütschli
3. *Zschokkella* Auerbach
4. *Coccomyxa* Leger et Hesse

Сем. *Sinuolineidae* Schulman

5. *Sinuolinea* Davis

### II. Подотряд *Eurysporea* Kudo emend Schulman

Сем. *Ceratomyxidae* Doflein

1. *Ceratomyxa* Thélohan
2. *Leptotheca* Thélohan
3. *Muxoproteus* Doflein
4. *Mitraspora* Fujita emend Kudo
5. *Wardia* Kudo

Сем. *Muxobilatidae* Schulman

6. *Muxobilatus* Davis

Сем. *Sphaerosporidae* Davis

7. *Sphaerospora* Thélohan
8. *Unicapsula* Davis
9. *Chloromyxum* Mingazzini
10. *Caudomyxum* Bauer.

### III. Подотряд *Platysporea* Kudo emend Schulman

Сем. *Muxosomatidae* Poche

1. *Muxosoma* Thélohan
2. *Agarella* Dunkerlei

Сем. *Muxobolidae* Thélohan

3. *Hoferellus* Berg
4. *Muxobolus* Thélohan
5. *Thélohanellus* Kudo
6. *Henneguya* Thélohan
7. *Neohenneguya* Tripathi

Добавление к отряду *Muxosporidia*

Сем. *Parvicapsulidae* Schulman

1. *Parvicapsula* Schulman

Наряду с различиями в архитектонике спор между подотрядами намечается и различие в экологии вегетативных стадий. *Platysporea* — тканевые паразиты — являются многоспоровыми формами, *Bipolaria* и *Eurysporea* — преимущественно полостные паразиты (в полости желчного и мочевого пузыря) и в большинстве своем малоспоровые формы.

Полостной паразитизм у микоспоридий является более примитивным. Об этом свидетельствует менее питательная среда в желчном и мочевом пузырях, слабое развитие вегетативных стадий, малая продукция спор. Е. Р. Нобль (Noble, 1944) считает малую продуктивность спор (особенно одно- и двуспоровых) более примитивным признаком.

Тканевой паразитизм более прогрессивен. Переход к тканевому паразитизму приводит к образованию гигантских вегетативных стадий — цист с колоссальным числом спор.

Как же осуществляется этот переход от полостного паразитизма к тканевому?

Для этого необходимо разрешение двух основных проблем: во-первых, проникновение в соответствующую ткань; во-вторых, — приспособление к существованию в этой ткани.

Остановимся сперва на первой проблеме. Мы знаем, что общий путь проникновения микоспоридий в организм рыбы таков: под воздействием пищеварительных соков полярные капсулы спор, заглоченных рыбой, выстреливают, а створки раскрываются; вышедший из споры амебонидный зародыш проникает через эпителий кишечника в кровяное русло, а уже по нему с током крови попадает в соответствующий орган. Такой способ заражения дает возможность микоспоридиям сравнительно легко проникать в любой орган, что делает первую проблему легко разрешимой.

Поэтому основной проблемой, возникающей при переходе микоспоридий к тканевому паразитизму, является приспособление к жизни в тканях. Оно было длительным и совершалось, как мы сейчас увидим, путем постепенного приспособления от исходного паразитизма в желчном пузыре к паразитированию в мочевом пузыре, затем в мочеточниках, в мочевых канальцах, далее в мальпигиевых клубочках, в тканях почек и только после этого — в тканях различных других органов.

Тенденция к такого рода переходу имеется почти в каждом роде. Начнем с родов *Sphaeromuxa* и *Coccomuxa* (рис. 3 и 4). Все представители этих родов являются паразитами желчного пузыря.

Преобладание видов, паразитирующих в желчном пузыре, имеет место у родов *Muxidium* (рис. 3), *Leptotheca*, *Ceratomuxa* и *Chloromuxum* (рис. 4), т. е. у наиболее массовых и богатых видами родов подотрядов *Bipolaria* и *Eurysporea*.

Лишь у 2 родов из подотряда *Eurysporea* в общем менее богатых видами все представители являются паразитами мочевого пузыря. Для некоторых, также менее богатых видами родов из подотряда *Eurysporea* и *Bipolaria*, характерно преобладание паразитов мочевого пузыря (*Sinuolinea* и *Sphaerospora* на рис. 3; *Muxoproteus* и *Muxobilatus* на рис. 4).

У рода *Muxobilatus*, при явном преобладании видов, паразитирующих в мочевом пузыре, 3 вида встречаются в мочеточниках. У *Mitraspora* — 4 вида паразитируют в мочевых канальцах и 1 вид —

в тканях почек. У *Wardia* — 1 вид в мочевых канальцах, 3 — в почках и 1 — в яйчнике.

В почках паразитирует также 1 вид *Saudo-myxum*.

Еще дальше пошло приспособление к тканевому паразитизму у других родов.

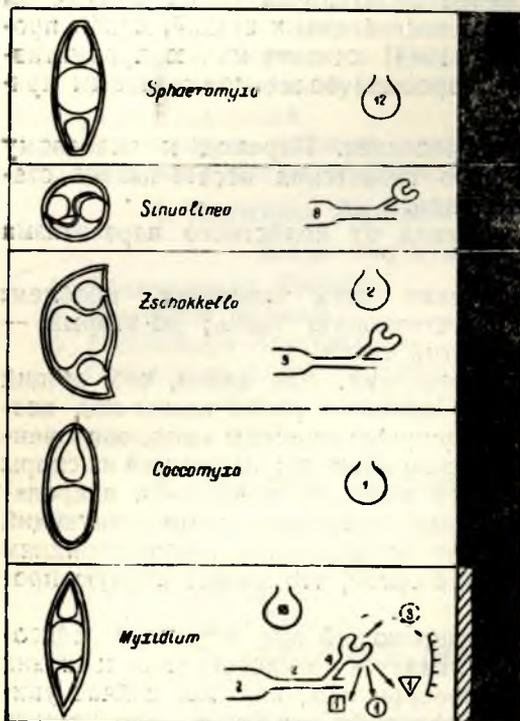
У *Ceratomyxa* — 1 вид найден в мочевых канальцах и 1 — в ткани мочевых канальцев, почках, печени, стенке кишечника, печени и др. внутренних органах.

У *Sphaerospora* — 3 вида в мочеточниках, 2 — в мочевых канальцах, 1 — в мальпигиевых клубочках, 2 — на жабрах и по 1 виду в разных других органах (яичник, кожа, глаз).

У *Chloromyxum* — 2 вида в мочеточниках, 2 — в мочевых канальцах, 1 — в мальпигиевых клубочках, 1 — в ткани почек, 3 — на жабрах и 2 — в мышцах.

Наконец, у *Myxidium* 2 вида паразитируют в мочеточниках, 4 — в мочевых канальцах, 3 — в ткани почек, причем 1 из них одновременно паразитирует еще и на жабрах и по одному виду — в яйчнике, соединительной ткани и коже.

Таким образом, мы как бы застаем роды подотрядов *Vipolaria* и *Eurysporea* на той или иной ступени приспособления и перехода к тканевому паразитизму. В общем же около 100 видов представителей этих подотрядов паразитирует в желчном пузыре, 35 видов — в мочевом пузыре, 11 видов — в мочеточниках, 14 видов — в мочевых канальцах, 2 вида — в мальпигиевых клубочках, 9 видов — в почках, 8 видов — на жабрах, 3 вида — в яйчнике, 3 вида — в мышцах, по 2 вида — в коже, по 1



#### УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

- |                      |                          |
|----------------------|--------------------------|
| ○ — Полостные        | — Жабра                  |
| ○ — Желчный пузырь   | ▽ — Яичник               |
| А — мочевой пузырь   | △ — Мышца                |
| Б — мочеточник       | □ — Кожа                 |
| В — мочевые канальцы | ○ — соединительная ткань |
| ▨ — Тканевые         | — Глаз                   |
| ○ — Ткань почек      |                          |

Рис. 3. Схема соотношения полостного и тканевого паразитизма в подотряде *Vipolaria*.

виду — в соединительной ткани, глазу, печени и др. органах. Что касается подотряда *Platysporea*, то, как видно из рисунка 5, почти все его представители (около 125 видов) являются тканевыми паразитами и только 1 вид (*Hofereilus surptini*) встречается в мочевых канальцах, т. е. находится на последней ступени перехода от полостного к тканевому паразитизму.

Таким образом, по мере внедрения микоспоридий в мочеточники и мочевые канальцы, связь их с тканями хозяина становится более интимной, пока, наконец, в мальпигиевых клубочках не осуществляется переход к настоящему тканевому паразитизму. В дальнейшем процес-

ходило приспособление к паразитированию непосредственно в тканях почек, которые удобны для освоения тем, что они имеют у рыб наименее плотную консистенцию и хорошо снабжаются кровью; затем наиболее легкий переход к паразитированию в жабрах и уже после этого в тканях других органов. Может показаться парадоксальным тенденция к более легкому переходу от паразитирования в почках к паразитированию в жабрах. Однако, если мы проанализируем состав всей фауны паразитов жабр и органов выделения, то обнаружим при этом вполне определенные элементы сходства и взаимосвязи.

Например, *Myxidium giardi* встречается только в почках и на жабрах.

Моногенетический сосальщик *Polystomum integripum* паразитирует на жабрах головастика и в мочевом пузыре лягушки. Близкий к роду *Dactylogyus* *Acolpatoron* при переходе к эндопаразитизму избрал местом паразитирования мочеточники. Инфузории из рода *Trichodina* при переходе к эндопаразитизму поселились в мочевом пузыре (*T. urinaria*) и в мочевых канальцах (*T. renicola*) и т. п.

По всей вероятности, эти явления связаны с тем обстоятельством, что жабры являются не только органами дыхания, но и в значительной мере органами выделения. Через жабры выделяется значительное количество мочевой кислоты и аммиака (Smith, 1929). Такое сходство функции и продуктов выделения, по-видимому, и является причиной, облегчающей переход ряда паразитов с одного органа на другой.

Теоретически можно себе представить и другой, казалось бы, более короткий путь постепенного приспособления микоспоридий к тканевому

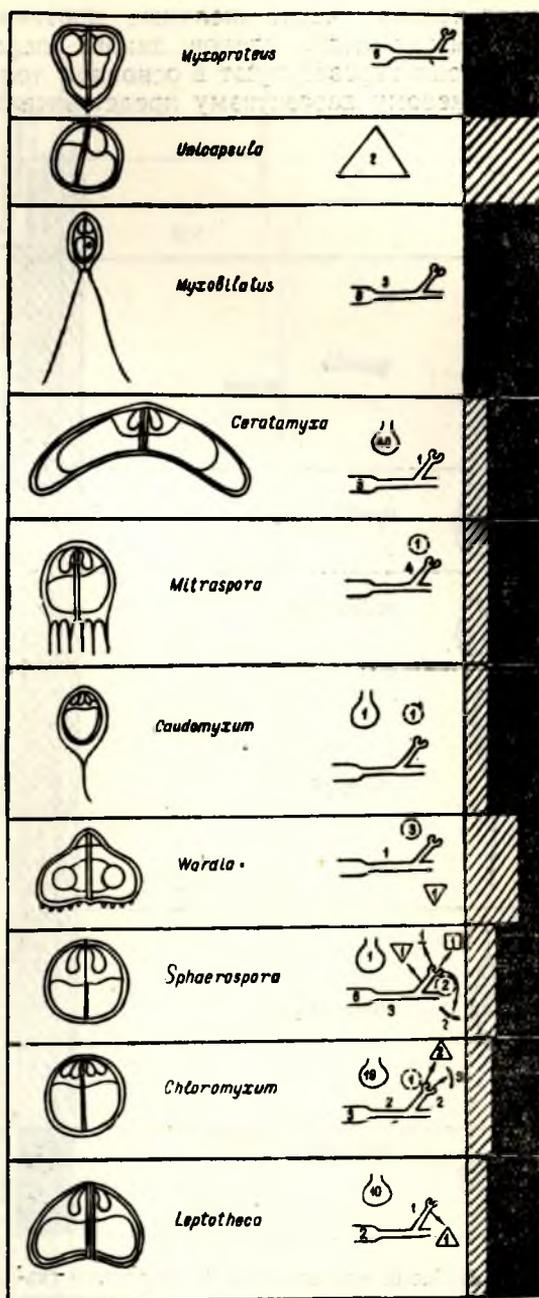


Рис. 4. Схема соотношения полостного и тканевого паразитизма в подотряде *Eugysporea*. Условные обозначения как на рис. 3.

паразитизму: через желчные протоки в печень и дальше. Однако, как мы видели, следов такого перехода обнаружить не удается. В печени паразитируют в основном высокоспециализированные к тканевому паразитизму представители подотряда *Platysporea*.

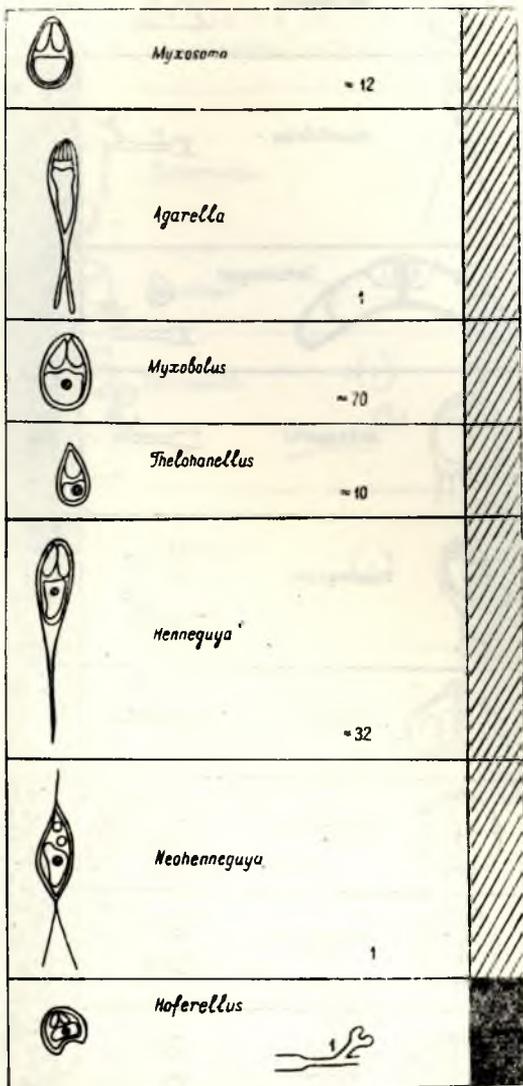


Рис. 5. Схема соотношения полостного и тканевого паразитизма в подотряде *Platysporea*. Условные обозначения как на рис. 3.

с этим у пресноводных рыб преобладает фильтрационная деятельность почек. Выделяется обильное количество гипотонической мочи, для чего служит очень большое число (свыше 100 000) хорошо развитых мальпигиевых клубочков диаметром свыше 60  $\mu$ .

Хотя у морских рыб, по сравнению с пресноводными, осмотическое давление несколько выше, однако, по отношению к окружающей их соленой морской воде они являются гипотониками. Вода через

можно, что причиной этого является большая плотность ткани печени и барьерная роль этого органа. Действительно, при случайном попадании *Myxidium oviformis* вместо желчного пузыря в ткань печени лосося организм рыбы чрезвычайно бурно реагирует на эту извращенную локализацию (Шульман С. С. и Шульман-Альбова Р. Е., 1953). В местах внедрения паразита возникают крупные гнойники и воспаления, в то время как паразитирование этого паразита в желчном пузыре даже в значительных количествах никаких заметных отклонений от нормы в организме хозяина не вызывает.

В пользу того, что приспособление к тканевому паразитизму у миксоспоридий происходило через почки, говорит еще одно обстоятельство: тканевой паразитизм миксоспоридий имеет место почти исключительно у пресноводных рыб и почти не встречается у морских. Причина этого лежит в принципиально различной осморегуляции у морских и у пресноводных рыб (рис. 6). Как известно, пресноводные рыбы являются гипертониками по отношению к пресной воде. Поэтому вода через кожные покровы непрерывно поступает в организм рыбы. Основная функция организма рыбы — это выведение воды. В выполнении данной задачи главную роль играют почки. В связи

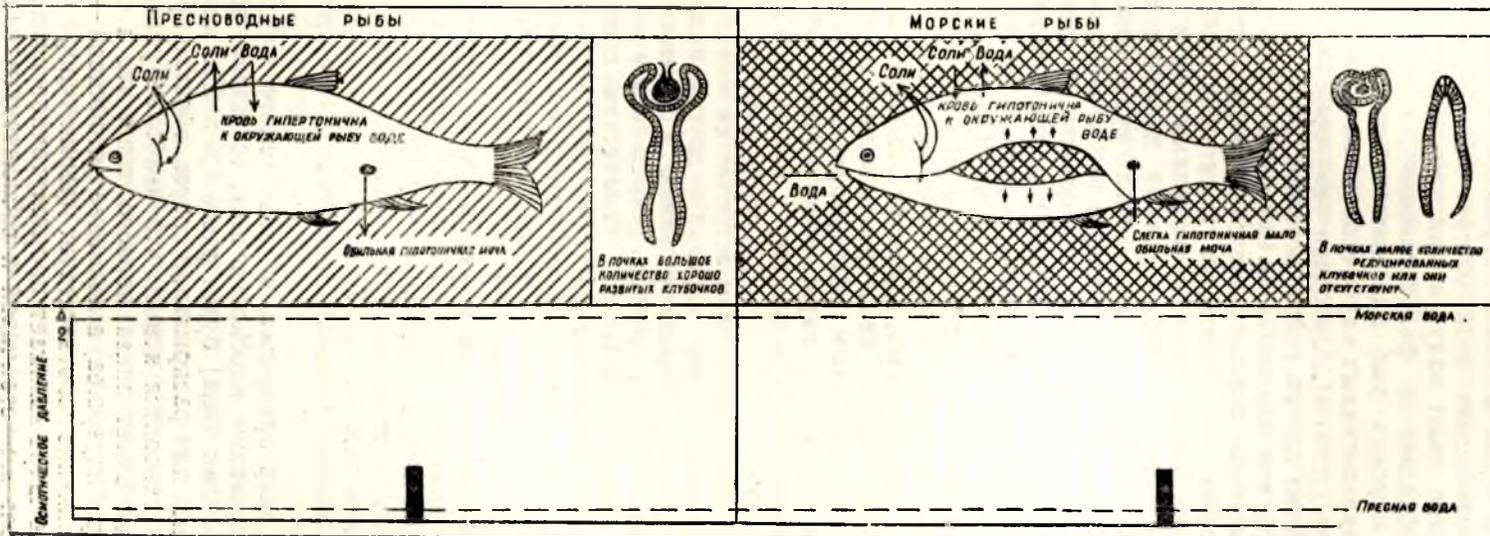


Рис. 6. Осмотическое давление и осморегуляция у пресноводных и морских рыб. (Из Болдвина и Флоркена с изменениями)

кожные покровы непрерывно уходит из организма рыбы. Поэтому основные задачи, которые возникают перед организмом морских рыб — уменьшение и возмещение этой потери. Для возмещения ее морские рыбы усиленно пьют воду, а для уменьшения потери воды — в их почках преобладает не фильтрационная, а секреторная деятельность. В почках морских рыб или имеется очень небольшое число редуцированных мальпигиевых клубочков диаметром 0—37  $\mu$  и 37—60  $\mu$ , или они вообще отсутствуют, благодаря чему выделяется очень незначительное количество слегка гипотонической мочи.

Если допустить, что мальпигиевы клубочки являются как раз теми воротами, через которые осуществляется переход от полостного паразитизма к тканевому, то становится понятным, почему последний столь сильно распространен среди пресноводных рыб и почти не встречается у морских. Принципиально разный характер осморегуляции у морских и пресноводных рыб вызвал существенные различия в функциональной деятельности почек, а это в свою очередь отразилось на морфологии мальпигиевых клубочков. У пресноводных рыб они многочисленны и хорошо развиты и поэтому переход миксоспоридий к тканевому паразитизму здесь хорошо обеспечен, у морских рыб мальпигиевы клубочки малочисленны, слабо развиты или совсем отсутствуют, благодаря чему переход миксоспоридий к тканевому паразитизму очень затруднен. Те немногие тканевые паразиты, которые встречаются у морских рыб, являются или эвригалинными пресноводными видами или имеют явно пресноводное происхождение, так как относятся к пресноводным родам, достигшим высокой степени приспособления к тканевому паразитизму. Таким образом, переход от полостного паразитизма к тканевому у миксоспоридий имеет место только в пресной воде.

Почему же тканевой паразитизм встречается почти исключительно в подотряде *Platysporea* и лишь изредка в других подотрядах?

При приспособлении к паразитированию в тканях возникают две основные проблемы: 1) необходимость размещения в вегетативных стадиях (цистах) возможно большего количества спор, что связано с колоссальной продукцией последних; 2) возможно большая прочность спор, необходимая для противодействия давлению тканей хозяина.

Только в тех случаях, когда споры отвечают этим требованиям, возможен тканевой паразитизм.

Посмотрим, как отвечают на это споры миксоспоридий. Если спора будет иметь шаровидную форму, то плечо рычага при раскрывании створок будет равняться радиусу шара —  $r$  (рис. 7). Если спору сплющить в направлении перпендикулярном плоскости шва примерно в два раза при сохранении того же объема, то плечо рычага у образовавшейся линзы (условимся называть ее линзой 1-го типа) будет равняться 0,5  $r$ .

Наконец, если шар превратить в линзу такого же размера, сплющивая его в направлении плоскости шва, то длина рычага у такого рода линзы (линза 2-го типа) будет равна 1,6  $r$ . Так как усилие, которое надо приложить для раскрытия споры, обратно пропорционально длине рычага, то становится ясным, что наиболее устойчивой в отношении раскрытия будет линза первого типа, что в общем соответствует форме спор *Platysporea*, а наименее устойчивой — линза второго типа — что приблизительно соответствует форме спор у большинства *Eugysporea*. Форма шара занимает промежуточное по прочности положение. Почти столь же устойчивой к раскрытию, как и линза первого типа, является форма сигары, которая имеет место у спор *Muchi-*

длит. Однако, как видно из рисунка 7, при малейшем перекрестке лежащих рядом спор каждая из них будет испытывать усилие на изгиб. При этом у нее, как и у всех стержней, подвергающихся изгибу, края одной створки будут сжиматься, а другой створки растягиваться, что опять-таки приведет к раскрытию споры.

Таким образом, форма линзы первого типа является наиболее прочной, а форма шара или сигары лишь удовлетворительной. Форма линзы удобней также и тем, что в одном и том же объеме умещается большее количество спор, имеющих форму линз, чем спор того же размера шаровидной формы, так как пустое пространство между спорами при линзообразной форме уменьшается. На рисунке 9 видно, что объем пустого пространства между линзами занимает среднее положение: между шарами — оно наибольшее, между параллелепипедами — равно нулю.

В свете этих данных становится понятным, почему тканевой паразитизм получил наиболее широкое распространение именно у *Platysporea*, споры которых имеют форму линз первого типа.

Характерно, что в других подотрядах, а именно у *Viroalaria* и *Eurysporea*, паразитирование в тканях имеет место только у представителей тех родов, форма спор которых соответствует сигаре (*Muxidium*) или приближается к форме шара (*Sphaerospora*, *Chloromuxum*, *Caudomuxum*, *Wardia*, *Mitraspora*). В последних случаях увеличению прочности спор способствует также уменьшение их объема. Там, где форма спор приближается к линзе второго типа или уклоняется от нее в сторону удлинения створок в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, — тканевой паразитизм отсутствует (*Ceratomuxa*, *Muxoproteus* и др.). Единственным исключением из этого правила является *Ceratomuxa shasta* (рис. 8), которая по данным Е. Р. Нобля (Noble, 1950) паразитирует в тканях ряда внутренних органов форели — *Salmo gairdneri*. Однако в этом случае усиление прочности у зрелой споры достигается сильным изгибанием ее створок назад, что заметно уменьшает длину рычага.

Теперь перейдем к краткой характеристике подотрядов. Подотряд *Viroalaria* (рис. 3) является наиболее примитивным, о чем свидетельствует радиальная симметрия спор, отсутствие у них специ-

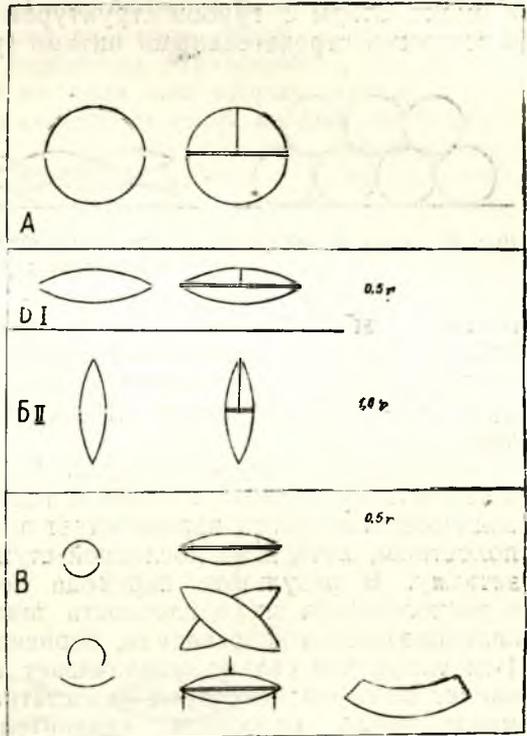


Рис. 7. Схема, иллюстрирующая устойчивость спор различной формы к раскрытию: А — шар; Б<sub>I</sub> — линза первого типа; Б<sub>II</sub> — линза второго типа; В — сигара.

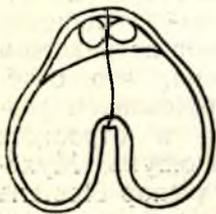


Рис. 8. Споры *Ceratomuxa shasta*.

ализации (специальных приспособлений), явное преобладание полостных форм, широкое распространение как среди пресноводных, так и среди морских рыб и наличие примитивного рода *Sphaeromуха*, представители которого паразитируют только в желчном пузыре и имеют споры с грубой структурой и слабо развитыми короткими и толстыми стрекательными нитями (рис. 10). Строго говоря, их даже

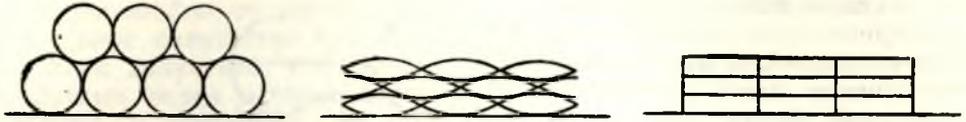


Рис. 9. Схема, показывающая, что объем пустого пространства между линзами меньше, чем между шарами.

нельзя называть нитями. Уже в пределах подотряда у родов *Zschokkella* и *Sinuolinea* имеется нарушение радиальной симметрии благодаря тенденции полярных капсул к перемещению на один полюс. Через род *Zschokkella* легко себе представить переход к подотряду *Platysporea* (рис. 11).

В подотряде *Platysporea* (рис. 5) основное направление эволюции шло по линии приспособления к тканевому паразитизму. Только один вид *Hofereilus surgini* паразитирует в мочевых канальцах, т. е. является полостным, хотя и на последней ступени перехода к тканевому паразитизму. В результате перехода полярных капсул на один полюс и расположения их в плоскости шва споры приобрели возможность сплющиваться в направлении, перпендикулярном плоскости шва (линза 1-го типа), что сильно увеличивает их прочность. Это преимущество влечет за собой некоторые недостатки в форме спор (отсутствие или малое число отростков, сравнительно большой удельный вес), уменьшающие способность к парению в воде и возможность попадания в рыбу. Однако эти недостатки компенсируются колоссальным числом спор, образующихся в вегетативных стадиях (цистах) благодаря переходу к тканевому паразитизму.

В подотряде *Eugysporea* (рис. 4) основное направление эволюции шло по линии приспособления спор к возможно медленному погружению в воду, что, увеличивая шансы попадания в рыбу, несколько

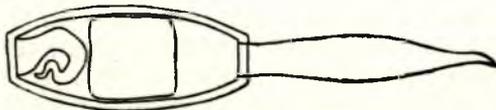


Рис. 10. Схема строения споры *Sphaeromуха*.

компенсирует малую продукцию спор. Это достигается двумя путями. Первый путь — уменьшение удельного веса спор посредством увеличения объема, что сочетается еще с образованием различных выростов и отростков (*Leptotheca*, *Ceratomуха*, *Мухо-*

*proteus*, *Мухобилатус* и др.). Поскольку форма сигары у спор *Bipolaria* давала мало возможностей для увеличения способности к парению в толще воды, наиболее перспективным при увеличении объема оказалось сближение полюсов спор при сильном вытягивании самих створок в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Так как при этом перемещение полярных капсул на один полюс несколько запаздывало, они при сближении полюсов должны были переместиться в плоскости, перпендикулярной плоскости шва, что и является характерным для всего подотряда. На рисунке 11 изображена *Ceratomуха lalata*, форма споры которой является характерной для рода, а поляр-

ные капсулы открываются на разных полюсах, так как они еще не переместились на один полюс. Ряд видов может служить иллюстрацией к этому постепенному перемещению полярных капсул на один полюс.

В дальнейшем имело место или еще большее развитие способности к парению в воде путем увеличения размеров споры и дальнейшего развития отростков (*Ceratomyxa*, *Leptotheca*, *Muxoropteus*), или же эволюция спор для достижения той же цели шла вторым путем. В этом случае ограничение возможности опускания спор на дно достигается резким уменьшением размеров спор, что создает благоприятные условия для подымания их током воды, особенно в тех случаях, когда створки спор снабжены ребрышками и отростками (*Sphaerospora*, *Wardia*, *Mitraspora*, *Cylogonuxum*, *Caudomuxum*).

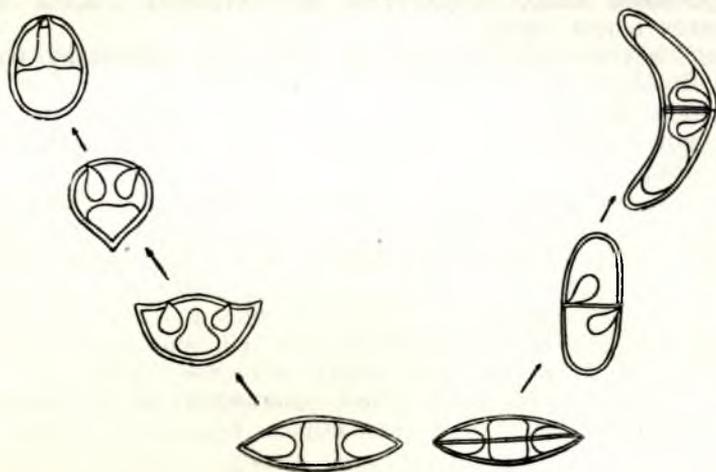


Рис. 11. Примерная схема происхождения подотрядов *Eurysporea* и *Platysporea*.

Наиболее сильное уменьшение размеров споры и ее полярных капсул имеет место у родов *Chloromuxum* и *Caudomuxum*.

Такое сильное уменьшение капсул, связанное с уменьшением длины стрекательной нити, вызвало, по-видимому, необходимость удвоения числа полярных капсул (вместо одной пары — две).

Образование мелких шаровидных спор имело место и в подотряде *Vipolaria*. Этот более ранний переход к шаровидной форме, до сближения полюсов и перемещения полярных капсул в плоскость, перпендикулярную плоскости шва, имел место у рода *Sinuolinea*, который занимает промежуточное положение между подотрядами *Vipolaria* и *Eurysporea*. Все же, по нашему мнению, этот род следует поместить в подотряд *Vipolaria*, так как полярные капсулы у его представителей не лежат в плоскости, перпендикулярной плоскости шва. Особняком пока стоит лишь семейство *Parvicapsulidae*, поскольку известен пока лишь 1 представитель — *Parvicapsula assymetrica* (Шульман, 1953).

Таково кратко изложенное обоснование новой системы микоспоридий. Преимущество ее перед предыдущими системами следующее:

1. Дается более четкое разграничение подотрядов и обоснование характера формы и архитектоники спор.

2. Устанавливается закономерная связь между строением спор, характером вегетативных стадий и числом образующихся в них спор.

3. Учитывается биологическая и эволюционная значимость каждого систематического признака.

4. Морфология спор и вегетативных стадий паразита и их эволюция увязываются как с биологией самого паразита, так и с биологией и физиологией рыб.

Эта система не столько отрицает, сколько включает в себя все предыдущие системы.

### ВЫВОДЫ

1. В основу систематики микроспоридий следует положить архитектонику спор, в первую очередь взаиморасположение створок и полярных капсул. При этом устанавливается закономерная связь между строением спор, характером вегетативных стадий и числом образующихся в них спор.

2. Отряд микроспоридий делится по этому принципу на 3 подотряда: 1) *Vipolaria*; 2) *Eurysporea*; 3) *Platysporea*.

3. В отряде *Vipolaria*, являющемся более примитивным, преобладает полостной паразитизм и связанная с этим сравнительно небольшая продукция спор.

4. В отряде *Eurysporea*, где основным направлением эволюции было приспособление спор к возможно медленному погружению в воде (что увеличивает шансы попадания в рыбу), также преобладает полостной паразитизм.

5. В отряде *Platysporea*, где эволюция шла в основном в направлении увеличения прочности спор, облегчающей паразитирование в тканях, встречается почти исключительно тканевый паразитизм. Это обеспечивает колоссальное увеличение размеров вегетативных форм и количество образующихся в них спор.

### ЛИТЕРАТУРА

- Шульман С. С. 1953. Новые и малоизвестные слизистые споровики Белого моря. Зоол. журн. Т. 32. М.
- Шульман С. С. и Шульман-Альбова Р. Е. 1953. Паразиты рыб Белого моря. М.—Л.
- Auerbach M. 1910. Die Cnidosporidien (Myxosporidien, Actinomyxiden, Microsporidien).
- Auerbach M. 1909. Die Sporenbildung von Zschokkella und die System der Myxosporidien. Zool. Anz. 35.
- Davis H. S. 1917. Myxosporidia of the Beaufort Region. A systematic and biologic study. Bull. Bur. Fish. 35.
- Davis H. S. 1944. A revision of the genus *Henneguya* (Myxosporidia) with description of two new species. Trans. Amer. micr. Soc., 63 (4).
- Doflein F. 1898. Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III Über Myxosporidien. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 11.
- Kudo R. 1919. Studies on Myxosporidia. II lin. Biol. Monogr., v. 5 (3, 4).
- Kudo R. 1933. Ataxonomic consideration of Myxosporidia. Trans. Amer. Micr. Soc. Menasha, 52.
- Noble E. R. 1944. Life cycles in the Myxosporidia. Quart. Rev. Biol. 19 (3).
- Noble E. R. 1950. On a Myxosporidian (Protozoa) parasite of California trout. J. of Parasit. 36 (5).
- Smith H. 1929. The excretion of ammonia and urea by the gills of fish. J. of Biol. Chem., v. 81.
- TheLohan P. 1895. Recherches sur les Myxosporidies. Bull. Sci. France et Belgique 26.
- Tripathi I. R. 1948. Some new Myxosporidia from Plymouth with a proposed new classification of the order. Parasit. 39.