

УДК 591.69-72/75-319.4:556.114.5

**ВЛИЯНИЕ ФАКТОРА СОЛЁНОСТИ ВОДЫ
НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ МИКСОСПОРИДИЙ
РОДА *KUDO*A (CNIDARIA, МУХОЗОА)
СРЕДИ РЫБ МИРОВОЙ ФАУНЫ**

© 2025 г. В. М. Юрахно

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,

Севастополь, Российская Федерация

E-mail: viola_taurica@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2023; после доработки 15.02.2024;

принята к публикации 25.12.2024.

Изучена встречаемость миксоспоридий рода *Kudoa* в рыбах, обитающих в водах разной солёности. Работа основана на собственных материалах по миксоспоридиям рыб, собранных в 1987–2021 гг. Это более чем 12 000 экз. около 100 видов рыб в бассейнах Атлантического океана [Азовское (Россия, Украина), Чёрное (Россия, Украина, Турция) и Средиземное (Италия, Испания) моря; регионы Центрально-Восточной Атлантики (на траверзе Мавритании) и южные широты у берегов Африки (на траверзе Намибии); воды северной (недалеко от Норвегии) и южной (на траверзе Аргентины) частей океана; юго-восточные берега США], Индийского океана [побережье Йемена] и Тихого океана [Южно-Китайское море (Вьетнам)]. Всего на оригинальном материале исследовано 27 представителей миксоспоридий рода *Kudoa*, из которых 19 определены до вида. Также проанализированы все доступные литературные источники и электронная база FishBase. Установлено, что из 291 представителя рыб — хозяев *Kudoa* 169 видов являются чисто морскими, 76 видов могут обитать в морской и солоноватоводной среде, 42 вида эвригалинны и могут быть встречены как в морских и солоноватых, так и в пресных водах, и лишь 4 вида являются чисто пресноводными. Из 128 видов *Kudoa* 117 (91,4 %) были найдены в морской зоне Мирового океана, 8 (6,3 %) — в его эстуариях (7 видов — в морских рыбах, 1 вид — в пресноводном хозяине), 3 (2,3 %) — в пресноводных водоёмах. В 2008–2019 гг. проведены исследования *Kudoa nova* Naidenova, 1975 в экосистемах эстуарного типа у берегов Крыма в устье реки Чёрная и в Каркинитском заливе (Чёрное море), а также в Восточном Сиваше (Азовское море). Всего вскрыто 2232 экз. 11 видов бычковых рыб. Установлено, что периодическое опреснение этих районов водами рисовых чеков, а также постоянное присутствие пресной воды в поверхностном слое устья реки Чёрная не вызывали сильного изменения солёности (за исключением мелководной северной части Восточного Сиваша), которое было бы губительным для данного вида паразитов. При этом *K. nova* полностью отсутствовала в бычках, выловленных в 1998 г. в значительно опреснённых водами реки Дон Таганрогском заливе Азовского моря. Не обнаружена она и в 2011 г. в реках Буг и Висла при исследовании микропаразитов бычков, распространившихся из северо-западной части Чёрного моря по центральному инвазивному коридору. Поставленный нами опыт засвидетельствовал негативное влияние пресной воды на споры данного паразита: под её воздействием они деформировались и темнели; также нарушалась функция выстреливания полярной нити.

Ключевые слова: миксоспоридии, *Kudoa*, солёность воды, мировая фауна

Одним из важных экологических факторов внешней среды (среды второго порядка), оказывающих существенное влияние на заражённость рыб теми или иными видами миксоспоридий, является солёность воды, в которой обитают рыбы и периодически их паразиты, о чём свидетельствует факт чёткого деления всех видов миксоспоридий на морских и пресноводных [Шульман и др., 1997]. В данной монографии этот вопрос довольно хорошо рассмотрен на примере как пресноводных, так и морских форм, не принадлежащих к роду *Kudoa* Meglitsch, 1947, исключая *K. nova* Naidenova, 1975, для которого указано, что это морской вид, найденный в опреснённом Азовском море. Подчёркнуты качественное и количественное обеднение фауны миксоспоридий морских водоёмов в их опреснённых участках и негативное влияние осолонения на видовой состав и численность чисто пресноводных видов в водоёмах с пресной водой, что вполне естественно. Авторами особо выделена группа эвригалинных рыб-хозяев, миксоспоридии которых, как правило, имеют как морское, так и пресноводное происхождение, могут встречаться в зонах различной солёности и должны считаться солоноватоводными. Такие хозяева, по мнению С. С. Шульмана [1966], представляют для паразитов своего рода «вагон с искусственным климатом», а возможность сравнительно лёгкого перехода отдельных видов миксоспоридий из морских водоёмов в пресноводные и наоборот объясняется не только наличием эвригалинных хозяев, но и защитными свойствами створок спор *Muxosporoea*, предохраняющих амёбоидный зародыш от вредного воздействия окружающей среды.

Нами ранее был рассмотрен вопрос влияния солёности на заражённость рыб Чёрного моря миксоспоридиями других родов [Юрахно, 1994]. Кроме того, нами было установлено, что при продвижении с запада на восток от Чёрного моря к Каспийскому наблюдаются постепенное обеднение фауны морских миксоспоридий и замещение пресноводными элементами при сильном обеднении видового состава миксоспоридий рыб Азовского и Каспийского морей в целом по сравнению с таковым Чёрного моря [Юрахно, 1994; Юрахно, Озер, 2018; Yurakhno, Özer, 2020].

При анализе мировой фауны миксоспоридий рода *Kudoa*, наиболее полно отражённой в последнем синописе видов [Eiras et al., 2014], мы нашли подтверждение данной закономерности на примере представителей этого рода. Так, в Чёрном море известно пять видов *Kudoa* [*K. anatolica* Özer, Okkay, Gurkanlı, Çiftci & Yurakhno, 2018, *K. niluferi* Özer, Okkay, Gurkanlı, Çiftci & Yurakhno, 2018, *K. nova*, *K. stellula* V. Yurakhno, 1991 и *K. quadratum* (Thélohan, 1895)], в Азовском море — лишь два (*K. nova* и *K. dicentrarchi* Sitjà-Bobadilla & Alvarez-Pellitero, 1992), а в Каспийском море миксоспоридии данного рода вообще отсутствуют. Казалось бы, негативное влияние опреснения водоёма налицо, что подтверждает бытовавшее ранее мнение о том, что весь отряд Multivalvulida, к которому относятся и *Kudoa*, — это чисто морские формы [Шульман и др., 1997]. Однако данные последних лет показали, что представители этого рода в редких случаях могут встречаться и в пресноводных видах рыб не только в лагуне [Fomena, Bouix, 1997; Siau, 1971] или эстуарии [Sarkar, Chaudhury, 1996], но и в реке, связанной с Атлантическим океаном [Azevedo et al., 2016; Casal et al., 2008; Velasco et al., 2015]. Вопрос о влиянии солёности на заражённость рыб миксоспоридиями рода *Kudoa* в литературе целенаправленно рассмотрен не был, за исключением проведения опытов по выживаемости в пресной и солёной воде спор *K. nova* [Юрахно, 2016a; Yurakhno, 2015b, 2018] и *Kudoa septempunctata* Matsukane, Sato, Tanaka, Kamata & Sugita-Konishi, 2010 [Yokoyama et al., 2016], а также наших исследований фауны миксоспоридий в эстуарных зонах Крыма, данные которых представлены только в тезисах и материалах конференций [Дмитриева и др., 2015; Корнийчук и др., 2016; Юрахно, Токарев, 2017; Юрахно, 2012, 2014, 2015a, 2016b; Yurakhno, 2013]. Именно поэтому мы решили восполнить этот пробел и дать наиболее полную информацию по указанной теме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа основана на собственных материалах по микроспоридиям рыб, собранных в 1987–2021 гг. Всего нами изучено более 12 000 экз. около 100 видов рыб в бассейнах Атлантического океана [в Азовском (Россия, Украина), Чёрном (Россия, Украина, Турция) и Средиземном (Италия, Испания) морях; в регионах Центрально-Восточной Атлантики (на траверзе Мавритании) и в южных широтах у берегов Африки (на траверзе Намибии); в водах северной (недалеко от Норвегии) и южной (на траверзе Аргентины) частей океана; у юго-восточных берегов США], Индийского океана [побережье Йемена] и Тихого океана [Южно-Китайское море (Вьетнам)]. Всего на оригинальном материале исследовано 27 представителей микроспоридий рода *Kudoa* — 19 определённых до вида (*K. alliarica* Kovaleva, Shulman & Yakovlev, 1979, *K. anatolica*, *K. borimiri* Yurakhno, Slynko, Nguyen, Vo & Whipps, 2022, *K. clupeidae* (Hahn, 1917), *K. dicentrarchi*, *K. histolytica* (Pérard, 1928) Meglitsch, 1947, *K. igori* Yurakhno, Slynko, Nguyen, Vo & Whipps, 2022, *K. inornata*, *K. mirabilis* Naidenova & Gaevskaya, 1991, *K. monodactyli* Gunter, Cribb, Whipps & Adlard, 2006, *K. niluferi*, *K. nova*, *K. paniformis* Kabata & Whitaker, 1981, *K. rosenbuschi* (Gelormini, 1943), *K. stellula*, *K. thyrsites* (Gilchrist, 1924) Meglitsch, 1947, *K. trifolia* Holzer, Blasco-Costa, Sarabeev, Ovcharenko & Balbuena, 2006, *K. unicapsula* Yurakhno, Ovcharenko, Holzer, Sarabeev & Balbuena, 2007 и *K. whippsi* Burger & Adlard, 2010) и 8 *Kudoa* spp. Также проанализированы описания 128 видов микроспоридий рода *Kudoa*, известных в мировой научной литературе до 2021 г. включительно. При изучении встречаемости микроспоридий рода *Kudoa* в рыбах, обитающих в водах разной солёности, мы руководствовались FishBase (<https://www.fishbase.se/search.php>), уточняя данные в доступной нам литературе [Дебелиус, 2009; Световидов, 1964; Фадеев, 2005; *The Living Marine Resources*, 2016].

При изучении влияния солёности воды на заражённость бычковых рыб *K. nova* всего в 1998 и 2008–2019 гг. нами было исследовано 2232 экз. рыб 11 видов в биотопах эстуарного типа Чёрного и Азовского морей, а также в водах центрального инвазивного коридора, связанного с Чёрным морем (в реках Буг, Нарев и Висла на территории Польши).

Солёность отобранных нами в 2014–2016 гг. проб воды из Каркинитского залива была определена в лаборатории аргентометрическим методом (РД 52.10.243-92 Руководство по химическому анализу морских вод, 01.07.1993) Т. А. Богдановой (ФИЦ ИнБЮМ). Данные по солёности вод из этого региона за 2008–2013 гг. приведены по устному сообщению Н. В. Шадрина (ФИЦ ИнБЮМ). Солёность в Сиваше известна по устному сообщению А. Р. Болтачева (ФИЦ ИнБЮМ) (определение солёности было выполнено Т. А. Богдановой) и по работе Н. В. Шадрина [Shadrin et al., 2018]. Сведения о солёности вод Таганрогского залива в 1998 г. предоставлены сотрудниками АзНИИРХ. По рекам Висла и Буг взяты литературные данные [Kasprzak et al., 2016] и материалы из Интернета (https://ru.wikipedia.org/wiki/Западный_Буг) с уточнением нижней границы солёности вод реки Буг по сведениям, любезно предоставленным Н. А. Овчаренко (Институт паразитологии, Варшава, Польша). Данные о солёности вод в устье Днепра (Днепро-Бугский лиман) взяты из литературы [Гриневецкий и др., 2015].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Если рассмотреть всех хозяев *Kudoa* по их возможности обитания в водах с различной солёностью (табл. 1), то окажется, что подавляющее большинство микроспоридий рода *Kudoa* паразитируют в морских видах рыб, обитающих в морях и океанах. Из 294 представителей рыб — хозяев *Kudoa* для 291 вида удалось установить среду обитания. Из них 169 видов оказались чисто морскими формами, 76 видов могут обитать в морской и солоноватоводной среде, 42 вида эвригаллины и могут быть встречены как в морских и солоноватых, так и в пресных водах, и лишь 4 вида являются чисто пресноводными. Для 3 представителей рыб-хозяев, видовая принадлежность которых не установлена, мы не смогли определить среду обитания.

Большинство видов *Kudoa* были найдены в морских зонах Мирового океана, что подтверждает морское происхождение этого рода. Исключением явились находки четырёх представителей рода *Kudoa* в пресноводных рыбах из пресноводных водоёмов, прилегающих к Атлантическому океану. Три из них констатированы в рыбах отряда циклообразных — в *Aequidens plagiozonatus* Kullander, 1984 (*Kudoa aequidens* Casal, Matos E., Matos P. & Azevedo, 2008) [Casal et al., 2008] и *Chaetobranchopsis orbicularis* (Steindachner, 1875) (*Kudoa orbicularis* Azevedo, Rocha, Matos, Oliveira, Matos, Al-Quraishy & Casal, 2016) [Azevedo et al., 2016] — и отряда сомообразных — в *Hypophthalmus marginatus* Valenciennes, 1840 (*Kudoa* sp.) [Velasco et al., 2015] — в нижней части бассейна реки Амазонка (Бразилия), причём *K. orbicularis* был найден во впадающей в неё реке Арари в 135 км от её устья, а четвёртый (*Kudoa eleotrisi* Siau, 1971) был обнаружен в элеотрисе *Kribia kribensis* (Boulenger, 1907) на африканском побережье, в лагуне Порто-Ново (Бенин) [Fomena, Bouix, 1997; Siau, 1971]. Один вид (*Kudoa cascasia* Sarkar & Chaudhury, 1996) зарегистрирован в пресноводной желтохвостой кефали *Minimugil cascasia* (Hamilton, 1822) в эстуарии Хугли (Индийский океан, Западная Бенгалия, Индия) [Sarkar, Chaudhury, 1996].

Таблица 1. Встречаемость микоспоридий рода *Kudoa* в рыбах различных таксонов мировой фауны с указанием принадлежности хозяев к водам разной солёности*

Table 1. Occurrence of myxosporeans of the genus *Kudoa* in fish of various taxa of the world fauna, with indication of the affiliation of hosts to waters of different salinity*

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды микоспоридий рода <i>Kudoa</i>
Класс Chondrichthyes — хрящевые рыбы		
Подкласс Elasmobranchii — пластиножаберные		
Надотряд Selachomorpha — акулы		
Отряд Carcharhiniformes — кархаринообразные		
Семейство Carcharhinidae — кархариновые (серые акулы, пилозубые акулы)		
<i>Carcharhinus amboinensis</i>	М, С	<i>K. carcharhini</i>
<i>C. cautus</i>	М	<i>K. carcharhini</i>
<i>C. limbatus</i>	М, С	<i>K. carcharhini</i>
Отряд Orectolobiformes — воббегонгообразные		
Семейство Hemiscylliidae — азиатские кошачьи акулы		
<i>Hemiscyllium ocellatum</i>	М	<i>K. hemiscylli</i>
Семейство Orectolobidae — ковровые акулы		
<i>Orectolobus hutchinsi</i>	М	<i>K. hemiscylli</i>
<i>O. maculatus</i>	М	<i>K. hemiscylli</i>
<i>O. ornatus</i>	М	<i>K. hemiscylli</i>
Надотряд Batomorpha — скаты		
Отряд Myliobatiformes — хвостоколообразные		
Семейство Dasyatidae — хвостоколовые		
<i>Hemirhynchus fluviorum</i>	М, С	<i>K. hemiscylli</i>
<i>Neorhynchus kuhlii</i>	М	<i>K. hemiscylli</i>
<i>Taeniura lymna</i>	М	<i>K. hemiscylli</i>
Отряд Rhinopristiformes — гитарникообразные		
Семейство Rhinobatidae — гитарниковые		
<i>Aptychotrema rostrata</i>	М, С	<i>K. hemiscylli</i>
<i>Glaucostegus typus</i>	М, С, Пр	<i>K. hemiscylli</i>

Продолжение на следующей странице...

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды микроспоридий рода <i>Kudoa</i>
Класс Actinopterygii — лучепёрые		
Инфракласс Teleostei — костистые рыбы		
Отряд Carangaria incertae sedis		
Семейство Sphyraenidae — барракудовые		
<i>Sphyraena jello</i>	М, С	<i>K. sphyraeni</i>
<i>S. pinguis</i>	М	<i>K. megacapsula</i>
<i>S. putnamae</i>	М	<i>K. barracudai</i>
Отряд Eupercaria incertae sedis		
Семейство Gerreidae — мохарровые		
<i>Eugerres brasiliensis</i>	М	<i>K. eugerres</i>
Семейство Labridae — губановые		
<i>Coris julis</i>	М	<i>K. quadratum</i>
<i>Halichoeres bivittatus</i>	М	<i>K. ovivora</i>
<i>H. garnoti</i>	М	<i>K. ovivora</i>
<i>H. poeyi</i>	М	<i>K. ovivora</i>
<i>Tautoglabrus adspersus</i>	М	<i>K. clupeidae</i>
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	М	<i>K. ovivora</i>
<i>Th. lunare</i>	М	<i>K. thalassomi</i>
<i>Th. lutescens</i>	М	<i>K. thalassomi</i>
Семейство Lethrinidae — летриновые		
<i>Gymnocranius audleyi</i>	М	<i>K. lethrini</i>
<i>Lethrinus harak</i>	М, С	<i>K. lethrini</i>
<i>L. nebulosus</i>	М, С	<i>K. iwatai</i>
<i>L. variegatus</i>	М	<i>K. iwatai</i>
Семейство Lutjanidae — луциановые		
<i>Caesio cuning</i>	М	<i>K. chaetodoni</i>
<i>Lutjanus campechanus</i>	М	<i>K. hypoepicardialis</i>
<i>L. carponotatus</i>	М	<i>K. chaetodoni</i>
<i>L. ehrenbergii</i>	М, С, Пр	<i>K. lethrini, K. yasunagai</i>
<i>L. erythropterus</i>	М	<i>K. iwatai, K. lutjanus</i>
<i>L. fulviflamma</i>	М	<i>K. lethrini</i>
<i>L. lemniscatus</i>	М	<i>K. lemniscati</i>
Семейство Monodactylidae — монодактиловые		
<i>Monodactylus argenteus</i>	М, С, Пр	<i>K. monodactyli</i>
Семейство Moronidae — мороновые		
<i>Dicentrarchus labrax</i>	М, С, Пр	<i>K. dicentrarchi, K. iwatai</i>
<i>D. punctatus</i>	М, С	<i>K. dicentrarchi</i>
Семейство Nemipteridae — нитепёрые		
<i>Nemipterus japonicus</i>	М	<i>K. schulmani</i>
<i>Scolopsis monogramma</i>	М	<i>K. yasunagai</i>
Семейство Priacanthidae — каталуфовые		
<i>Priacanthus hamrur</i>	М	<i>K. iwatai</i>
Семейство Scaridae — скардовые (рыбы-попугаи)		
<i>Calotomus japonicus</i>	М	<i>K. igami, K. lateolabracis, K. thalassomi, K. yasunagai</i>
<i>Scarus flavipectoralis</i>	М	<i>K. thalassomi</i>
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	М	<i>K. ovivora</i>
<i>S. radians</i>	М	<i>K. ovivora</i>

Продолжение на следующей странице...

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды микроспоридий рода <i>Kudoa</i>
<i>S. rubripinne</i>	М	<i>K. ovivora</i>
Семейство Sciaenidae — горбылёвые		
<i>Cheilotrema fasciatum</i>	М	<i>K. sciaenae</i>
<i>Cynoscion nebulosus</i>	М, С	<i>K. inornata</i>
<i>Leiostomus xanthurus</i>	М, С	<i>K. branchiata, K. leiostomi</i>
<i>Nibea coibor</i>	М, С	<i>K. coibori</i>
<i>Paralonchurus peruanus</i>	М	<i>K. sciaenae</i>
<i>Pogonias cromis</i>	М, С	<i>K. hypoepicardialis</i>
<i>Sciaena deliciosa</i>	М	<i>K. sciaenae</i>
<i>Stellifer minor</i>	М	<i>K. sciaenae</i>
Семейство Sillaginidae — силаговые		
<i>Sillago analis</i>	М, С	<i>K. ciliatae</i>
<i>S. ciliata</i>	М, С	<i>K. ciliatae, K. yasunagai</i>
<i>S. maculata</i>	М, С	<i>K. ciliatae, K. yasunagai</i>
<i>S. sihama</i>	М, С	<i>K. petala</i>
Семейство Sparidae — спаровые (морские караси)		
<i>Acanthopagrus latus</i>	М, С, Пр	<i>K. lutjanus</i>
<i>A. schlegelii</i>	М, С	<i>K. iwatai</i>
<i>Argyrops filamentosus</i>	М	<i>K. iwatai</i>
<i>Boops boops</i>	М	<i>K. boopsi</i>
<i>Dentex macrophthalmus</i>	М	<i>K. nova</i>
<i>Pagellus acarne</i>	М	<i>K. nova</i>
<i>Pagrus major</i>	М	<i>K. iwatai, K. yasunagai</i>
<i>P. pagrus</i>	М	<i>K. pagrusi</i>
<i>Rhabdosargus haffara</i>	М	<i>K. aegyptia</i>
<i>Sparus aurata</i>	М, С	<i>K. dicentrarchi, K. iwatai</i>
<i>Stenotomus chrysops</i>	М	<i>K. clupeidae</i>
Отряд Ovalentaria incertae sedis		
Семейство Pomacentridae — помацентровые		
<i>Abudefduf bengalensis</i>	М	<i>K. amamiensis, K. thalassomi, K. whippsi</i>
<i>A. septemfasciatus</i>	М	<i>K. gunterae</i>
<i>A. sexfasciatus</i>	М	<i>K. amamiensis, K. gunterae</i>
<i>A. sordidus</i>	М, С	<i>K. gunterae</i>
<i>A. vaigiensis</i>	М	<i>K. amamiensis, K. whippsi</i>
<i>A. whitleyi</i>	М	<i>K. amamiensis, K. thalassomi, K. whippsi</i>
<i>Acanthochromis polyacanthus</i>	М	<i>K. whippsi</i>
<i>Amblyglyphidodon curacao</i>	М	<i>K. thalassomi</i>
<i>Amphiprion akindynos</i>	М	<i>K. kenti, K. thalassomi, K. whippsi</i>
<i>A. melanopus</i>	М	<i>K. kenti, K. thalassomi, K. whippsi</i>
<i>Chromis chrysur</i>	М	<i>K. amamiensis</i>
<i>Ch. notata</i>	М	<i>K. amamiensis</i>
<i>Ch. viridis</i>	М	<i>K. gunterae, K. whippsi</i>
<i>Chrysiptera assimilis</i>	М	<i>K. amamiensis</i>
<i>C. cyanea</i>	М	<i>K. gunterae, K. thalassomi</i>
<i>Dascyllus aruanus</i>	М	<i>K. gunterae, K. thalassomi</i>
<i>D. trimaculatus</i>	М	<i>K. iwatai</i>
<i>Dischistodus perspicillatus</i>	М, С	<i>K. kenti</i>
<i>D. pseudochrysopoecilus</i>	М	<i>K. gunterae</i>

Продолжение на следующей странице...

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды микроспоридий рода <i>Kudoa</i>
<i>Neoglyphidodon melas</i>	М	<i>K. gunterae</i> , <i>K. thalassomi</i> , <i>K. whippsi</i>
<i>Neopomacentrus miryae</i>	М	<i>K. iwatai</i>
<i>Plectroglyphidodon leucozonus</i>	М	<i>K. gunterae</i> , <i>K. kenti</i>
<i>Pomacentrus chrysurus</i>	М	<i>K. gunterae</i> , <i>K. whippsi</i>
Отряд Acanthuriformes — хирургообразные		
Семейство Chaetodontidae — щетинозубовые		
<i>Chaetodon baronessa</i>	М	<i>K. thalassomi</i>
<i>C. collare</i>	М	<i>K. muscularis</i>
<i>C. paucifasciatus</i>	М	<i>K. iwatai</i>
<i>C. unimaculatus</i>	М	<i>K. chaetodoni</i> , <i>K. thalassomi</i>
<i>C. vagabundus</i>	М	<i>K. thalassomi</i>
<i>Chelmon rostratus</i>	М, С	<i>K. thalassomi</i>
<i>Heniochus monoceros</i>	М	<i>K. thalassomi</i>
Семейство Leiognathidae — лиогнатиды (лиогнатовые, сребробрюшковые)		
<i>Leiognathus brevirostris</i>	М, С	<i>K. uncinata</i>
<i>Nuchequula nuchalis</i>	М, С	<i>K. uncinata</i>
Семейство Lobotidae — лоботовые (трёххвостые окуни)		
<i>Lobotes surinamensis</i>	М, С	<i>K. hypoepicardialis</i>
Семейство Siganidae — сигановые		
<i>Siganus rivulatus</i>	М, С	<i>K. iwatai</i>
Отряд Acropomatiformes — акропоматовые		
Семейство Lateolabracidae — морские судаки (японские лавраки, азиатские морские окуни)		
<i>Lateolabrax japonicus</i>	М, С, Пр	<i>K. cruciformum</i> , <i>K. iwatai</i> , <i>K. yasunagai</i>
<i>Lateolabrax</i> sp.	?	<i>K. lateolabracis</i>
Семейство Pempheridae — пемферовые		
<i>Pempheris ypsilychnus</i>	М	<i>K. amamiensis</i> , <i>K. minithyrsites</i>
Отряд Atheriniformes — атеринообразные		
Семейство Atherinidae — атериновые		
<i>Atherina hepsetus</i>	М, С, Пр	<i>K. anatolica</i> , <i>K. stellula</i>
Отряд Batrachoidiformes — батрахообразные		
Семейство Batrachoididae — батраховые		
<i>Batrachoides surinamensis</i>	М, С	<i>K. viseuensis</i>
Отряд Beloniformes — сарганообразные		
Семейство Belonidae — саргановые		
<i>Strongylura strongylura</i>	М, С	<i>K. chilkaensis</i>
Семейство Euxocoetidae — летучие рыбы		
<i>Cypsilurus ago</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Cypsilurus</i> sp.	М	<i>K. thyrsites</i>
Семейство Nemiramphidae — полурьловые		
<i>Hyporhamphus gamberur</i>	М	<i>K. iwatai</i>
Отряд Beryciformes — бериксообразные		
Семейство Berycidae — бериковые		
<i>Beryx splendens</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
Отряд Blenniiformes — собачкообразные		
Семейство Blenniidae — собачковые		
<i>Parablennius gattorugine</i>	М	<i>K. quadratum</i>
<i>P. zvonimiri</i>	М	<i>K. quadratum</i>
Отряд Callionymiformes — лирообразные		

Продолжение на следующей странице...

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды микроспоридий рода <i>Kudoa</i>
Семейство Callionymidae — лировые (морские мыши)		
<i>Callionymus lyra</i>	М	<i>K. quadratum</i>
Отряд Carangiformes — ставридообразные		
Семейство Carangidae — ставридовые		
<i>Alepes djedaba</i>	М	<i>K. javaensis</i> , <i>K. pyramidalis</i>
<i>Atropus atropus</i>	М	<i>K. atropi</i>
<i>Carangoides fulvoguttatus</i>	М	<i>K. quadricornis</i>
<i>C. plagiotaenia</i>	М	<i>K. paraquadricornis</i>
<i>Caranx crysos</i>	М, С	<i>K. hypoepicardialis</i>
<i>C. ignobilis</i>	М, С	<i>K. paraquadricornis</i>
<i>C. papuensis</i>	М, С	<i>K. paraquadricornis</i>
<i>C. sexfasciatus</i>	М, С, Пр	<i>K. amamiensis</i> , <i>K. paraquadricornis</i>
<i>Decapterus maruadsi</i>	М	<i>K. decaptera</i>
<i>D. russeli</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Seriola dumerili</i>	М	<i>K. amamiensis</i> , <i>K. insolita</i>
<i>S. lalandi</i>	М	<i>K. neurophila</i> , <i>K. thyrsites</i>
<i>S. quinqueradiata</i>	М	<i>K. amamiensis</i> , <i>K. iwatai</i> , <i>K. yasunagai</i> , <i>K. megacapsula</i> , <i>K. pericardialis</i>
<i>Trachurus capensis</i>	М	<i>K. nova</i>
<i>T. mediterraneus</i>	М, С	<i>K. quadratum</i>
<i>T. picturatus</i>	М	<i>K. nova</i>
<i>T. trachurus</i>	М	<i>K. azevedoi</i> , <i>K. nova</i> , <i>K. quadratum</i> , <i>K. thyrsites</i>
<i>T. trecae</i>	М	<i>K. nova</i>
<i>T. japonicus</i>	М	<i>K. trachuri</i>
Семейство Coryphaenidae — корифеновые		
<i>Coryphaena hippurus</i>	М, С	<i>K. thyrsites</i>
Семейство Istiophoridae — марлиновые (парусниковые)		
<i>Istiophorus platypterus</i>	М	<i>K. musculoliquefaciens</i>
Семейство Xiphiidae — мечерылые (меч-рыбы)		
<i>Xiphias gladius</i>	М	<i>K. musculoliquefaciens</i>
Отряд Centrarchiformes		
Семейство Latridae — трубочёвые		
<i>Latris lineata</i>	М	<i>K. neurophila</i>
Семейство Oplegnathidae — ножезубы (оплегнаты)		
<i>Oplegnathus fasciatus</i>	М	<i>K. iwatai</i> , <i>K. yasunagai</i>
<i>O. punctatus</i>	М	<i>K. iwatai</i>
Отряд Cichliformes — цихлообразные		
Семейство Cichlidae — цихловые (cichлиды)		
<i>Aequidens plagiazonatus</i>	Пр	<i>K. aequidens</i>
<i>Chaetobranchopsis orbicularis</i>	Пр	<i>K. orbicularis</i>
Отряд Clupeiformes — сельдеобразные		
Семейство Clupeidae — сельдевые		
<i>Alosa aestivalis</i>	М, С, Пр	<i>K. clupeidae</i>
<i>A. mediocris</i>	М, С, Пр	<i>K. clupeidae</i>
<i>A. pseudoharengus</i>	М, С, Пр	<i>K. clupeidae</i>
<i>Brevoortia tyrannus</i>	М, С	<i>K. clupeidae</i>
<i>Clupea harengus</i>	М, С	<i>K. clupeidae</i>

Продолжение на следующей странице...

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды микроспоридий рода <i>Kudoa</i>
<i>Konosirus punctatus</i>	М, С	<i>K. guangdongensis</i>
<i>Sardinella lemuru</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Sardinops sagax</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
Семейство Engraulidae — анчоусовые		
<i>Engraulis australis</i>	М, С	<i>K. thyrsites</i>
<i>E. encrasicolus</i>	М, С	<i>K. histolytica</i>
<i>E. japonicus</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
Семейство Spratelloididae		
<i>Spratelloides delicatulus</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>S. robustus</i>	М, С	<i>K. thyrsites</i>
Отряд Cyprinodontiformes — карпозубообразные		
Семейство Fundulidae — фундуловые		
<i>Fundulus heteroclitus</i>	М, С, Пр	<i>K. funduli</i>
<i>F. majalis</i>	М, С	<i>K. funduli</i>
Отряд Gadiformes — трескообразные		
Семейство Gadidae — тресковые		
<i>Gadus chalcogrammus</i>	М, С	<i>K. thyrsites</i>
<i>Macruronus magellanicus</i>	М	<i>K. alliararia</i>
<i>Micromesistius australis</i>	М	<i>K. alliararia</i>
<i>M. poutassou</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Pollachius pollachius</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
Семейство Merlucciidae — мерлузовые		
<i>Merluccius australis</i>	М	<i>K. alliararia</i>
<i>M. capensis</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>M. gayi</i>	М	<i>K. hallado, K. peruvianus</i>
<i>M. hubbsi</i>	М	<i>K. alliararia, K. rosenbuschi</i>
<i>M. productus</i>	М, С	<i>K. paniformis, K. thyrsites</i>
Отряд Gobiiformes — бычкообразные		
Семейство Butidae — бутовые		
<i>Kribia kribensis</i>	Пр	<i>K. eleotrisi</i>
Семейство Gobiidae — бычковые		
<i>Acanthogobius hasta</i>	М, С, Пр	<i>K. akihittoi, K. empressmichikoeae</i>
<i>Acentrogobius chlorostigmatoides</i>	М, С, Пр	<i>K. acentrogobia</i>
<i>Gobius cobitis</i>	М, С	<i>K. nova</i>
<i>G. cruentatus</i>	М	<i>K. niluferi</i>
<i>G. niger</i>	М, С	<i>K. nova</i>
<i>G. ophiocephalus</i>	М, С	<i>K. nova</i>
<i>Knipowitschia longicaudata</i>	М, С, Пр	<i>K. nova</i>
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	М, С, Пр	<i>K. nova</i>
<i>Neogobius melanostomus</i>	М, С, Пр	<i>K. niluferi, K. nova</i>
<i>N. fluviatilis</i>	М, С, Пр	<i>K. nova</i>
<i>Pomatoschistus microps</i>	М, С, Пр	<i>K. camarguensis, K. nova</i>
<i>P. minutus</i>	М, С	<i>K. camarguensis, K. nova</i>
<i>Ponticola cephalargoides</i>	М	<i>K. nova</i>
<i>P. euryccephalus</i>	М, С	<i>K. nova</i>
<i>P. platyrostris</i>	М, С	<i>K. nova</i>
<i>P. ratan</i>	М, С	<i>K. nova</i>
<i>P. syrman</i>	М, С	<i>K. nova</i>

Продолжение на следующей странице...

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды микроспоридий рода <i>Kudoa</i>
<i>Proterorhynchus marmoratus</i>	М, С, Пр	<i>K. nova</i>
<i>Tridentiger trignocephalus</i>	М, С, Пр	<i>K. nova</i>
Отряд Kurtiformes — куртообразные		
Семейство Arogonidae — апогоновые (кардиналовые)		
<i>Cheilodipterus macrodon</i>	М	<i>K. thalassomi</i>
<i>Ch. quinquelineatus</i>	М	<i>K. cheilodipteri</i>
<i>Ostorhynchus aureus</i>	М	<i>K. cheilodipteri, K. whippsi, K. iwatai</i>
<i>O. cookii</i>	М	<i>K. cookii</i>
<i>O. cyanosoma</i>	М	<i>K. cheilodipteri, K. whippsi</i>
<i>O. doederleini</i>	М	<i>K. whippsi</i>
<i>O. fleurieu</i>	М, С	<i>K. iwatai</i>
<i>O. properuptus</i>	М	<i>K. gunterae, K. whippsi</i>
<i>Zoramia leptacantha</i>	М	<i>K. leptacanthae</i>
<i>Z. viridiventer</i>	М	<i>K. leptacanthae</i>
Отряд Mugiliformes — кефалеобразные		
Семейство Mugilidae — кефалевые		
<i>Chelon auratus</i>	М, С, Пр	<i>K. dicentrarchi, K. trifolia, K. unicapsula</i>
<i>Ch. labrosus</i>	М, С, Пр	<i>K. dicentrarchi</i>
<i>Ch. ramada</i>	М, С, Пр	<i>K. dicentrarchi, K. trifolia, K. unicapsula</i>
<i>Ch. saliens</i>	М, С	<i>K. dicentrarchi</i>
<i>Crenimugil crenilabis</i>	М, С	<i>K. crenimugilis</i>
<i>C. seheli</i>	М, С, Пр	<i>K. dicentrarchi</i>
<i>Ellochelon vaigiensis</i>	М, С, Пр	<i>K. yasunagai</i>
<i>Minimugil cascasia</i>	Пр	<i>K. cascasia</i>
<i>Mugil cephalus</i>	М, С, Пр	<i>K. bora, K. dicentrarchi, K. tetraspora, K. intestinalis, K. iwatai, K. quadratum, K. surabayaensis</i>
<i>M. japonica</i>	М, С	<i>K. bora</i>
<i>Osteomugil cunnesius</i>	М, С, Пр	<i>K. borimiri, K. dicentrarchi, K. igori, K. valamugili</i>
<i>O. perusii</i>	М, С	<i>K. bora, K. borimiri, K. dicentrarchi, K. fujitai</i>
<i>Planiliza carinata</i>	М, С	<i>K. bora</i>
<i>P. melinoptera</i>	М, С, Пр	<i>K. dicentrarchi</i>
<i>P. parsia</i>	М, С, Пр	<i>K. haridasae, K. sagarica</i>
<i>Planiliza</i> sp. D sensu	М, С, Пр	<i>K. borimiri, K. dicentrarchi</i>
Отряд Ophidiiformes — ошибнообразные		
Семейство Carapidae — караповые		
<i>Echiodon</i> sp.	?	<i>K. cutanea</i>
Отряд Perciformes — окунеобразные		
Семейство Aulorhynchidae — длиннорылые колюшки		
<i>Aulorhynchus flavidus</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
Семейство Cheilodactylidae — джакасовые		
<i>Cheilodactylus zonatus</i>	М	<i>K. whippsi</i>
Семейство Cottidae — рогатковые (керчаковые)		
<i>Icelinus filamentosus</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Leptocottus armatus</i>	М, С	<i>K. thyrsites</i>
<i>Myoxocephalus brandtii</i>	М	<i>K. nova</i>

Продолжение на следующей странице...

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды микроспоридий рода <i>Kudoa</i>
<i>M. scorpius</i>	М, С	<i>K. quadratum</i>
Семейство Cyclopteridae — пинагоровые		
<i>Cyclopterus lumpus</i>	М	<i>K. islandica</i>
Семейство Hexagrammidae — терпуговые		
<i>Hexagrammos octogrammus</i>	М	<i>K. azoni</i>
<i>Ophiodon elongatus</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Pleurogrammus azonus</i>	М	<i>K. azoni, K. pleurogrammi</i>
<i>P. monopterygius</i>	М	<i>K. pleurogrammi</i>
Семейство Nototheniidae — нототениевые		
<i>Patagonotothen canina</i>	М	<i>K. alliaria</i>
<i>P. ramsayi</i>	М	<i>K. alliaria, K. ramsayi</i>
Семейство Pholidae — маслоковые		
<i>Pholis ornata</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
Семейство Platycephalidae — плоскоголовые		
<i>Platycephalus</i> sp.	?	<i>K. iwatai</i>
Семейство Polynemidae — пальцепёровые		
<i>Pentanemus quinquarius</i>	М, С	<i>K. iidae</i>
Семейство Sebastidae — себастиды (себастовые, морские окуни)		
<i>Sebastes elongatus</i>	М	<i>K. miniauriculata</i>
<i>S. minor</i>	М	<i>K. sebastea</i>
<i>S. paucispinis</i>	М	<i>K. clupeiidae, K. miniauriculata</i>
Семейство Serranidae — каменные окуни		
<i>Cephalopholis boenak</i>	М	<i>K. thalassomi</i>
<i>Hyporthodus nigrurus</i>	М	<i>K. hypoepicardialis</i>
<i>Morone saxatilis</i>	М, С, Пр	<i>K. cerebralis</i>
Семейство Zoarcidae — бельдюговые		
<i>Zoarces americanus</i>	М, С	<i>K. clupeiidae</i>
Отряд Pleuronectiformes — камбалообразные		
Семейство Bothidae — ромбовые (арноглоссовые)		
<i>Arnoglossus imperialis</i>	М	<i>K. lunata</i>
<i>A. laterna</i>	М	<i>K. lunata</i>
<i>A. thori</i>	М	<i>K. lunata</i>
Семейство Cynoglossidae — циноглоссовые (левосторонние морские языки)		
<i>Cynoglossus senegalensis</i>	М, С, Пр	<i>K. cynoglossi</i>
Семейство Paralichthyidae — паралихтиевые		
<i>Paralichthys adspersus</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>P. olivaceus</i>	М	<i>K. lateolabracis, K. paralichthys, K. septempunctata, K. shiomitsui, K. thyrsites, K. yasunagai</i>
Семейство Pleuronectidae — камбаловые (правосторонние камбалы)		
<i>Atheresthes stomias</i>	М	<i>K. aburakarei, K. thyrsites</i>
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Lepidopsetta bilineata</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Microstomus pacificus</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Parophrys vetulus</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Platichthys flesus</i>	М, С, Пр	<i>K. clupeiidae</i>
Семейство Scophthalmidae — калкановые		
<i>Zeugopterus punctatus</i>	М	<i>K. kabatai</i>

Продолжение на следующей странице...

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды микроспоридий рода <i>Kudoa</i>
Отряд Salmoniformes — лососеобразные		
Семейство Salmonidae — лососёвые		
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	М, С, Пр	<i>K. thyrsites</i>
<i>O. kisutch</i>	М, С, Пр	<i>K. thyrsites</i>
<i>O. mykiss</i>	М, С, Пр	<i>K. thyrsites</i>
<i>O. tshawytscha</i>	М, С, Пр	<i>K. thyrsites</i>
<i>Salmo salar</i>	М, С, Пр	<i>K. thyrsites</i>
Отряд Scombriformes — скумбриеобразные		
Семейство Centrolophidae — централофовые		
<i>Hyperoglyphe japonica</i>	М	<i>K. ogawai</i>
<i>Icichthys australis</i>	М	<i>K. vesica</i>
Семейство Gempylidae — гемпиловы (змеевидные макрели)		
<i>Thyrsites atun</i>	М, С	<i>K. thyrsites</i>
Семейство Nomeidae — номеевые		
<i>Nomeus gronovii</i>	М	<i>K. hypoepicardialis</i>
Семейство Pomatomidae — луфаревые		
<i>Pomatomus saltatrix</i>	М, С	<i>K. clupeidae</i> , <i>K. hypoepicardialis</i> , <i>K. nova</i>
Семейство Scombridae — скумбриевые		
<i>Auxis thazard</i>	М	<i>K. histolytica</i>
<i>Euthynnus alletteratus</i>	М, С	<i>K. nova</i>
<i>Grammatorcynus bicarinatus</i>	М	<i>K. grammatorcyni</i>
<i>Rastrelliger kanagurta</i>	М	<i>K. quraishii</i> , <i>K. saudiensis</i>
<i>Sarda sarda</i>	М, С	<i>K. histolytica</i>
<i>Scomber japonicus</i>	М	<i>K. caudata</i> , <i>K. histolytica</i> , <i>K. scomberi</i> , <i>K. thyrsites</i>
<i>S. scombrus</i>	М, С	<i>K. histolytica</i> , <i>K. thyrsites</i>
<i>Scomberomorus commerson</i>	М	<i>K. crumena</i> , <i>K. permulticapsula</i> , <i>K. scomberomori</i>
<i>S. maculatus</i>	М	<i>K. crumena</i>
<i>S. niphonius</i>	М	<i>K. konishiae</i>
<i>S. sierra</i>	М	<i>K. rayformis</i>
<i>Thunnus albacares</i>	М, С	<i>K. crumena</i> , <i>K. hexapunctata</i> , <i>K. neothunni</i>
<i>T. alalunga</i>	М	<i>K. thunni</i>
<i>T. obesus</i>	М	<i>K. nova</i>
<i>T. orientalis</i>	М, С	<i>K. hexapunctata</i> , <i>K. prunusi</i> , <i>K. yasunagai</i>
<i>T. thynnus</i>	М, С	<i>K. clupeidae</i> , <i>K. nova</i>
Семейство Trichiuridae — волосохвостые (рыбы-сабли)		
<i>Lepidopus caudatus</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Trichiurus lepturus</i>	М, С	<i>K. mirabilis</i>
Отряд Scorpaeniformes — скорпенообразные		
Семейство Anarhichadidae — зубатковые		
<i>Anarhichas lupus</i>	М	<i>K. islandica</i>
<i>A. minor</i>	М	<i>K. islandica</i>
Отряд Siluriformes — сомообразные		
Семейство Ariidae — ариевые		
<i>Ariopsis felis</i>	М, С	<i>K. shkae</i>
<i>Plicofollis layardi</i>	М, С	<i>K. tachysurae</i>
<i>P. platystomus</i>	М, С	<i>K. bengalensis</i>

Продолжение на следующей странице...

Вид рыбы с указанием таксономической принадлежности	Обитание рыбы в водах разной солёности**	Виды миксоспоридий рода <i>Kudoa</i>
<i>P. polystaphylodon</i>	М, С, Пр	<i>K. quadratum</i>
Семейство Plotosidae — угрехвостые сомы		
<i>Plotosus lineatus</i>	М, С	<i>K. yasunagai</i>
Отряд Syngnathiformes — иглообразные		
Семейство Syngnathidae — игловые		
<i>Entelurus aequoreus</i>	М, С	<i>K. quadratum</i>
<i>Syngnathus abaster</i>	М, С, Пр	<i>K. quadratum</i>
<i>S. acus</i>	М, С	<i>K. quadratum</i>
<i>S. tenuirostris</i>	М	<i>K. quadratum</i>
Отряд Tetraodontiformes — иглобрюхообразные		
Семейство Tetraodontidae — четырёхзубые (иглобрюхие, скалозубые, кантигастровые)		
<i>Sphoeroides annulatus</i>	М, С	<i>K. diana</i>
<i>Takifugu rubripes</i>	М, С, Пр	<i>K. shiomitsui</i> , <i>K. yasunagai</i>
Отряд Zeiformes — солнечникообразные		
Семейство Zeidae — солнечниковые		
<i>Zeus capensis</i>	М	<i>K. thyrsites</i>
<i>Z. faber</i>	М, С	<i>K. thyrsites</i>

Примечание: * — все систематические группы и виды выставлены в алфавитном порядке, начиная от хрящевых рыб и заканчивая костистыми; ** — обитание в водах разной солёности (М — морская вода; С — солоноватая вода; Пр — пресноводная среда).

Note: *, all systematic groups and species are alphabetized, starting from cartilaginous fishes and ending with bony fishes; **, habitation in waters of different salinity (M, marine water; C, brackish water; Пр, freshwater environment).

Считается, что миксоспоридии изначально возникли в морских рыбах [Шульман и др., 1997]. С учётом этого, а также подавляющего преобладания находок *Kudoa* в водоёмах с солёной водой можно заключить следующее: вероятнее всего, переход к паразитированию в нескольких пресноводных хозяевах стал эволюционно более поздним явлением и происходил, скорее всего, с участием эвригалинных хозяев.

Известны также случаи обнаружения семи видов миксоспоридий рода *Kudoa* в морских рыбах, обитающих в эстуарных зонах. В частности, они встречались в эвригалинных кефалях: *Kudoa haridasae* Sarkar & Ghosh, 1991 и *Kudoa sagarica* Das, 1996 зарегистрированы из золотистой кефали *Planiliza parsia* (Hamilton, 1822) (Индийский океан, эстуарий реки Хугли, Бенгальский залив, Индия) [Das, 1996; Sarkar, Ghosh, 1991], а *K. unicapsula* — из головача *Chelon ramada* (Risso, 1827) и сингиля *Ch. auratus* (Risso, 1810) (Средиземное море, Санта-Пола, дельта реки Эбро, Испания) [Yurakhno et al., 2007]. Кроме того, миксоспоридии были найдены в солоноватоводных бычках: описаны *Kudoa camarguensis* Pampoulie, Marques, Rosocchi, Crivelli & Bouchereau, 1999 из малого бычка-бубыря *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) и обыкновенного бычка-бубыря, или бычка-лысуна, *P. microps* (Krøyer, 1838) (Средиземное море, дельта реки Рона, Франция) [Pampoulie et al., 1999]. Известно обнаружение *Kudoa cerebralis* Paperna & Zwerner, 1974 в полосатом лавраке *Roccus saxatilis* (Walbaum, 1792) из Атлантического океана, где данный вид встречается преимущественно в эстуариях (североамериканское побережье, устья рек Роппаханнок и Йорк), реже — непосредственно в морских водах (берег у Чимпочигне, Чесапикский залив, США) [Paperna, Zwerner, 1974]. Этот вид хозяина относится к проходным рыбам, которые мигрируют между пресной и солёной водой. Нерест происходит в пресной воде. *K. inornata* обнаружили в эстуарном виде рыб *Synoscion nebulosus* (Cuvier, 1830) (Атлантический океан, побережье Южной Каролины, США, гавань Ромейн, река Ашли, бассейн Ашепу — Комбахи — Эдисто) [Dykova et al., 2009]. *Kudoa viseuensis* Monteiro, Da Silva, Namoy, Sanches & Matos, 2019 была найдена в морском хозяине *Batrachoides surinamensis* (Bloch

& Schneider, 1801) в регионе впадения в Атлантический океан реки Амазонка (муниципалитет Визеу, штат Пара на севере Бразилии) [Monteiro et al., 2019]. Другой представитель рода *Kudoa* от солоноватоводного хозяина — *Kudoa* sp. из мороны, или белого американского лаврака, *Morone americana* (Gmelin, 1789) — был зарегистрирован в бассейне Атлантического океана, в реке Чоптенк, Чесапикский залив (Мэриленд, США) [Bunton, Poynton, 1991].

В пяти видах проходных лососёвых рыб [в тихоокеанских горбуше *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), кижуче *O. kisutch* (Walbaum, 1792), микиже *O. mykiss* (Walbaum, 1792) и чавыче *O. tshawytscha* (Walbaum, 1792), а также в обитателе Атлантического и Северного Ледовитого океанов, сёмге *Salmo salar* Linnaeus, 1758] известен только один океанический вид миксоспоридий — *K. thyrsites* [Eiras et al., 2014], что говорит о вероятности заражения хозяев этим видом паразитов исключительно в морских водах.

Таким образом, из 128 видов *Kudoa* 117 (91,4 %) были найдены в морской зоне Мирового океана, 8 (6,3 %) — в его эстуариях (7 видов — в морских рыбах, 1 вид — в пресноводном хозяине), 3 (2,3 %) — в пресноводных водоёмах.

С целью изучения влияния опреснения на фауну миксоспоридий рыб Чёрного и Азовского морей мы проводили многолетние исследования в экосистемах эстуарного типа у берегов Крыма, анализируя в том числе и представителей рода *Kudoa* в бычковых рыбах. В 2008–2019 гг. нами изучены миксоспоридии от 308 экз. этих рыб в устье реки Чёрная и от 807 экз. бычков в Каркинитском заливе (Чёрное море), а также от 757 экз. рыб семейства Gobiidae в Восточном Сиваше (Азовское море) (табл. 2).

Мы изучали видовой состав и численность паразитов рыб, которые обитают в двух биотопах эстуарного типа, расположенных в месте впадения реки Чёрная в Севастопольскую бухту (Чёрное море), — в устье реки с повышенной солёностью воды у дна и в 1,5 км выше по течению, в биотопе с солёностью 4–5 ‰ [Юрахно, 2012, 2014, 2015a]. У обследованных гидробионтов наряду с восемью видами преимущественно морских миксоспоридий был найден один представитель рода *Kudoa* — *K. nova* от трёхзубого полосатого бычка *Tridentiger trigonocephalus* (Gill, 1859), травяника *Gobius ophiocephalus* Pallas, 1814, чёрного бычка *G. niger* Linnaeus, 1758, цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814), рыжика *Neogobius euryccephalus* (Kessler, 1874) и кругляка *N. melanostomus* (Pallas, 1814). Экстенсивность инвазии рыб этим видом миксоспоридий колебалась от 5 до 92 % для разных хозяев в различные сезоны. В нашем исследовании он был встречен в биотопе с солёностью у дна 12–16 ‰. В изученном нами пресноводном участке реки Чёрная данный паразит найден не был, так как его хозяева (бычки) в уловах отсутствовали.

Исследование *K. nova* в бычках Каркинитского залива было проведено с 2008 по 2018 г. *K. nova* была найдена в трёх видах бычков — в кругляке, песочнике *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) и цуцике. Травяник и мартовик *Mesogobius batrachocephalus* (Pallas, 1814) оказались свободными от этого паразита. Рыбу ловили в районах с различными гидрологическими условиями. При этом местá отбора проб находились в ряде случаев на расстоянии 8–13 км от села Портовое, в котором мы базировались (сёла Андреевка, Аврора, Steregущее и Рисовое). Так, в 2008–2013 гг. бычки исследованы в открытом море, при регистрации в то время его периодического опреснения водой рисовых чеков у сёл Портовое и Рисовое, а также в отдалённых от них районах сёл Аврора и Steregущее. При этом показатели экстенсивности инвазии (далее — ЭИ) рыб *K. nova* в разные сезоны были достаточно велики для песочника из подвергавшихся некоторому опреснению участков моря (31–56 %), встречаемость паразита в кругляке также была высокой и сравнимой в зонах разной солёности (40 и 47 %), однако у села Рисовое она составляла только 12 %. В последующие годы, когда прекратилось разведение риса на крымских землях, *K. nova* продолжала встречаться в бычках, причём показатели ЭИ этим паразитом кругляка стали значительно ниже (4–30 %), хотя в песочнике они были порой очень высокими (до 47–63 %).

Таблица 2. Количество экземпляров, заражённых *Kudoa nova* / количество исследованных рыб (средняя экстенсивность инвазии, %) семейства Gobiidae с указанием экстенсивности инвазии хозяев в районах с различной солёностью воды

Table 2. Number of fish infected with *Kudoa nova* / number of fish studied (average prevalence, %) of the family Gobiidae, with indication of hosts prevalence in areas of various water salinity

Регион	Чёрное море				Азовское море						Река Буг	Реки Нарев и Висла
	устье реки Чёрная	Каркинитский залив		устье реки Днепр	Восточный Сиваш			Таганрогский залив				
		северная часть	центральная часть		южная, кутовая часть							
Годы исследования	2010–2019	2008–2013	2014–2017	2012	2010, 2013	2010, 2013	2014–2016	2013	2014–2015	1998	2011	2011
Солёность воды, ‰	12–16 (у дна)	10–15	18,6–27,6	0,05–16	1–11,5	10–40	22,7–65	10–40	22,7–75	1–3	0,25–0,5	0,2–0,573
Вид рыбы												
<i>Gobius niger</i>	2 / 17 (11,8)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>G. ophiocephalus</i>	4 / 82 (4,9)	0 / 61 (0)	0 / 209 (0)	–	0 / 105 (0)	0 / 30 (0)	0 / 58 (0)	–	0 / 3	–	–	–
<i>Mesogobius batrachocephalus</i>	–	–	0 / 2	–	–	–	–	0 / 1	–	–	–	–
<i>Neogobius fluviatilis</i>	–	13 / 35 (37,1)	35 / 98 (35,8)	–	1 / 7	–	12 / 16 (75)	–	4 / 18 (22,2)	0 / 14 (0)	0 / 24 (0)	0 / 118 (0)
<i>N. gymnotrachelus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0 / 35 (0)	0 / 85 (0)
<i>N. melanostomus</i>	40 / 79 (50,6)	27 / 80 (33,8)	48 / 271 (17,7)	1 / 37 (2,7)	11 / 74 (14,9)	–	53 / 127 (41,7)	54 / 230 (23,5)	41 / 88 (46,6)	0 / 2	–	0 / 21 (0)
<i>Pomatoschistus microps</i>	–	–	0 / 3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ponticola eurycephalus</i>	13 / 75 (17,3)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Proterorhinus marmoratus</i>	22 / 43 (51,2)	–	28 / 48 (58,3)	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. semilunaris</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0 / 24 (0)
<i>Tridentiger trigonocephalus</i>	2 / 12 (16,7)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего рыб, экз.	308	176	631	37	186	30	201	231	109	16	59	248

В 2014 и 2015 гг. пробы рыбы на миксоспоридий были взяты у бывшего села Андреевка (напротив посёлка Огни) и у села Аврора, расположенных южнее села Портовое, ближе к Бакальской косе. Глубина отбора проб составляла чуть более 1 м, причём, по словам рыбаков, такие небольшие глубины там тянутся лишь на 200 м от берега, а дно представляет собой песок (в районе села Аврора — с примесью глины). Здесь лишь 10 % кругляков были заражены *K. nova*. Одна проба песочников была отобрана в 2014 г. в районе села Портовое в небольшом мелководном озере с солёностью 27,60 ‰ на Сары-Булатской косе с илистым грунтом; там 18 % бычков были заражены *K. nova*. Самыми высокими значения заражённости бычков этим паразитом были в 2015 г. в Сары-Булатском лимане у берегов села Портовое, где глубины составляют от 10 до 60 см на протяжении более чем 2 км по направлению к островам, а дно представляет собой чёрный ил. Также эти районы отличались по солёности. У села Андреевка и у села Аврора вода была в своё время значительно менее подвержена опреснению, тогда как на мелководье у села Портовое шесть каналов выносили днепровскую воду в море вплоть до 2014 г. Данные последующих лет, полученные в открытой части моря у села Портовое и в прилегающем к нему Сары-Булатском лимане, подтвердили большую заражённость бычков именно в последнем. ЭИ *K. nova* кругляка из Сары-Булатского лимана была выше порой в 4 раза в 2016 г. и в 2,6 раза в 2017 г. по сравнению с ЭИ в открытой части моря. Максимальное значение ЭИ *K. nova* песочника в этом лимане составляло 63 %, а для цуцика — 50–65 %. Таким образом, в более мелководном и сильно заиленном участке Каркинитского залива отмечены более высокие значения показателей инвазии рыб миксоспоридиями, так как там, вероятно, происходит более интенсивное накопление заразного начала [Дмитриева и др., 2015; Корнийчук и др., 2016; Юрахно, 2015а, 2016b; Юрахно, Токарев, 2017; Yurakhno, 2013].

В целом миксоспоридии рода *Kudoa* и других родов в регионе заповедника «Лебяжий остров» представляют собой типично морскую фауну. Это закономерно, так как, по сведениям, любезно предоставленным Н. В. Шадриным (ФИЦ ИнБЮМ), солёность воды в периодически опресняемом открытом море у села Рисовое и у села Портовое в 2008–2013 гг. колебалась от 10 до 15 ‰, а в условиях прекращения сбрасывания в море вод рисовых чеков, по нашим данным, солёность воды в окрестностях Портового была даже повышенной: в открытом море в 2014 г. — 19,30 ‰, в 2015 г. — 21,08 ‰, в 2016 г. — 17,90–18,59 ‰, а в Сары-Булатском лимане в 2015 и 2016 гг. — 20,87 и 18,14–21,35 ‰ соответственно. Периодическое опреснение открытого моря в Каркинитском заливе водами рисовых чеков, по всей видимости, не меняло солёность до критических значений, губительных для *K. nova*, как в случаях, описанных ниже (в других исследованных нами регионах).

Ещё одним биотопом эстуарного типа, изученным нами на предмет обнаружения миксоспоридий рода *Kudoa*, стал Восточный Сиваш. Бычки кругляк, травяник и песочник были исследованы нами в ноябре — декабре 2010 г. в северной его части, у сёл Мысовое, Чайкино и Чонгар [Юрахно, 2015а; Юрахно, Горчанок, 2011]. Пробы рыб брали из ставников на глубине 2–4 м при температуре воды +10...+14 °С в районах с различной её солёностью. У сёл Мысовое и Чайкино в момент взятия пробы солёность воды составляла 11,5 ‰, однако, по сведениям, предоставленным А. Р. Болтачевым (ФИЦ ИнБЮМ), известно, что из-за периодического сброса в Сиваш пресных вод рисовых чеков значение зачастую снижалось в данном регионе до 1 ‰. У села Чонгар солёность составляла 17 ‰. Оказалось, что в 2010 г. в опресняемой зоне близ сёл Мысовое и Чайкино 47 экз. кругляков были свободны от паразита, а в 1 из 5 экз. исследованных песочников была найдена *K. nova*. У Чонгара ЭИ кругляков этой миксоспоридией составляла 43 % рыб. В 1 экз. песочника у Чонгара *K. nova* обнаружена не была. Зато в 2013 г. у села Мысовое 47 % кругляков были заражены данным паразитом, что свидетельствует о том, что в предшествующее время сильного опреснения в этом районе, вероятно, не было.

В период с декабря 2012 г. по июнь 2015 г. нами продолжено изучение миксоспоридий бычковых рыб Восточного Сиваша в его кутовой, осолонённой зоне (село Семисотка, село Каменское) и в срединной части (село Дмитровка). Исследованы кругляк, песочник, травяник и мартовик [Юрахно, 2015a]. Найден один вид паразитов — *K. nova* — в мышцах кругляка и песочника.

Судя по показателям заражённости бычков данным видом миксоспоридий (ЭИ песочника составляла 22 %, кругляка — 16–69 %; ЭИ имела сезонную и межгодовую изменчивость), ни в кутовой зоне Восточного Сиваша, ни в срединной его части не наблюдается сильного опреснения воды, так как показатели ЭИ хозяев этим паразитом относительно высоки и сравнимы со значениями для морских вод, как и в 2013 г. в северной части залива. Это подтвердилось и данными Н. В. Шадрин с соавторами [Shadrin et al., 2018]. Так, в 2013 г. солёность воды в срединной и кутовой частях колебалась от 10,0 до 40,0 ‰ (средняя 25,2 ‰). В 2014 г. она составляла от 25,9 до 26,7 ‰ летом и от 22,7 до 42,2 ‰ осенью, достигая в отдельных точках 50,0–65,0 ‰. В 2015 г. в центральной части солёность была 55,0–65,0 ‰, а в южной — 70,0–75,0 ‰.

В 2014 г. прекратилось опреснение Восточного Сиваша водами, сливаемыми с рисовых чеков, что создало, возможно, более благоприятные условия для развития миксоспоридии *K. nova* в популяции местных бычков. Об этом свидетельствует и наибольшая заражённость кругляка в последние годы исследования в самой кутовой, южной зоне Сиваша — у села Каменское (максимальные значения ЭИ по сезонам составили 53–69 %), в самой удалённой от рисовых чеков зоне максимальной солёности [Юрахно, 2015a].

K. nova явилась общим видом в фауне паразитов бычков всех трёх сравниваемых экосистем эстуарного типа.

Анализ полученных нами данных из морских, периодически опресняемых зон Крыма свидетельствует об отрицательном воздействии на заражённость бычков *K. nova* сильного опреснения морской воды (до 1 ‰ и меньших значений) и о высоких показателях заражённости рыб этим видом миксоспоридий в районах с достаточно высокими значениями солёности (табл. 2). Анализируя изменения в показателях средней ЭИ бычков этим видом паразитов до 2013 г. включительно, когда осуществлялся сброс вод с рисовых чеков в Каркинитский залив и в Сиваш (с учётом выделенных районов в последнем), и в более поздний период, нам удалось проследить их только на примере кругляка, причём они противоречивы для сравниваемых регионов. Так, с 2014 г. средняя ЭИ бычка *K. nova* в Каркинитском заливе уменьшилась почти в два раза, тогда как в кутовой зоне Сиваша она, наоборот, вдвое увеличилась. Возможно, это связано не с солёностью, а с какими-то другими факторами среды.

То, что в сильно опреснённых районах Понто-Азова *K. nova* либо отсутствовала, либо была представлена единично, подтверждается и литературными, и другими нашими данными. По результатам, полученным Н. Н. Найдёновой [1974], и согласно нашим более ранним экспедиционным исследованиям, летом 1998 г. этот вид паразитов отсутствовал в бычках, выловленных в сильно опреснённом Таганрогском заливе Азовского моря, в который впадает река Дон [Юрахно, Горчанок, 2011]. По данным сотрудников АзНИИРХ, средняя солёность этого региона в год исследования составляла 1–3 ‰. Летом 2011 г. в реках Буг и Висла при изучении миксоспоридий бычков, распространившихся из северо-западной части Чёрного моря по центральному инвазивному коридору, нами зафиксировано отсутствие миксоспоридий в паразитофауне бычков: кругляка *N. melanostomus*, гонца *N. gymnotrachelus* (Kessler, 1857), песочника *N. fluviatilis* и представителя тупоносых бычков *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837). В 2012 г. в черноморской эстуарной зоне Днепра у берегов города Очакова ЭИ кругляка *K. nova* составляла лишь 2,7 % [Kvach et al., 2014] (табл. 2).

Полное отсутствие этого вида миксоспоридий или же чрезвычайно низкие значения его встречаемости в хозяевах, выловленных в сильно опреснённых районах, свидетельствуют о следующем. Во-первых, возможно, что споры *K. nova*, которые значительную часть времени после гибели хозяев проводят либо в толще воды, либо на дне или в грунте, не выдерживают низкой солёности и погибают. Во-вторых, известно, что в регионах с сильным опреснением и колебанием солёности воды наблюдается значительное обеднение видового состава олигохет и полихет, которые теоретически могут являться окончательными хозяевами данного вида миксоспоридий. Однако сложный двуххозяинный жизненный цикл миксоспоридий пока доказан только для 36 из более чем 2000 видов этих паразитов [Dykova, Lom, 2007]; при этом большинство из них — пресноводные виды, и все они не принадлежат к роду *Kudoa*. Таким образом, мы можем высказать лишь предположение о том, что в жизненном цикле, помимо рыб, могут участвовать и беспозвоночные.

С целью выявления выживаемости спор миксоспоридии *K. nova* при содержании их в воде различной солёности летом 2014 г. нами был поставлен опыт [Юрахно, 2016а; Yurakhno, 2015b, 2018]. Он показал, что уже на третьи сутки содержания выделенных из мышц цист этого паразита в родниковой пресной воде в холодильнике чуть менее половины спор имели аномальное строение, были деформированными; к 34-м суткам число таких уродливых форм выросло до 87 %. Полярные капсулы в таких спорах не выстреливали при погружении их в раствор щелочи, то есть наблюдалось нарушение жизнедеятельности потемневших спор. Наиболее же комфортные условия создавались в цистах, помещённых в морскую воду в холодильник; там число нормальных спор составляло от 94 до 98 % на протяжении всего периода опытных исследований (более месяца). Что касается цист, находящихся в мышцах, то здесь огромную роль в сохранности спор играло нахождение их в ткани хозяина в определённой биохимической среде. В таком случае число аномальных спор в пресной и морской воде при уличной температуре было сопоставимо и относительно невысоко: в пресной воде оно колебалось от 9 до 17 %, а в морской воде — от 4 до 20 %.

Столь быстрое негативное воздействие пресной воды на споры *K. nova* удивительно: считается, что они очень прочны, а значит, теоретически должны были бы дольше сохраняться в инородной среде. Хорошо известно, что *K. nova* выдерживает незначительное опреснение и в гораздо большем количестве встречается в мезогалинном мелководном Азовском море, чем в Чёрном море, особенно в мелководных лиманах. Однако чистая пресная вода является фактором, негативно влияющим на строение и состояние спор данного паразита при его непосредственном контакте с инородной средой. В случае нахождения спор паразита в мышечной ткани биохимическая среда организма хозяина смягчает негативное воздействие пресной воды на споры *K. nova*. Впрочем, для спор океанических видов влияние пресной воды бывает более губительным. Так, одним из эффективных средств, которое убивает споры *K. septempunctata* перед употреблением в пищу сырого мяса азиатского паралихта *Paralichthys olivaceus* (Temminck & Schlegel, 1846), приводящим обычно к диарее и рвоте, явилось помещение его в пресную воду (0 ‰) либо в гиперсолённый раствор (160 ‰) на 5 мин [Yokoyama et al., 2016].

K. nova была зарегистрирована нами ранее как в полносолёных водах Чёрного моря, так и в мезогалинных водах Азовского моря (в последнем ЭИ нередко достигала 100 % в случае обитания рыб-хозяев в мелководных лиманах), но она не была встречена в олигогалинных и пресных водах. Споры этого вида имеют отрицательную плавучесть, что является приспособлением для заражения хозяев, ведущих донный образ жизни. В водной среде с меньшей солёностью они быстрее оседают на дно, перемешиваясь с поверхностным илистым слоем, что обеспечивает наилучший контакт с потенциальными хозяевами. Распространение этого вида в олигогалинные и пресные водоёмы, очевидно, ограничивается встречаемостью его возможных окончательных хозяев, в качестве которых в данном бассейне выступают, предположительно, олигохеты

и полихеты. Кроме того, сами споры *K. nova*, как показано нашим опытом, не выдерживают длительного пребывания в пресной воде после гибели хозяев. Таким образом, данный паразит, скорее всего, является морским по происхождению видом, встречающимся в водоёмах с различной солёностью, включая океаническую, и широко распространённым в представителях семейства Gobiidae в Чёрном и Азовском морях [Юрахно, 2014; Юрахно, Горчанок, 2011].

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148-4).

Благодарность. Мы признательны сотрудникам ФИЦ ИнБЮМ Т. А. Богдановой, А. Р. Болтачеву и Н. В. Шадрину, профессору Института паразитологии ПАН Н. А. Овчаренко, а также работникам АзНИИРХ за предоставленные данные по солёности воды в исследованных нами акваториях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гриневецкий С. Р., Зонн И. С., Жильцов С. С. Чёрное море. Энциклопедия. Москва : Международные отношения, 2015. 664 с. (Серия: «Моря России»). [Grinevetsky S. R., Zonn I. S., Zhil'tsov S. S. *Chernoe more. Entsiklopediya*. Moscow : Mezhdunarodnye otnosheniya, 2015, 664 p. (Seriya: "Morya Rossii"). (in Russ.)]
2. Дебелиус Х. Рыбы Атлантики, Средиземного и Чёрного морей. [Москва] : ИКАН, 2009. 308 с. [Debelius Kh. *Ryby Atlantiki, Sredizemnogo i Chernogo morei*. [Moscow] : IKAN, 2009, 308 p. (in Russ.)]
3. Дмитриева Е. В., Корнийчук Ю. М., Юрахно В. М., Пронькина Н. В., Полякова Т. А., Попюк М. П. Характеристика видовой разнообразия и структуры сообществ паразитов рыб в Каркинитском заливе (Чёрное море) // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов* : материалы Международной научной конференции, Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г. Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2015. С. 92–98. [Dmitrieva E. V., Yurakhno V. M., Kornychuk Yu. M., Pronkina N. V., Polyakova T. A., Popyuk M. P. Characterization of species diversity and structure of fish parasite communities from Karkinitzky Bay (Black Sea). In: *Voprosy sokhraneniya bioraznoobraziya vodnykh ob'ektov* : materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, Rostov-on-Don, 27 November, 2015. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2015, pp. 92–98. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xvxcgt>
4. Корнийчук Ю. М., Дмитриева Е. В., Юрахно В. М., Полякова Т. А., Пронькина Н. В., Попюк М. П., Тарина Н. А., Руденко М. И. Фауна паразитов в биоценозах заповедной акватории у Лебяжьих островов // *Заповедники Крыма – 2016: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление* : тезисы VIII Международной научно-практической конференции, Симферополь, 28–30 апреля 2016 г. Симферополь : Эльиньо, 2016. С. 305–307. [Korniichuk Yu. M., Dmitrieva E. V., Yurakhno V. M., Polyakova T. A., Pron'kina N. V., Popyuk M. P., Tarina N. A., Rudenko M. I. Fauna parazitov v biotsenozakh zapovednoi akvatorii u Lebyazh'ikh ostrovov // *The Nature Reserves of the Crimea – 2016. Biological and Landscape Diversity, Conservation and Management* : the abstracts of the VIII International Scientific-Practical Conference, Simferopol, 28–30 April, 2016. Simferopol : El'in'o, 2016, pp. 305–307. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5142>
5. Найдёнова Н. Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Чёрного и Азовского морей / АН УССР ; Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1974. 182 с. [Naidenova N. N. *Parazitofauna ryb semeistva bychkovykh Chernogo i Azovskogo morei* / AN USSR ; Institut biologii yuzhnykh morei imeni A. O. Kovalevskogo. Kyiv : Naukova dumka, 1974, 182 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5657>
6. Световидов А. Н. Рыбы Чёрного моря. Москва ; Ленинград : Наука, 1964. 551 с. [Svetovidov A. N. *Ryby Chernogo morya*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1964, 551 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8655>
7. Фадеев Н. С. *Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана*.

- Владивосток : ТИНРО-Центр, 2005. 366 с. [Fadeev N. S. *Spravochnik po biologii i promyslu ryb severnoi chasti Tikhogo okeana*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2005, 366 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qkxhkn>
8. Шульман С. С. *Миксоспоридии фауны СССР*. Москва ; Ленинград : Наука, 1966. 507 с. [Shulman S. S. *Miksosporidii fauny SSSR*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1966, 507 p. (in Russ.)]
 9. 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'*. Saint Petersburg : Nauka, 1997, 578 p. (in Russ.)]
 10. Юрахно В. М. *Миксоспоридий рыб Чёрного моря: систематика, фауна, экология, зоогеография* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18, 03.00.19. Севастополь, 1994. 23 с. [Yurakhno V. M. *Miksosporidii ryb Chernogo morya: sistematika, fauna, ekologiya, zoogeografiya* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.18, 03.00.19. Sevastopol, 1994, 23 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9666>
 11. Юрахно В. М. Миксоспоридии черноморских рыб в эстуарии реки Чёрная (Севастополь, Крым) // *Материалы V Всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии, Светлогорск, 23–27 апреля 2012 г.* / науч. ред. Ч. М. Нигматуллин. Калининград : АтлантНИРО, 2012. С. 229–231. [Yurakhno V. M. Miksosporidii chernomorskikh ryb v estuarii reki Chernaya (Sevastopol', Krym). In: *Materialy V Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem po teoreticheskoi i morskoi parazitologii, Svetlogorsk, 23–27 April, 2012* / Ch. M. Nigmatullin (Ed.). Kaliningrad : AtlantNIRO, 2012, pp. 229–231. (in Russ.)]
 12. Юрахно В. М. Видовой состав и сезонная встречаемость миксоспоридий рыб в низовьях р. Чёрная (Севастополь, Россия) // *Труды Центра паразитологии / Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН*. Т. 48: *Систематика и экология паразитов* / отв. ред. С. О. Мовсесян. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 346–348. [Yurakhno V. M. Vidovoi sostav i sezonnaya vstrechaemost' miksosporidii ryb v nizov'yakh r. Chernaya (Sevastopol', Rossiya). In: *Trudy Tsentra parazitologii / Tsentr parazitologii Instituta problem ekologii i evolyutsii imeni A. N. Severtsova RAN*. Vol. 48: *Sistematika i ekologiya parazitov* / S. O. Movsesyan (Ed.). Moscow : Tovarithchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, pp. 346–348. (in Russ.)]
 13. Юрахно В. М. Миксоспоридии морских рыб, обитающих в экосистемах эстуарного типа прибрежной зоны Крыма // *Биологическое разнообразие Кавказа и юга России* : материалы XVII Международной конференции, Нальчик, 5–6 ноября 2015 г. Махачкала : Изд-во «Наука-Дагестан», 2015а. С. 499–502. [Yurakhno V. M. Miksosporidii morskikh ryb, obitayushchikh v ekosistemakh estuarnogo tipa pribrezhnoi zony Kryma In: *Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i yuga Rossii* : materialy XVII Mezhdunarodnoi konferentsii, Nalchik, 5–6 November, 2015. Makhachkala : Izd-vo "Nauka-Dagestan", 2015a, pp. 499–502. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zeapev>
 14. Юрахно В. М. Влияние воды различной солёности на морфологию спор *Kudoa nova* (Muxosporea, Kudoidae): экспериментальное исследование // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3 т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь, 19–24 сентября 2016 г. Севастополь, 2016а. Т. 1. С. 354–357. [Yurakhno V. M. Influence of water different salinity on the morphology of *Kudoa nova* (Muxosporea, Kudoidae) spores: Experimental study. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3 t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii, Sevastopol, 19–24 September, 2016. Sevastopol, 2016a, vol. 1, pp. 354–357. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/3058>
 15. Юрахно В. М. Миксоспоридии и микроспоридии рыб Каркинитского залива (Крым, Чёрное море) // *Труды Центра паразитологии / Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова*

- РАН. Т. 49: *Фауна и экология паразитов* / отв. ред. С. О. Мовсесян. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2016b. С. 215–217. [Yurakhno V. M. Miksosporidii i mikrosporidii ryb Karkinit'skogo zaliva (Krym, Chernoe more). In: *Trudy Tsentra parazitologii i Tsentr parazitologii Instituta problem ekologii i evolyutsii imeni A. N. Severtsova RAN*. Vol. 49: *Fauna i ekologiya parazitov* / S. O. Movsesyan (Ed.). Moscow : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2016b, pp. 215–217. (in Russ.)]
16. Юрахно В. М., Горчанок Н. В. Миксоспоридия *Kudoa nova* (Myxosporea: Kudoidae) – паразит рыб Чёрного и Азовского морей // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 2. С. 68–77. [Yurakhno V. M., Gorchanok N. V. Myxosporea *Kudoa nova* (Myxosporea: 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.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1157>
17. Юрахно В. М., Озер А. Н. Фауна миксоспоридий рыб Понто-Каспийского бассейна (происхождение, сравнительный анализ) // *Современные проблемы паразитологии и экологии. Чтения, посвящённые памяти С. С. Шульмана* : сборник трудов Всероссийской научной конференции с международным участием, Тольятти, 15–17 мая 2018 г. Тольятти : Полиар, 2018. С. 334–345. [Yurakhno V. M., Özer A. N. Myxosporean fauna of the Ponto-Caspian basin fish (origin, comparative analysis). In: *Sovremennye problemy parazitologii i ekologii. Chteniya, posvyashchennye pamyati S. S. Shul'mana* : sbornik trudov Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, Tolyatti, 15–17 May, 2018. Tolyatti : Poliar, 2018, pp. 334–345. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/otf0l>
18. Юрахно В. М., Токарев Ю. С. Микропаразиты рыб Каркинитского залива Чёрного моря по данным весны и осени 2017 года // *Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны – 3* : материалы Международной конференции, 27–29 сентября 2017 г., Ереван, Армения. Ереван : ООО «ТАСК», 2017. С. 337–339. [Yurakhno V. M., Tokarev Y. S. Fish microparasites of Karkinit'sky Gulf of the Black Sea according to the data of spring and autumn of 2016. In: *Biological Diversity and Conservation Problems of the Fauna – 3* : proceedings of the international conference, 27–29 September, 2017, Yerevan, Armenia. Yerevan : LLC “TASK”, 2017, pp. 337–339. (in Russ.)]
19. Azevedo C., Rocha S., Matos E., Oliveira E., Matos P., Al-Quraishy S., Casal G. Ultrastructural and phylogenetic description of *Kudoa orbicularis* n. sp. (Myxosporea: Multivalvulida): A parasite infecting the muscle of the fish *Chaetobranchopsis orbicularis* (Teleostei: Cichlidae) in the Amazon region. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2016, vol. 63, iss. 1, pp. 27–36. <https://doi.org/10.1111/jeu.12244>
20. Bunton T. E., Poynton S. L. *Kudoa* sp. (Myxosporea, Multivalvulida) infection in juvenile white perch, *Morone americana* (Gmelin): Histopathology and spore morphology. *Journal of Fish Diseases*, 1991, vol. 14, iss. 5, pp. 589–594. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1991.tb00615.x>
21. Casal G., Matos E., Matos P., Azevedo C. Ultrastructural description of a new myxosporean parasite *Kudoa aequidens* sp. n. (Myxozoa, Myxosporea), found in the sub-opercular musculature of *Aequidens plagiozonatus* (Teleostei) from the Amazon River. *Acta Protozoologica*, 2008, vol. 47, iss. 2, pp. 135–141.
22. Das M. K. Myxozoan and urceolarid ciliate parasites of wild and cultured *Liza parsia* in deltaic West Bengal. *Journal of the Inland Fisheries Society of India*, 1996, vol. 28, no. 2, pp. 46–56.
23. Dykova I., Lom J. Comments on the recent knowledge and some of the topics to be solved in the research on Myxozoa. *Parassitologia*, 2007, vol. 49, suppl. 2, pp. 146. (The 7th International Symposium on Fish Parasites, 24–28 September, 2007, Viterbo, Italy).
24. Dykova I., de Buron I., Fiala I., Roumillat W. R. *Kudoa inornata* sp. n. (Myxosporea: Multivalvulida) from the skeletal muscles of *Cynoscion nebulosus* (Teleostei: Sciaenidae). *Folia Parasitologica*, 2009, vol. 56, iss. 2, pp. 91–98. <https://doi.org/10.14411/fp.2009.014>
25. Eiras J. C., Saraiva A., Cruz C. Synopsis of the species of *Kudoa* Meglitsch, 1947 (Myxozoa: Myxosporea: Multivalvulida). *Systematic Parasitology*, 2014, vol. 87, iss. 2, pp. 153–180. <https://doi.org/10.1007/s11230-013-9461-4>
26. Fomena A., Bouix G. Myxosporea (Protozoa: Myxozoa) of fresh-water fishes in Africa: Keys to genera and species. *Systematic*

- Parasitology*, 1997, vol. 37, iss. 3, pp. 161–178. <https://doi.org/10.1023/A:1005839220014>
27. Kasprzak A., Juško K., Motyka J. Zmienność jonu chlorkowego i siarczanowego w Wiśle między zbiornikiem Goczałkowickim a ujściem Skawy. *Zeszyty Naukowe Instytutu Gospodarki Surowcami Mineralnymi i Energią Polskiej Akademii Nauk*, 2016, no. 94, pp. 197–204.
 28. Kvach Yu., Kornychuk Y., Mierzejewska K., Rubtsova N., Yurakhno V., Grabowska J., Ovcharenko M. Parasitization of invasive gobiids in the eastern part of the central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts. *Parasitology Research*, 2014, vol. 113, iss. 5, pp. 1605–1624. <https://doi.org/10.1007/s00436-014-3791-2>
 29. Monteiro E. P., Da Silva D. T., Hamoy I., Sanches O., Matos E. R. Morphological and molecular characteristics of *Kudoa viseuensis* n. sp. (Myxosporidia: Multivalvulida), found in the muscle of *Batrachoides surinamensis* (Teleostei: Batrachoididae) in the Brazilian Amazon region. *Acta Protozoologica*, 2019, vol. 58, iss. 1, pp. 7–16. <https://doi.org/10.4467/16890027AP.19.002.10833>
 30. Pampoulie C., Marques A., Rosecchi E., Crivelli A. J., Bouchereau J. L. A new myxosporean parasite, *Kudoa camarguensis* n. sp., recorded on two goby species (Teleostei: Pisces) in the Rhône delta (Mediterranean Sea, France). *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 1999, vol. 46, iss. 3, pp. 304–310. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1999.tb05129.x>
 31. Paperna I., Zwerner D. E. *Kudoa cerebralis* sp. n. (Myxosporidia, Chloromyxidae) from the striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum). *The Journal of Protozoology*, 1974, vol. 21, iss. 1, pp. 15–19. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1974.tb03610.x>
 32. Sarkar N. K., Chaudhury S. R. *Kudoa cascasiensis* sp. n. (Myxosporidia: Kudoidae) parasitic in the mesentery of *Sicamugil cascasiensis* (Ham.) from Hooghly estuary of West Bengal, India. *Acta Protozoologica*, 1996, vol. 35, no. 4, pp. 335–338.
 33. Sarkar N. K., Ghosh S. Two new coelozoic myxosporidia (Myxozoa: Myxosporidia) from estuarine teleost fishes (Mugilidae) of West Bengal, India. *Proceeding of the Zoological Society, Calcutta*, 1991, vol. 44, pp. 131–135.
 34. Shadrin N. V., Anufrieva E. V., Kipriyanova L. M., Kolesnikova E. A., Latushkin A. A., Romanov R. E., Sergeeva N. G. The political decision caused the drastic ecosystem shift of the Sivash Bay (the Sea of Azov). *Quaternary International*, 2018, vol. 475, pp. 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.12.009>
 35. Siau Y. Myxosporidies de *Synodontis ansorgii* Bouleng. Ann. et Mag. N. H., 1911 et de *Eleotris (Kribia) kribensis* Boulenger 1964, poissons des eaux saumâtres de la lagune de Porto-Novo (Dahomey). *Bulletin de la Société zoologique de France*, 1971, vol. 96, pp. 563–570.
 36. *The Living Marine Resources of the Eastern Central Atlantic*. Vol. 3. *Bony Fishes pt 1 (Elopiformes to Scorpaeniformes)* / K. E. Carpenter, N. De Angelis (Eds). Rome : FAO, 2016, pp. 1511–2342. (FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes).
 37. Velasco M., Videira M., Viana da Silva J. M., Sanches O., Matos P. S., Carmona de São Clemente S., Matos E. Esophageal infection due to *Kudoa* sp. (Myxozoa) in mapará catfish, *Hypophthalmus marginatus*. *Aquaculture Reports*, 2015, vol. 2, pp. 22–25. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2015.05.001>
 38. 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, no. 1, pp. 21–27. <https://doi.org/10.1089/fpd.2015.2003>
 39. Yurakhno V. M. The nature protection aspect of the Black Sea fish myxosporean studies. *Vestnik zoologii*, 2013, vol. 47, iss. 6, pp. 537–545. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/11600>
 40. Yurakhno V. Experimental research of *Kudoa nova* (Myxosporidia: Kudoidae) spores in saline and fresh water. In: *The 9th International Symposium on Fish Parasites*, 31 August – 4 September, 2015, Valencia, Spain : book of abstracts. [Valencia], 2015b, pp. 138. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4227.8482>
 41. Yurakhno V. Effect of water different salinity on the morphology of *Kudoa nova* (Myxosporidia: Kudoidae) spores: Experimental study. In: *Diversity in the Coastal Marine Sciences: Historical Perspectives and Contemporary Research of Geology, Physics, Chemistry, Biology and Remote*

- Sensing* / C. W. Finkl, C. Makowski (Eds). Dordrecht, the Netherlands : Springer, 2018, chap. 29, pp. 495–503. (Coastal Research Library ; vol. 23). https://doi.org/10.1007/978-3-319-57577-3_29
42. Yurakhno V. M., Ovcharenko M. O., Holzer A. S., Sarabeev V. L., Balbuena J. A. *Kudoa unicapula* n. sp. (Myxosporidia: Kudoidae), a parasite of the Mediterranean mullets *Liza ramada* and *L. aurata* (Teleostei: Mugilidae). *Parasitology Research*, 2007, vol. 101, iss. 6, pp. 1671–1680. <https://doi.org/10.1007/s00436-007-0711-8>
43. Yurakhno V. M., Özer A. N. History of formation and peculiarities of Ponto-Caspian fish myxosporean fauna. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2020, vol. 5, no. 1, pp. 99–110. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.1.10>

**THE INFLUENCE OF WATER SALINITY
ON THE DISTRIBUTION OF MYXOSPOREANS
OF THE GENUS *KUDOVA* (CNIDARIA, MYXOZOA)
AMONG FISH OF THE WORLD FAUNA**

V. Yurakhno

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: viola_taurica@mail.ru

The occurrence of myxosporidia of the genus *Kudoa* in fish inhabiting waters of different salinity was studied. The work is based on own materials on fish myxosporidia sampled in 1987–2021: more than 12,000 specimens of about 100 fish species in the basins of the Atlantic Ocean [the Sea of Azov (Russia and Ukraine), Black Sea (Russia, Ukraine, and Turkey), and Mediterranean Sea (Italy and Spain); the Central Eastern Atlantic (aboard Mauritania) and southern latitudes off the coast of Africa (aboard Namibia); waters of the northern (near Norway) and southern (aboard Argentina) parts of the ocean; and off the southeastern coast of the USA], the Indian Ocean [the coast of Yemen], and the Pacific Ocean [South China Sea (Vietnam)]. In total, 27 representatives of myxosporidia of the genus *Kudoa* were analyzed using original material; out of them, 19 were identified down to the species level. Also, all available literature sources and a global database of fish species FishBase were investigated. As established, out of 291 species of fish hosting *Kudoa*, 169 species are exclusively marine, 76 species can inhabit marine- and brackish-water environments, 42 species are euryhaline and can occur both in marine and brackish waters and in freshwater, and only 4 species are exclusively freshwater ones. Out of 128 *Kudoa* species, 117 (91.4%) were found in the marine zone of the World Ocean; 8 (6.3%), in its estuaries (7, in marine fish; 1, in a freshwater host); and 3 (2.3%), in freshwater reservoirs. In 2008–2019, *Kudoa nova* Naidenova, 1975 was studied in estuarine-type ecosystems off the coast of the Crimea at the Chernaya River mouth and Karkinitzky Bay (the Black Sea), as well as in Eastern Sivash (the Sea of Azov). A total of 2,232 specimens of 11 goby species were examined. As established, the periodic desalination of some areas by waters of paddy fields and the constant occurrence of freshwater in a surface layer of the Chernaya River mouth did not cause a noticeable change in salinity (except for the northern area of Eastern Sivash) which would be destructive for this parasitic species. However, there were no *K. nova* in gobies caught in 1998 in the Taganrog Bay (the Sea of Azov) significantly desalinated by the Don River water. Also, this species was not recorded in 2011 in the Bug and Vistula rivers when studying microparasites of gobies that spread from the northwestern Black Sea along the central invasive corridor. Our experiment testified to the negative influence of freshwater on spores of this parasite: under its effect, spores were deformed and darkened, and the function of the polar filament extrusion was disrupted.

Keywords: myxosporidia, *Kudoa*, water salinity, world fauna