

УДК 576.893.1:597.556.333.7(262.5)
DOI: 10.23885/2500-0640-2018-14-2-88-97

**МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ И ПЦР-ИДЕНТИФИКАЦИЯ
МИКСОСПОРИДИИ *MYXOBOLUS EPISQUAMALIS*
EGUSA, MAENO & SORIMACHI, 1990,
ОБНАРУЖЕННОЙ У ЛОБАНА *MUGIL CEPHALUS* (LINNAEUS, 1758)
В КЕРЧЕНСКОМ ПРЕДПРОЛИВЬЕ ЧЕРНОГО МОРЯ**

© 2018 г. А.В. Казарникова¹, Т.В. Стрижакова², Е.С. Бортников²,
П. Бералдо³, О.В. Бияджи³, М. Галеотти³

Аннотация. Массовое поражение чешуи лобана белыми цистоподобными плазмодиями обнаружено в Керченском предпроливье Черного моря в 2015 г. Доля больных особей варьировалась весной от 3 до 15 %, летом достигала 40 % и к осени уменьшалась до 2,5 %. Случаев гибели рыб отмечено не было. На паразитологический анализ было взято 15 экземпляров больных рыб. Цистоподобные плазмодии аккуратно снимались с поверхности зараженной чешуи и изучались компрессионным методом под микроскопом для обнаружения спор миксоспоридий. Овальные споры сужались к вершине. Две грушевидные полярные капсулы неодинакового размера располагались в верхней части споры и занимали половину споры, с вершиной, направленной к апикальному концу споры. Длина споры составила $8,2 \pm 0,03$ мкм (7,9–8,4), ширина споры $5,9 \pm 0,23$ мкм (5,2–7,3), толщина споры $4,4 \pm 0,17$ мкм (4–4,7), длина полярной капсулы $4 \pm 0,07$ мкм (3,3–4,5), ширина полярной капсулы $1,5 \pm 0,24$ мкм (1,1–1,8). При использовании протокола индикации исследуемого образца с последующим анализом фрагмента 18S рРНК универсальными праймерами A (5'-ACCTGGTTGATCCTGCCAGT-3') и B (5'-TGATCCTTCT GCAGGTTCACCTAC-3') было установлено, что исследуемые образцы соответствуют на 100 % общему профилю *Myxobolus episquamalis*, на 99 % *Myxobolus* sp., на 99 % *M. bizerti*, на 99 % *M. ichkeulensis* и на 99 % *M. spinacurvata*, обнаруженным у кефалевых.

Ключевые слова: *Myxobolus episquamalis*, заражение, лобан, *Mugil cephalus*.

**MORPHOLOGIC CHARACTERISTIC AND PCR-IDENTIFICATION
OF *MYXOBOLUS EPISQUAMALIS* EGUSA, MAENO & SORIMACHI, 1990,
IN GREY MULLET *MUGIL CEPHALUS* (LINNAEUS, 1758)
FROM KERCH PRE-STRAIT AREA OF THE BLACK SEA**

A.V. Kazarnikova¹, T.V. Strizhakova², E.S. Bortnikov²,
P. Beraldo³, O.V. Byadgi³, M. Galeotti³

Abstract. Mullets with mass whitish cyst-like plasmodia on their scales were collected in Kerch pre-strait area of the Black Sea in 2015. The percent of sick fish varied from 3 to 15 % in spring, increasing till 40 % in summer and decreasing to 2.5 % in autumn. The cases of fish mortality were not detected. 15 clinically sick fish were taken for parasite analysis. Cysts from infected scales were carefully removed and studied by compression method under microscope for detection of myxosporidia spores. The spores were oval in frontal view, tapering anteriorly to a blunt apex. Two unequal polar capsules were pyriform and extended over the anterior half

¹ Федеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН (Federal Research Centre the Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russian Federation), Российская Федерация, 344006, г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41, e-mail: kazarnikova@ssc-ras.ru

² Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства (The Azov Sea Research Institute of Fishery, Rostov-on-Don, Russian Federation), Российская Федерация, 344002, г. Ростов-на-Дону, ул. Береговая 21в, e-mail: fish_disease@mail.ru

³ Университет Удине (Università degli Studi di Udine, Dipartimento di Scienze AgroAlimentari, Ambientali e Animali, Sezione di Patologia Veterinaria Via Sondrio, 33100, Udine, Italia), Италия, г. Удине, e-mail: marco.galeotti@uniud.it

of spore, with the top headed to the apical part of the spore. Spores were $8.2 \pm 0.03 \mu\text{m}$ (7.9–8.4) in length, $5.9 \pm 0.23 \mu\text{m}$ (5.2–7.3) in width, $4.4 \pm 0.17 \mu\text{m}$ (4–4.7) in thickness. The polar capsules were $4 \pm 0.07 \mu\text{m}$ (3.3–4.5) in length, $1.5 \pm 0.24 \mu\text{m}$ (1.1–1.8) in width. The investigation of nucleotide sequences of the 18S rRNA gene of the myxosporean spores from scales with universal primer A (5'-ACCTGGTTGATCCTGCCAGT-3') and B (5'-TGATCCTTCTGCAGGTTCACCTAC-3') showed 100 % identity with *Myxobolus episquamalis*, 99 % with *Myxobolus* sp., 99 % with *M. bizerti*, 99 % with *M. ichkeulensis* and 99 % with *M. spinacurvata* detected in mullets.

Keywords: *Myxobolus episquamalis*, infection, mullet, *Mugil cephalus*.

ВВЕДЕНИЕ

Кефаль-лобан *Mugil cephalus* (Linnaeus, 1758) – теплолюбивый вид, имеющий широкий ареал в тропических и субтропических водах Атлантического, Тихого и Индийского океанов и прилегающих морей [1]. В России является ценным объектом промышленного и любительского рыболовства в Азовском и Черном морях, в заливе Петра Великого, в Татарском проливе и в южной части Охотского моря, в низовьях Амура [2–4].

Представители рода *Myxobolus* Bütschli, 1882 были зарегистрированы у лобана в России и на Украине (*M. achmerovi*, *M. bramae*, *M. branchialis*, *M. circulus*, *M. episquamalis*, *M. exiguum*, *M. ichkeulensis*, *M. muelleri*, *M. parvus*, *M. spinacurvatura*), в Японии (*M. episquamalis*, *M. parvus*, *M. spinacurvatura*), в Китае (*M. cheni*, *M. parvus*), у средиземноморского побережья Туниса, Турции, Италии, Израиля и Египта (*M. bizeri*, *M. episquamalis*, *M. exiguum*, *M. ichkeulensis*, *M. muelleri*, *M. nile*, *M. rohdei*, *M. spinacurvatura*, *M. mughella*, *M. nile*, *M. parenzani*, *Myxobolus* spp.), в Южной Корее, Австралии, Новой Зеландии (*M. episquamalis*, *M. rohdei*, *M. spinacurvatura*), в Таиланде (*M. bizeri*), в США

(*M. cephalus*), в Индии (*M. goensis*, *M. lizae*, *M. mugcephalus*, *M. mugilii*, *M. narasii*) и в Сенегале (*M. bizeri*, *M. episquamalis*, *M. exiguum*, *M. goreensis*, *M. ichkeulensis*, *M. muelleri*). Миксоспоридии были обнаружены в разных органах и тканях рыб – на чешуе, плавниках, жабрах, в тканях мозга, мускулатуре, кишечнике, плавательном пузыре, сердце, печени, почках, селезенке и др. [5–40].

Myxobolus episquamalis Egusa, Maeno & Soricamichi, 1990 – специфичный паразит кефалей [22]. В водах России миксоспоридия зарегистрирована у лобана *Mugil cephalus* и пиленгаса *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) в водоемах Дальнего Востока и низовьях р. Амур [35].

В 2015 г. в российских водах Черного моря (Керченское предпроливье) обнаружено массовое поражение чешуи лобана белыми цистами. Доля больных особей варьировалась от 15 % весной, летом достигала 40 % и к осени уменьшалась до 2,5 %. Случаев гибели отмечено не было. Однако обширное поражение чешуйного покрова снижало товарную ценность рыб.

В этой работе мы приводим морфологическое описание миксоспоридии *Myxobolus episquamalis* и данные молекулярно-генетического анализа.

Таблица 1. Размерно-массовая характеристика здоровых и зараженных *M. episquamalis* особей лобана
Table 1. The weight-length characteristics of healthy and infected *M. episquamalis* grey mullets

Показатель Index	Состояние рыб Fish condition	Весенний период (97 экз.) / Spring (97 specimen)	Летний период (50 экз.) / Summer (50 specimen)	Осенний период (160 экз.) / Autumn (160 specimen)
Длина, см Length, cm	здоровые особи healthy specimen	$35,7 \pm 1,8$	–	$31,6 \pm 2,6$
	заряженные особи invaded specimen	$38,0 \pm 0,7$	$39,6 \pm 1,0$	$29,2 \pm 1,7$
Масса, г Weight, g	здоровые особи healthy specimen	$837,5 \pm 138$	–	$548,3 \pm 103,8$
	заряженные особи invaded specimen	$795,0 \pm 92,0$	$966,0 \pm 174,0$	$552,0 \pm 78,8$

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в 2015 г. в районе мыса Железный Рог (Керченское предпроливье Черного моря) в мае (при температуре воды 18,4 °C), июне (19,5 °C) и октябре (14,0 °C).

Наружному осмотру подвергали весь улов лобана (табл. 1). На паразитологический анализ было взято 15 экземпляров зараженных рыб. Рыбы были заморожены и доставлены в лабораторию. Паразитологический анализ проводили согласно общепринятым методам [41; 42].

Цистоподобные плазмодии были аккуратно сняты с поверхности зараженной чешуи и исследова-

ны с помощью компрессионного метода под микроскопом для обнаружения спор миксоспоридий. Собранный материал изучали как на водных, так и на глицерин-желатиновых препаратах по методикам З.С. Донец и С.С. Шульмана [26] и Ж. Лома и Дж.Р. Артура [43]. Споры исследовали под световым микроскопом Leica DMLB с фотокамерами Leica ICC50 и Leica LAS EZ software. Измерения были проведены на 30 экземплярах спор (среднее ± стандартная ошибка, размах). Экстрагирование ДНК проводили с помощью оборудования для генетической очистки ДНК (DNeasy Tissue Kit (Qiagen)) согласно существующему протоколу. Универсальные праймеры A (5'-ACCTGGTTGATCCTGCCAGT-3')

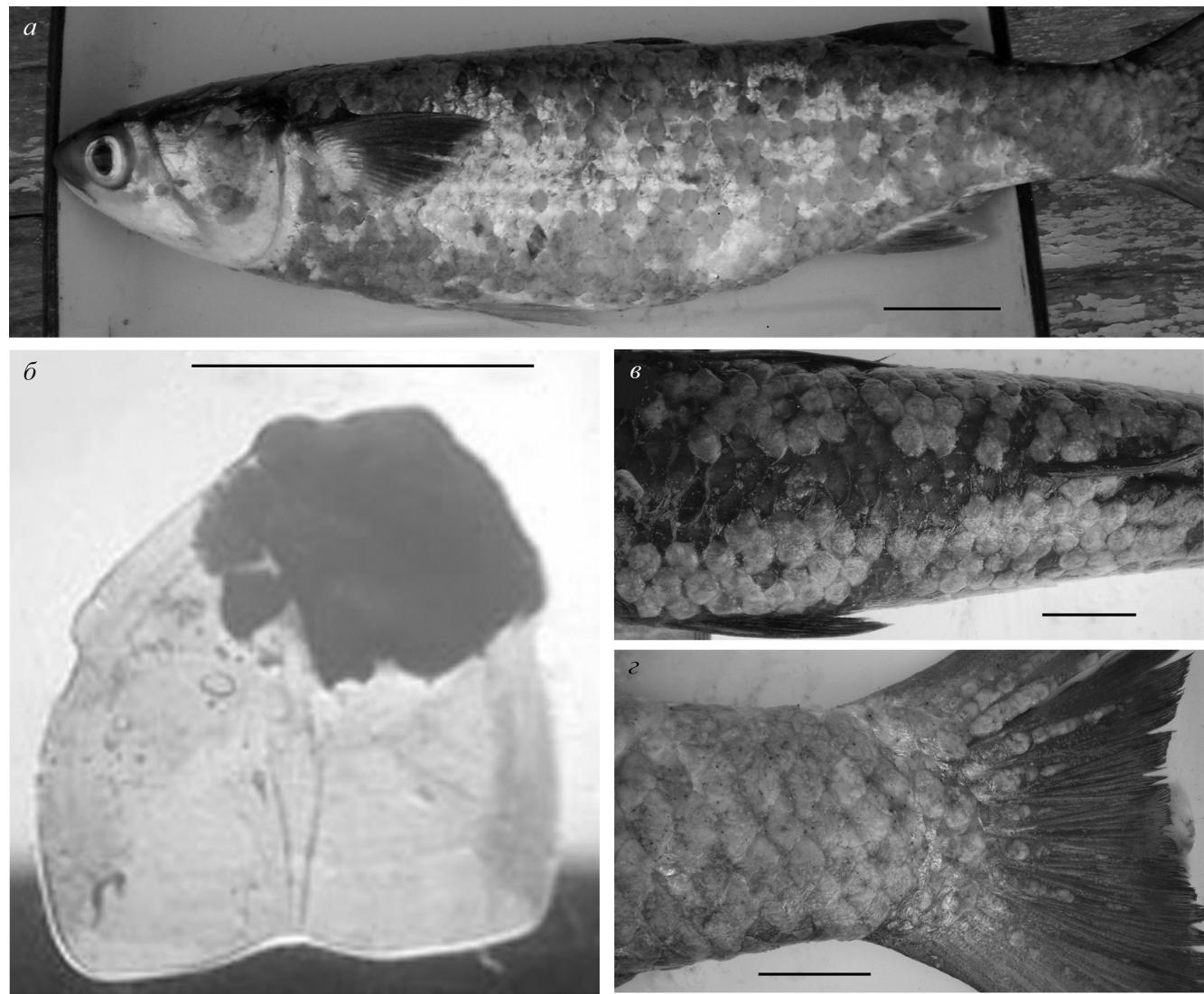


Рис. 1. *Mugil cephalus* с поражениями, вызванными *Myxobolus episquamalis*: а – общий вид рыбы; б – многоядерный плазмодий на поверхности чешуи; в, г – пораженная плазмодиями чешуя на спине и хвостовом стебле рыбы. Масштабные линейки – 5 см.
Fig. 1. *Mugil cephalus* with dermatitis caused by *Myxobolus episquamalis*: а – general view of the fish; б – multinuclear plasmodium on the scale; в, г – dorsal and caudal areas of the affected fish. Scale bars 5 cm.

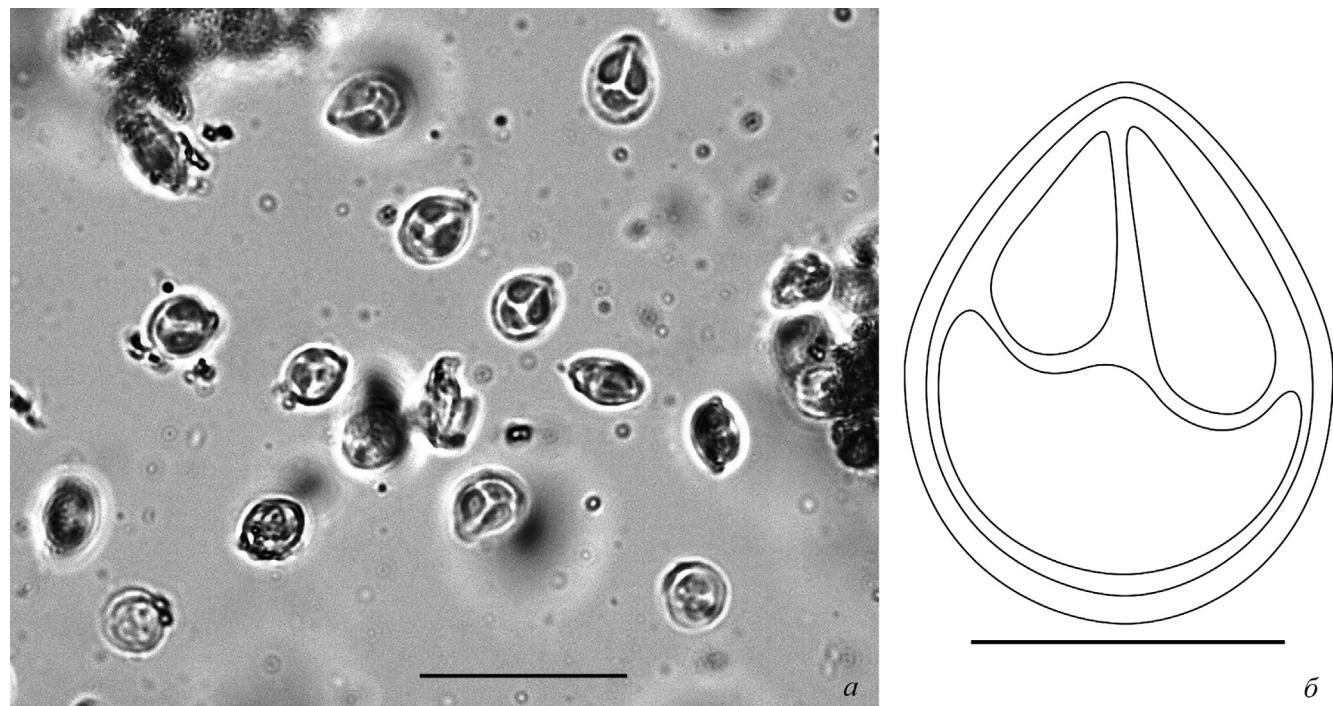


Рис. 2. Зрелые споры *Myxobolus episquamalis*: а – фотография при увеличении 100× (масштабная линейка 0,02 мм); б – рисунок, вид спереди (масштабная линейка 5 мкм).

Fig. 2. Mature spores of *Myxobolus episquamalis*: а – photo at magnification of 100× (scale bar 0.02 mm); б – drawing, frontal view (scale bar 5 µm).

и В (5'-TGATCCTTCTGCAGGTTCACCTAC-3') использовали согласно работе [44] для амплификации гена 18S рPHK в общем объеме 50 мкл. ПЦР проводили в термоциклире (Bio-Rad Laboratories Inc., CA, USA) с реакционной смесью, содержащей по 100 нг каждого праймера и 1,25 единиц HotStart Taq (Invitrogen, USA), при следующих условиях: начальная денатурация при температуре 94 °C в течение 15 мин, затем 35 циклов (94 °C в течение 1 мин), отжиг (55 °C в течение 1 мин), расширение (72 °C в течение 1 мин) и финальное удлинение (72 °C в течение 5 мин). Продукты ПЦР (5 мкл) определяли на 2%-м агар-геле с помощью электрофореза и окрашивания 0,5 мкг/мл этидиум бромидом с визуализацией ультрафиолетом. Молекулярный вес продуктов ПЦР определяли с помощью стандартного маркера молекулярного веса 100 bp ДНК (Thermo Fisher Scientific, Pittsburgh, PA, USA). Для идентификации биологического образца очистку ампликонов проводили с помощью QIAquick Purification kit (Qiagen) и в дальнейшем секвенировали, используя готовый риверсивный универсальный праймер [45]. Для идентификации фрагментов применяли программу BLAST [46] в генетическом банке GenBank и Clustal W [47].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Myxobolus episquamalis формирует белые плоские цисты на дистальной поверхности чешуи (рис. 1). В мышцах и внутренних органах микроспоридии обнаружены не были. Размеры цист в среднем составляли $4,7 \pm 0,24 \times 6,2 \pm 0,29$ мм.

Овальные споры содержали две грушевидные полярные капсулы неодинакового размера, которые располагались в верхней части споры, с вершинами, направленными к ее апикальному концу (рис. 2). Длина споры составила $8,2 \pm 0,03$ мкм (7,9–8,4), ширина споры $5,9 \pm 0,23$ мкм (5,2–7,3), толщина споры $4,4 \pm 0,17$ мкм (4–4,7), длина полярной капсулы $4 \pm 0,07$ мкм (3,3–4,5), ширина полярной капсулы $1,5 \pm 0,24$ мкм (1,1–1,8). В таблице 2 представлены литературные данные и результаты собственных измерений *M. episquamalis*.

При использовании протокола индикации исследуемого образца (рис. 3) универсальным праймером 393 bp с последующим анализом фрагмента 18S рPHK в GenBank (MG877645.1) было установлено, что исследуемые образцы соответствуют на 100 % общему профилю *Myxobolus episquamalis* (JF810537.1), обнаруженного у лобана [12], на 99 %

Таблица 2. Сравнение собственных результатов измерения спор *M. episquamalis* с данными, опубликованными в литературе
Table 2. Comparison of the *M. episquamalis* spore analysis present results and previously published data

Спора (мкм) Spore (μm)	Bahri, Marques, 1996 [5]; Bahri et al., 2003 [6]	Egusa et al., 1990 [8]	Rothwell et al., 1997 [20]	Lin, Ho, 1997 [48]	Cho et al., 2006 [49]	Асеева, 2000 / Aseeva, 2000 [23]	Özak et al., 2012 [19]	Собственные данные / Our data
Длина Length	8–9 (8,5)	7,5–9,5 (8,6)	8,8–10 (9,2)	8,69–10,27 (9,02)	7,26–9,35 (8,25)	8–9,5	7,68–8,38 (8,03)	7,9–8,4 (8,2)
Ширина Width	6–7 (6,5)	6–7,5 (6,8)	6,2–6,8 (6,4)	5,53–7,11 (6,32)	5,63–6,78 (6,3)	6–7,5	5,63–6,23 (5,93)	5,2–7,3 (5,9)
Толщина Thickness	—	4,5–5,5 (5,1)	4,7–5 (4,9)	4,74–5,53 (5,2)	3,96–5,04 (4,34)	5–6	4,75–5,15 (4,95)	4–4,7 (4,4)
Длина полярной капсулы / The length of polar capsule	3,5–4,5 (4)	3,8–5 (4,4)	4,1	2,39–4,74 (3,95)	3,8–5,4 (4,45)	4,5–5	3,6–4,34 (3,97)	3,3–4,5 (4)
Ширина полярной капсулы / The width of polar capsule	1,5–2,5 (2,2)	2–3 (2,3)	1,78	1,58–2,37 (2,35)	1,62–2,68	2–2,5	1,78–2,28 (2,03)	1,1–1,8 (1,5)
Длина полярной нити / The length of polar filament	—	25–44 (31,2)	48–58	20,54–37,92 (30,02)	26,3–56,33 (39,57)	28–32	—	—
Локализация Localization	чешуя scale	чешуя scale	чешуя scale	чешуя scale	чешуя scale	чешуя scale	чешуя scale	чешуя scale
Хоззин Host	<i>Mugil cephalus</i> , <i>Liza haematocheilus</i> , <i>L. ramada</i>	<i>Mugil cephalus</i>	<i>Mugil cephalus</i>	<i>Liza macrolepis</i>	<i>Mugil cephalus</i>	<i>Mugil cephalus</i> , <i>Liza haematocheilus</i>	<i>Mugil cephalus</i> , <i>Liza haematocheilus</i>	<i>Mugil cephalus</i>
Распространение Distribution	Тунис Tunisia	Япония Japan	Австралия Australia	Тайвань Taiwan	Корея Korea	Россия Russia	Турция Turkey	Россия Russia

Приложение. В скобках указаны средние значения показателей.
Note. The average values of indicators are in parentheses.

Myxobolus sp. (MF118764.1), на 99 % *M. bizerti* (AY129318.1), на 99 % *M. ichkeulensis* (AF378337.1) и на 99 % *M. spinacurvata* (AF378341.2), которые ранее были обнаружены у кефалевых.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно опубликованным данным [9; 22], на *Mugil cephalus* паразитирует 22 представителя рода *Myxobolus*. Среди них только *M. episquamalis* поражает чешую рыб. Кроме лобана данный вид был зарегистрирован у пиленгаса, полосатой крупночешуйной кефали *Liza macrolepis* (Smith, 1846) и кефали-головача *L. ramada* (Risso, 1827). Можно предположить, что определенную роль в специфичности *Myxobolus episquamalis* играют особенности морфологии, физиологии и экологии кефалевых, а также адаптации данной миксоспоридии к паразитированию на чешуе.

Описание спор *M. episquamalis*, обнаруженных на рыбе в российских водах Черного моря, почти полностью совпадает с представленными ранее данными из Австралии [20], Японии [8], Туниса [5; 6], Тайваня [48], Кореи [49], с Дальнего Востока России [23; 35]. Принадлежность паразита к виду *M. episquamalis* была определена согласно морфологическим характеристикам споры, виду хозяина и локализации.

Поражение чешуи, зарегистрированное в нашем исследовании, похоже на описания заражения лобана *M. episquamalis* в других странах [8; 20]. Паразиты формировали большие плоские белые цисты на внешней поверхности дистального конца чешуи лобана с плазмодиями, пронизывающими всю поверхность чешуи.

Первое сообщение об обнаружении *M. episquamalis* у лобана и пиленгаса на территории Российской Федерации (залив Петра Великого) относится к 1994 г. [23]. Однако паразит был ошибочно идентифицирован как *Myxosoma acutum*, как позднее указывалось в работе М.Б. Шедько и Н.Л. Асеевой [35]. В краткой публикации Е.М. Бортникова с коллегами [50] сообщалось о первом случае обнаружения *M. episquamalis* у лобана в российских водах Черного моря, однако морфологическое описание спор и результаты молекулярно-генетического анализа приведены не были.

Устойчивое функционирование природной экосистемы обеспечивается определенной структу-

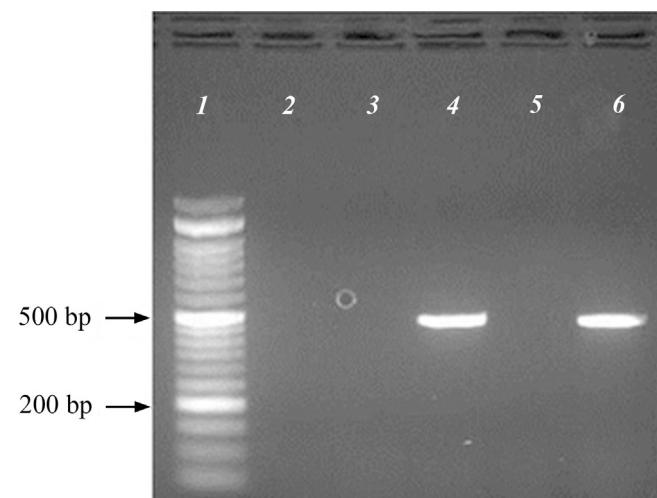


Рис. 3. Электрофорограмма разделения ПЦР-продуктов в агарозном геле в присутствии бромистого этидия: 1 – маркер молекулярного веса 50 bp; 2 – отрицательный контроль (дважды дистилированная вода); 3, 5 – отрицательные образцы (продукты ПЦР без ДНК); 4, 6 – определяемая ДНК.

Fig. 3. Results of PCR test and Ethidium-bromide-stained agarose gel: 1 – 50 bp DNA ladder; 2 – negative control (double-distilled water); 3, 5 – negative sample (PCR product without DNA as template); 4, 6 – PCR product with DNA as template.

рой ее биотических и абиотических компонентов [48]. В силу высокой подвижности и миграционной активности лобана можно предположить, что распространение *M. episquamalis* произошло из вод Тихого океана через Индийский в Атлантический и далее в Средиземное море. Данное предположение согласуется с тем, что исследуемые образцы соответствуют на 100 % общему профилю *Myxobolus episquamalis*, обнаруженного у лобана в Тихом океане [12]. Высока вероятность заражения *M. episquamalis* других видов кефалей (синギль *Liza aurata* (Risso, 1810) остронос *Liza saliens* (Risso, 1810), пиленгас *Liza haematocheilus*). Это создает потенциальную угрозу для кефалевых рыб в Черном и Азовском морях, как для природных, так и для искусственно воспроизводимых популяций. В связи с вышеизложенным весьма актуальным является расширение мониторинга эпизоотического состояния популяций для выявления *M. episquamalis* у других видов рыб семейства кефалевых в Азо-Черноморском бассейне.

Публикация подготовлена в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН на 2018 г., № 00-18-07 г.р. проекта 01201354245 и ГЗ АзНИИРХ № 1 на 2015 г., раздел 1.1.2.7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cultured aquatic species information program *Mugil cephalus* (Linnaeus, 1758). 2018. *Food and agricultural organization of the United Nations*. URL: http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Mugil_cephalus/en#tcNA0064 (дата обращения: 15.03.2018).
2. Попов А.Н. 1930. Кефали (Mugilidae) Европы с описанием нового вида из тихоокеанских вод СССР. В кн.: *Труды Севастопольской биологической станции АН СССР. Т. 2. М. – Л., изд-во АН СССР: 47–115.*
3. Ильин Б.С., Тараненко Н.Ф. 1950. Черноморская кефаль (предварительное сообщение). В кн.: *Труды АзЧерНИРО. Вып. 14*. Симферополь, Крымиздат: 35–61.
4. Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М. – Л., Наука: 550 с.
5. Bahri S., Marques A. 1996. Myxosporean parasites of the genus *Myxobolus* from *Mugil cephalus* in Ichkeul lagoon, Tunisia: description of two new species. *Diseases of Aquatic Organisms*. 27(2): 115–122. doi: 10.3354/dao027115
6. Bahri S., Andree K.B., Hedrick R.P. 2003. Morphological and phylogenetic studies of marine *Myxobolus* spp. from mullet in Ichkeul Lake, Tunisia. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*. 50(6): 463–470. doi.org/10.1111/j.1550-7408.2003.tb00272.x
7. Diamanka A., Fall M., Diebakate Ch., Faye N., Toguebaye B.S. 2008. Identification of *Myxobolus episquamalis* (Myxozoa, Myxobolidae) in flathead mullet *Mugil cephalus* (Pisces, Teleostei, Mugilidae) from the coast of Senegal (eastern tropical Atlantic Ocean). *Acta Adriatica*. 49(1): 19–23.
8. Egusa S., Maeno Yu., Sorimachi M. 1990. A new species of Myxozoa, *Myxobolus episquamalis* sp. nov. infecting the scales of the mullet, *Mugil cephalus* L. *Fish Pathology*. 25(2): 87–91.
9. Eiras J.C., D’Souza J. 2005. *Myxobolus goensis* n. sp. (Myxozoa, Myxosporea, Myxobolidae), a parasite of the gills of *Mugil cephalus* (Osteichthyes, Mugilidae) from Goa, India. *Parasite*. 11(3): 243–248. doi: 10.1051/parasite/2004113243
10. Fall M., Kpatcha K.P., Diebakate C., Faye N., Toguebaye B.S. 1997. Observations sur des Myxosporidies (Myxozoa) du genre *Myxobolus* parasites de *Mugil cephalus* (Poisson, Téléostéen) du Sénégal. *Parasite*. 4(2): 173–180. doi: 10.1051/parasite/1997042173
11. Iversen E.S., Chitty N., Van Meter N. 1971. Some Myxosporidia from marine fishes in South Florida. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*. 18(1): 82–86. doi: 10.1111/j.1550-7408.1971.tb03285.x
12. Kim W.S., Kim J.H., Oh M.J. 2013. Morphological and genetic evidence for mixed infection with two *Myxobolus* species (Myxozoa: Myxobolidae) in gray mullets, *Mugil cephalus*, from Korean waters. *The Korean Journal of Parasitology*. 51(3): 369–373. doi: 10.3347/kjp.2013.51.3.369
13. Kudo R. 1919. A synopsis on genera and species of Myxosporidia. Illinois. *Biology Monography*. 5(3–4): 1–265.
14. Landsberg J.H., Lom J. 1991. Taxonomy of the genera of the *Myxobolus/Myxosoma* group (Myxobolidae: Myxosporea), current listing of species and revision of synonyms. *Systematic Parasitology*. 18(3): 165–186.
15. Lom J., Dyková I. 1992. *Developments in aquaculture and fisheries sciences, Volume 26. Protozoan parasites of fishes*. Amsterdam, Elsevier: 315 p.
16. Lom J., Dyková I. 1994. Studies on protozoan parasites of Australian fishes: III. Species of the genus *Myxobolus* Bütschli, 1882. *European Journal of Protistology*. 30(4): 431–439. doi: 10.1016/S0932-4739(11)80218-X
17. Maeno Y., Sorimachi M., Ogawa K., Egusa S. 1990. [*Myxobolus spinacurvatura* sp. n. (Myxosporea: Bivalvulida) parasitic in deformed mullet, *Mugil cephalus*]. *Fish Pathology*. 25: 37–41. (In Japanese).
18. Narasimhamurti C.C., Kalavati C., Saratchandra B. 1980. *Myxosoma microspora* n. sp. (Myxosporidia: Protozoa) parasitic in the gills of *Mugil cephalus* L. *Journal of Fish Biology*. 16(4): 345–348. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb03711.x
19. Özak A.A., Demirkale İ., Cengizler İ. 2012. Two new records of *Myxobolus* Bütschli, 1882 (Myxozoa, Myxosporea, Myxobolidae) species from Turkey. *Turkish Journal of Zoology*. 36(2): 191–199. doi:10.3906/zoo-1007-30
20. Rothwell J.T., Virgona J.L., Callinan R.B., Nicholls P.J., Langdon J.S. 1997. Occurrence of cutaneous infections of *Myxobolus episquamalis* (Myxozoa: Myxobolidae) in sea mullet, *Mugil cephalus* L, in Australia. *Australian Veterinary Journal*. 75(5): 349–352. doi: 10.1111/j.1751-0813.1997.tb15709.x
21. Yemmen C., Ktari M.H., Bahri S. 2011. Parasitofauna of some mugilid and soleid fish species from Tunisian lagoons. *Acta Adriatica*. 52(1): 173–182.
22. Yurakhno V.M., Ovcharenko M.O. 2014. Study of Myxosporea (Myxozoa), infecting worldwide mullets with description of a new species. *Parasitology Research*. 113(10): 3661–3674. doi: 10.1007/s00436-014-4031-5
23. Асеева Н.Л. 2000. Миксоспоридии анадромных и морских прибрежных рыб северо-западной части Японского моря. *Известия ТИНРО*. 127(1–2): 593–606.
24. Ахмеров А.Х. 1960. Миксоспоридии рыб бассейна реки Амур. *Рыбное хозяйство внутренних водоемов ЛатССР*. 5: 239–308.
25. Гаевская А.В. 1975. *Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей (паразитические беспозвоночные рыб, рыбоядных птиц и морских млекопитающих)*. Киев, Наукова думка: 551 с.
26. Донец З.С., Шульман С.С. 1984. Тип Книдоспоридии – Cnidosporidia. В кн.: *Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Том 1. Паразитические простейшие*. Л., Наука: 88–251.
27. Ибрагимов Ш.Р. 1987. *Формирование паразитофауны кефалей в Каспийском море*. Рукопись деп. в ВИНИТИ 03.04.1987. № 2407–B87. 14 с.
28. Исков М.П. 1989. *Миксоспоридии (Myxosporea)*. Киев, Наукова думка: 212 с.
29. Markevitsch A.P. 1932. Zur Kenntnis der Myxosporidien von Süßwasserfischen der Ukraine. *Zoologischer Anzeiger*. 99: 297–303.
30. Погорельцева Т.П. 1952. Материалы до паразитофауны рыб північно-східної частини Чорного моря. *Труды Института зоологии АН УССР*. 8: 100–120.
31. Погорельцева Т.П. 1964. Материалы к исследованию паразитических простейших рыб Черного моря. В кн.: *Проблемы паразитологии: Труды Украинского республиканского общества паразитологов. Ч. 3*. Киев, Наукова думка: 16–29.

32. Решетникова А.В. 1955. Паразитофауна кефалей Черного моря. В кн.: *Труды Карадагской биологической станции. Вып. 13.* Симферополь, Крымиздат: 35–41.
33. Сарабеев В.Л., Домнич И.Ф. 2000. Возрастная динамика заражения пиленгаса (*Mugil soiuy*) в Молочном лимане Азовского моря. *Вестник зоологии.* Отд. вып. 14, часть 2: 6–12.
34. Сыроватка Н.И., Низова Г.А. 2000. Формирование паразитофауны пиленгаса в водоемах Азовского бассейна. В кн.: *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбоводческих водоемов Азово-Черноморского бассейна. Сборник научных трудов АЗНИИРХ (1998–1999 гг.).* Ростов н/Д, БКИ: 172–176.
35. Шедько М.Б., Асеева Н.Л. 2008. Миксоспоридии рода *Myxobolus* Bütschli (Myxobolidae: Myxosporea) – паразиты кефалевых рыб (Mugilidae) юга Дальнего Востока России. В кн.: *Современное состояние водных биоресурсов: научная конференция, посвященная 70-летию С.М. Коновалова (25–27 марта 2008 г.).* Владивосток, ТИНРО-центр: 316–320.
36. Шульман С.С. 1962. Класс Книдоспоридии Cnidosporidia. В кн.: *Определитель паразитов пресноводных рыб СССР.* М. – Л.; изд-во АН СССР: 47–140.
37. Шульман С.С. 1966. *Миксоспоридии фауны СССР.* М. – Л., Наука: 508 с.
38. Шульман С.С., Викторова М.Н. 1952. Новый интересный вид Myxosporea. Ученые записки Ленинградского ордена Ленина государственного университета. Серия Биология. 141(28): 265–268.
39. Юрахно В.М., Мальцев В.Н. 2002. 2002. Новые сведения о миксоспоридиях (Protozoa: Myxosporea) кефалевых в бассейне Атлантического океана. *Экология моря.* 61: 39–42.
40. Юрахно В.М., Овчаренко Н.А. 2008. Миксоспоридии кефалевых рыб Мирового океана. В кн.: *Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук, состоявшемся 20–25 октября 2008 г. в Зоологическом институте Российской академии наук в Санкт-Петербурге: «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения».* Том 3. СПб., Лема: 231–234.
41. Быховская-Павловская И.Е. 1985. *Паразиты рыб: руководство по изучению.* Л., Наука: 121 с.
42. Мусселиус В.А., Ванятинский В.Ф., Вихман А.А., Головина Н.А., Головин П.П., Марченко А.М., Щелкунова Т.И., Щелкунов И.С., Юхименко Л.Н. 1983. *Лабораторный практикум по болезням рыб.* М., Легкая и пищевая промышленность: 296 с.
43. Lom J., Arthur J.R. 1989. A guideline for the preparation of species descriptions in Myxosporea. *Journal of Fish Diseases.* 12(2): 151–156. doi: 10.1111/j.1365-2761.1989.tb00287.x
44. Sogin M.L. 1990. Amplification of ribosomal RNA genes for molecular evolution studies. In: *PCR protocols: a guide to methods and applications.* Innis M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J., White T.J. (eds). San Diego, Academic Press: 307–314.
45. Mizrahi I. 2002. Chapter 1. GenBank: The Nucleotide Sequence Database]. NCBI. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21105> (last update 22 August 2007).
46. Basic Local Alignment Search Tool. Available at: <http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>.
47. Larkin M.A., Blackshields G., Brown N.P., Chenna R., McGettigan P.A., McWilliam H., Valentin F., Wallace I.M., Wilm A., Lopez R., Thompson J.D., Gibson T.J., Higgins D.G. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics.* 23(21): 2947–2948. doi: 10.1093/bioinformatics/btm404
48. Lin C.L., Ho J.S. 1997. *Myxobolus episquamalis* (Myxosporea) occurring on the scales of the mullet, *Liza macrolepis*, cultured in Taiwan. *Journal of the Fisheries Society of Taiwan.* 24(3): 193–200.
49. Cho J.B., Kwon S.R., Lee M.K., Huh M.D., Kim K.H. 2006. *Myxobolus episquamalis* (Myxosporea: Myxobolidae) on the scales of wild mullet, *Mugil cephalus* L., in Korea. *Journal of Fish Pathology.* 19(1): 1–6.
50. Бортников Е.С., Стрижакова Т.В., Бойко Н.Е., Ружинская Л.П., Шевкоплясова Н.Н. 2016. Миксоболезис лобана *Mugil cephalus* в российских водах Черного моря. В кн.: *Современные проблемы теоретической и морской паразитологии.* Севастополь, изд-ль Бондаренко Н.Ю.: 211–213.
51. Матишов Г.Г., Казарникова А.В., Куцын Д.Н. 2013. Вспышка численности плероциркоидов *Digamma interrupta* у азовской тарани (*Rutilus rutilus Heckeli*). *Вестник Южного научного центра.* 9(1): 53–60.

REFERENCES

1. Cultured aquatic species information program *Mugil cephalus* (Linnaeus, 1758). 2018. *Food and agricultural organization of the United Nations.* Available at: http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Mugil_cephalus/en#tcNA0064 (accessed 15 March 2018).
2. Popov A.N. 1930. [European Mullets (Mugilidae) with the description of novel species from the USSR Pacific Ocean]. In: *Trudy Sevastopol'skoy biologicheskoy stantsii AN SSSR. T. 2. [Scientific works of Sevastopol Biological Station. Vol. 2].* Moscow – Leningrad, Academy of Sciences of the USSR: 47–115. (In Russian).
3. Il'in B.S., Taranenko N.F. 1950. [The Black Sea mullet (preliminary data)]. In: *Trudy AzCherNIRO. Вып. 14. [Scientific works of AzCherNIRO. Vol. 14].* Simferopol, Krymizdat: 35–61. (In Russian).
4. Svetovidov A.N. 1964. *Ryby Chernogo morya. [The Black Sea fish].* Moscow – Leningrad, Nauka: 550 p. (In Russian).
5. Bahri S., Marques A. 1996. Myxosporean parasites of the genus *Myxobolus* from *Mugil cephalus* in Ichkeul lagoon, Tunisia: description of two new species. *Diseases of Aquatic Organisms.* 27(2): 115–122. doi: 10.3354/dao027115
6. Bahri S., Andree K.B., Hedrick R.P. 2003. Morphological and phylogenetic studies of marine *Myxobolus* spp. from mullet in Ichkeul Lake, Tunisia. *The Journal of Eukaryotic Microbiology.* 50(6): 463–470. doi.org/10.1111/j.1550-7408.2003.tb00272.x
7. Diamanka A., Fall M., Diebakate Ch., Faye N., Toguebaye B.S. 2008. Identification of *Myxobolus episquamalis* (Myxozoa, Myxobolidae) in flathead mullet *Mugil cephalus* (Pisces, Teleostei, Mugilidae) from the coast of Senegal (eastern tropical Atlantic Ocean). *Acta Adriatica.* 49(1): 19–23.
8. Egusa S., Maeno Yu., Sorimachi M. 1990. A new species of Myxozoa, *Myxobolus episquamalis* sp. nov. infecting the scales of the mullet, *Mugil cephalus* L. *Fish Pathology.* 25(2): 87–91.

9. Eiras J.C., D'Souza J. 2005. *Myxobolus goensis* n. sp. (Myxozoa, Myxosporea, Myxobolidae), a parasite of the gills of *Mugil cephalus* (Osteichthyes, Mugilidae) from Goa, India. *Parasite*. 11(3): 243–248. doi: 10.1051/parasite/2004113243
10. Fall M., Kpatcha K.P., Diebakate C., Faye N., Toguebaye B.S. 1997. Observations sur des Myxosporidies (Myxozoa) du genre *Myxobolus* parasites de *Mugil cephalus* (Poisson, Téléostéen) du Sénégal. *Parasite*. 4(2): 173–180. doi: 10.1051/parasite/1997042173
11. Iversen E.S., Chitty N., Van Meter N. 1971. Some Myxosporidia from marine fishes in South Florida. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*. 18(1): 82–86. doi: 10.1111/j.1550-7408.1971.tb03285.x
12. Kim W.S., Kim J.H., Oh M.J. 2013. Morphological and genetic evidence for mixed infection with two *Myxobolus* species (Myxozoa: Myxobolidae) in gray mullets, *Mugil cephalus*, from Korean waters. *The Korean Journal of Parasitology*. 51(3): 369–373. doi: 10.3347/kjp.2013.51.3.369
13. Kudo R. 1919. A synopsis on genera and species of Myxosporidia. Illinois. *Biology Monography*. 5(3–4): 1–265.
14. Landsberg J.H., Lom J. 1991. Taxonomy of the genera of the *Myxobolus/Myxosoma* group (Myxobolidae: Myxosporea), current listing of species and revision of synonyms. *Systematic Parasitology*. 18(3): 165–186.
15. Lom J., Dyková I. 1992. *Developments in aquaculture and fisheries sciences, Volume 26. Protozoan parasites of fishes*. Amsterdam, Elsevier: 315 p.
16. Lom J., Dyková I. 1994. Studies on protozoan parasites of Australian fishes: III. Species of the genus *Myxobolus* Bütschli, 1882. *European Journal of Protistology*. 30(4): 431–439. doi: 10.1016/S0932-4739(11)80218-X
17. Maeno Y., Sorimachi M., Ogawa K., Egusa S. 1990. [Myxobolus spinacurvatura sp. n. (Myxosporea: Bivalvulida) parasitic in deformed mullet, *Mugil cephalus*]. *Fish Pathology*. 25: 37–41. (In Japanese).
18. Narasimhamurti C.C., Kalavati C., Saratchandra B. 1980. *Myxosoma microspora* n. sp. (Myxosporidia: Protozoa) parasitic in the gills of *Mugil cephalus* L. *Journal of Fish Biology*. 16(4): 345–348. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb03711.x
19. Özak A.A., Demirkale İ., Cengizler İ. 2012. Two new records of *Myxobolus* Bütschli, 1882 (Myxozoa, Myxosporea, Myxobolidae) species from Turkey. *Turkish Journal of Zoology*. 36(2): 191–199. doi: 10.3906/zoo-1007-30
20. Rothwell J.T., Virgona J.L., Callinan R.B., Nicholls P.J., Langdon J.S. 1997. Occurrence of cutaneous infections of *Myxobolus episquamalis* (Myxozoa: Myxobolidae) in sea mullet, *Mugil cephalus* L, in Australia. *Australian Veterinary Journal*. 75(5): 349–352. doi: 10.1111/j.1751-0813.1997.tb15709.x
21. Yemmen C., Ktari M.H., Bahri S. 2011. Parasitofauna of some mugilid and soleid fish species from Tunisian lagoons. *Acta Adriatica*. 52(1): 173–182.
22. Yurakhno V.M., Ovcharenko M.O. 2014. Study of Myxosporea (Myxozoa), infecting worldwide mullets with description of a new species. *Parasitology Research*. 113(10): 3661–3674. doi: 10.1007/s00436-014-4031-5
23. Aseeva N.L. 2000. [Mixosporidia of anadromous and marine coastal fish of north-west part of Japanese sea]. *Izvestiya TINRO*. 127(1–2): 593–606. (In Russian).
24. Akhmerov A.Kh. 1960. [Myxosporidia of fish from the Amur river basin]. *Rybnoe khozyaystvo vnutrennikh vodoemov LatSSR*. 5: 239–308. (In Russian).
25. Gaevskaya A.V. 1975. *Opredelitel' parazitov pozvonochnykh Chernogo i Azovskogo morey (paraziticheskie bespozvonochnye ryb, ryboyadnykh ptits i morskikh mlekopityayushchikh)*. [Key to vertebrate parasites of the Black and the Azov seas (parasitic invertebrates of fish, fish eating birds and sea mammals)]. Kiev, Naukova dumka: 551 p. (In Russian).
26. Donets Z.S., Shul'man S.S. 1984. [Cnidosporidia]. In: *Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. Tom 1. Paraziticheskie prosteyschie*. [Key to freshwater fish parasites of the USSR. Vol. 1. Parasitic protozoa]. Leningrad, Nauka: 88–251. (In Russian).
27. Ibragimov Sh.R. 1987. *Formirovanie parazitofauny kefaley v Kaspiyskom more*. [Formation of parasite fauna of mullets in the Caspian Sea]. The manuscript is deposited in VINITI 03.04.1987. No 2407-V87. 14 p. (In Russian).
28. Iskov M.P. 1989. *Miksosporidii (Myxosporea)*. [Myxosporidia (Myxosporea)]. Kiev, Naukova dumka: 212 p. (In Russian).
29. Markevitsch A.P. 1932. Zur Kenntnis der Myxosporidien von Süßwasserfischen der Ukraine. *Zoologischer Anzeiger*. 99: 297–303.
30. Pogoreltseva T.P. 1952. [The materials on parasite fauna of fish from north-east part of the Black Sea]. *Trudy Instituta zoologii AN USSR*. 8: 100–120. (In Ukrainian).
31. Pogoreltseva T.P. 1964. [The materials to investigation of parasitic Protozoa of the Black Sea fish]. In: *Problemy parazitologii: Trudy Ukrainskogo respublikanskogo obshchestva parazitologov. Ch. 3. [Problems of parasitology: Scientific works of Ukraine parasite society. Part 3]*. Kiev, Naukova dumka: 16–29. (In Russian).
32. Reshetnikova A.V. 1955. [The parasite fauna of mullets of the Black Sea]. In: *Trudy Karadagskoy biologicheskoy stantsii. Vyp. 13. [Scientific works of Karadag Biological Station. Vol. 13]*. Simferopol, Krymizdat: 35–41. (In Russian).
33. Sarabeev V.L., Domnitch I.F. 2000. [Age-related dynamics of parasitic infection of the pelingas (*Mugil soiuy*) in the Molochny Estuary of the Sea of Azov]. *Vestnik zoologii*. Suppl. 14, part 2: 6–12. (In Russian).
34. Syrovatka N.I., Nizova G.A. 2000. [The formation of parasite fauna of haarder in the Sea of Azov basin]. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaystva i okhrany rybokhozyaystvennykh vodoemov Azovo-CHernomorskogo basseyna. Sbornik nauchnykh trudov AzNIIRKH (1998–1999 gg.)*. [The main problems of fishery in the Azov Sea and the Black Sea basins. Scientific works of AzNIIRKH (1998–1999)]. Rostov-on-Don, BKI: 172–176. (In Russian).
35. Shed'ko M.B., Aseeva N.L. 2008. [Mixosporidia of the genus *Myxobolus* Bütschli (Myxobolidae: Myxosporea) – parasites of mullets (Mugilidae) from south of Russian Far East]. In: *Sovremennoe sostoyanie vodnykh bioresursov: nauchnaya konferentsiya, posvyashchennaya 70-letiyu S.M. Konovalova. [The current state of aquatic biological resources: scientific conference dedicated to the 70th anniversary of S.M. Konovalov (Vladivostok, Russia, 25–27 March 2008)]*. Vladivostok, TINRO-tsentr: 316–320. (In Russian).
36. Shulman S.S. 1962. [Class Cnidosporidia]. In: *Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb SSSR*. [Key to freshwater parasites

- of the USSR]. Moscow – Leningrad, Academy of Sciences of the USSR Publ.: 47–140. (In Russian).
37. Shulman S.S. 1966. *Miksosporidii fauny SSSR. [Fauna of Myxosporidia of the USSR]*. Moscow – Leningrad, Nauka: 508 p. (In Russian).
38. Shulman S.S., Viktorova M.N. 1952. [A new interesting species of Myxosporea]. *Uchenye zapiski Leningradskogo ordena Lenina gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologiya.* 141(28): 265–268. (In Russian).
39. Yurakhno V.M., Maltsev V.N. 2002. [New data on myxosporeans of mullets in the Atlantic Ocean basin]. *Ekologiya morya.* 61: 39–42. (In Russian).
40. Yurakhno V.M., Ovcharenko N.A. 2008. [Myxosporidia of mullets of the World Ocean]. In: *Materialy IV Vserossiyskogo S"ezda Parazitologicheskogo obshchestva pri Rossiyskoy akademii nauk, sostoyavshegosya 20–25 oktyabrya 2008 g. v Zoologicheskem institute Rossiyskoy akademii nauk v Sankt-Peterburge: "Parazitologiya v XXI veke – problemy, metody, resheniya". Tom 3. [Materials of the IV All-Russian Congress of the Parasitological Society at the Russian Academy of Sciences, October 20–25, 2008 in the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences in St. Petersburg: "Parasitology in the 21st century – problems, methods, solutions". Vol. 3]*. St. Petersburg, Lema: 231–234. (In Russian).
41. Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. *Parazity ryb: rukovodstvo po izucheniyu. [Fish parasites: manual]*. Leningrad, Nauka: 121 p. (In Russian).
42. Musselius V.A., Vanyatinskiy V.F., Vikhman A.A., Golovina N.A., Golovin P.P., Marchenko A.M., Shchelkunova T.I., Shchelkunov I.S., Yukhimenko L.N. 1983. *Laboratornyy praktikum po boleznyam ryb. [Laboratory practicum on fish diseases]*. Moscow, Legkaya i pishchevaya promyshlennost': 296 p. (In Russian).
43. Lom J., Arthur J.R. 1989. A guideline for the preparation of species descriptions in Myxosporea. *Journal of Fish Diseases.* 12(2): 151–156. doi: 10.1111/j.1365-2761.1989.tb00287.x
44. Sogin M.L. 1990. Amplification of ribosomal RNA genes for molecular evolution studies. In: *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Innis M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J., White T.J. (eds). San Diego, Academic Press: 307–314.
45. Mizrachi I. 2002. Chapter 1. GenBank: The Nucleotide Sequence Database]. *NCBI*. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21105> (last update 22 August 2007).
46. *Basic Local Alignment Search Tool*. Available at: <http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>.
47. Larkin M.A., Blackshields G., Brown N.P., Chenna R., McGettigan P.A., McWilliam H., Valentin F., Wallace I.M., Wilm A., Lopez R., Thompson J.D., Gibson T.J., Higgins D.G. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics.* 23(21): 2947–2948. doi: 10.1093/bioinformatics/btm404
48. Lin C.L., Ho J.S. 1997. *Myxobolus episquamalis* (Myxosporea) occurring on the scales of the mullet, *Liza macrolepis*, cultured in Taiwan. *Journal of the Fisheries Society of Taiwan.* 24(3): 193–200.
49. Cho J.B., Kwon S.R., Lee M.K., Huh M.D., Kim K.H. 2006. *Myxobolus episquamalis* (Myxosporea: Myxobolidae) on the scales of wild mullet, *Mugil cephalus* L, in Korea. *Journal of Fish Pathology.* 19(1): 1–6.
50. Bortnikov E.S., Strizhakova T.V., Boiko N.E., Ruzhinskaya L.P., Shevkoplyasova N.N. 2016. [Myxobolosis of the flathead grey mullet *Mugil cephalus* in the Russian waters of the Black Sea]. In: *Sovremennye problemy teoreticheskoy i morskoy parazitologii. [Contemporary problems of theoretical and marine parasitology]*. Sevastopol, Bondarenko Publishing: 211–213. (In Russian).
51. Matishov G.G., Kazarnikova A.V., Kutsyn D.N. 2013. [The outbreak of plerocercoids *Digamma interrupta* in Azov roach (*Rutilus rutilus* Heckeli)]. *Vestnik Yuzhnogo nauchnogo tsentra.* 9(1): 53–60. (In Russian).

Поступила 29.03.2018