УДК 576.893.195

О МАКРОСИСТЕМЕ ТИПА MICROSPORIDIA

© В. Н. Воронин

Проведен анализ различных систем микроспоридий, в первую очередь двух последних (Исси, 1986; Sprague e. a., 1992), отмечены их достоинства и недостатки. Обосновывается создание ряда новых таксонов (сем. Glugoididae, Flabelliformidae, Neopereziidae, Rectisporidae и надсем. Encephalitozoonoidea и Cylindrosporoidea), предлагается новый вариант классификации микроспоридий на основе синтеза двух последних систем.

Микроспоридии — внутриклеточные эукариотные спорообразующие паразиты, имеющие одноклеточную организацию. У них отсутствуют митохондрии, лизосомы, жгутики и центриоли. Рибосомы мелкие, прокариотного типа (Curgy e. a., 1980; Vossbrinck, Woese, 1986). По сравнению с другими паразитами микроспоридии имеют исключительно широкий круг хозяев, охватывающий животных всех уровней организации от простейших до позвоночных, включая млекопитающих, в том числе и человека. Все эти особенности микроспоридий позволяют рассматривать их как наиболее древних и высокоспециализированных эукариотных паразитов. На основании уникальных биологических особенностей микроспоридии выделены в самостоятельный тип Microspora (Sprague, 1969) или Microsporidia (Weiser, 1977; Исси, 1980; Крылов и др., 1980). Ряд исследователей (Кусакин, Дроздов, 1994; Hulsmann, Hausmann, 1994) возвысили микроспоридий до ранга отдельного царства в рамках Eukaryota.

В отечественной литературе подробные сведения о строении, биологии и классификации микроспоридий содержатся в монографическом обзоре Исси (1986) и ряде современных сводок (Крылов, 1996; Кусакин, Дроздов, 1998). Из зарубежных работ следует указать работы Ларссона (Larsson, 1986, 1988) и американских исследователей (Sprague e. a., 1992). Для микроспоридий характерно огромное разнообразие в деталях строения трофических стадий и спор, а также в характере взаимоотношений с клеткой хозяина, что используется в таксономии. За относительно короткий отрезок времени были опубликованы две принципиально разные системы микроспоридий: отечественная (Исси, 1986) и американская (Sprague e. a., 1992).

СИСТЕМА МИКРОСПОРИДИЙ (Исси, 1986)

Тип Microsporidia Balbiani, 1882
Класс Microsporididea Corliss et Levine, 1963
Подкласс 1. Metchnikovellidea Weiser, 1977
Отряд Metchnikovellida Vivier, 1975
Сем. 1. Metchnikovellidae Caullery et Mesnil, 1914 с родами: *Metchnikovella, Amphiacantha, Amphiamblys, Desportesia*

Подкласс 2. Chytridiopsidea Issi, 1980
Отряд Chytridiopsida Weiser, 1977
Сем. 1. Chytridiopsidae Sprague, Ormieres, Manier, 1972 с родами: *Chytridiopsis, Steinhausia, Burkea*
Сем. 2. Buxtehudeidae Larsson, 1980 с родами: *Buxtehudea, Jiroveciana*
Подкласс 3. Cylindrosporidea Issi et Voronin, 1986
Отряд Cylindrosporida Issi et Voronin, 1986
Сем. 1. Striatosporidae Issi et Voronin, 1986 с родами: *Striatospora, Helmichia, Toxoglugea, Baculea*
Сем. 2. Cylindrosporidae Issi et Voronin, 1986 с родами: *Cylindrospora, Bacillidium, Spiroglugea, Ormieresia*
Сем. 3. Mrazekidae Leger et Hesse, 1922 с родами: *Mrazekia, Jirovecia*
Подкласс 4. Nosematidea Issi, 1980
Отряд Culicosporida Issi, 1986
Сем. 1. Culicosporidae Weiser, 1977 с родами: *Culicospora, Cougourdella, Pyrotheca*
Сем. 2. Caudosporidae Weiser, 1958 с родами: *Caudospora, Culicosporella*
Сем. 3. Golbergiidae Issi, 1986 с родами: *Golbergia, Hazardia*
Отряд Glugeida Gurley, 1893
Сем. 1. Pereziidae Sprague, 1977 с родами: *Perezia, Ameson, Encephalitozoon, Loma, Nosemoides, Weiseria.*
Сем. 2. Glugeidae Gurley, 1983 с родами: *Glugea, Pleistophora, Vavraia, Tuzetia*
Сем. 3. Thelohaniidae Hazard et Oldacre 1975 с родами: *Neoperezia, Berwaldia, Telomyxa, Gurleya, Thelohania, Pegmatheca, Inodosporus, Cryptosporina, Pilosporella, Stempellia, Polydispyrenia, Duboscqia, Trichoduscqia*
Отряд Nosematida Labbe, 1899
Сем. 1. Amblyosporidae Weiser, 1977 с родами: *Amblyospora, Parathelohania, Hyalinocysta, Chapmanium*
Сем. 2. Burenellidae Jouvenaz et Hazard, 1978 с родами: *Burenella, Vairimorpha, Aurospora, Evlachovaia*
Сем. 3. Spraguidae Sprague, 1982 с родами: *Spraguea, Semenovaia*
Сем. 4. Nosematidae Labbe, 1899
Подсем. 1. Nosematinae Labbe, 1899 с родами: *Nosema, Ichthyosporidium*
Подсем. 2. Pseudopleistophora Issi, 1986 с родами: *Pseudopleistophora, Hessea, Octosporea*

ПОСЛЕДНЯЯ СИСТЕМА МИКРОСПОРИДИЙ (Sprague e. a., 1992)

Тип Microspora Sprague, 1969
Класс 1. Dihaplophasea cl. n.
Отряд 1. Meiodihaplophasida ord. n.
Надсем. 1. Thelohanioidea Hazard et Oldacre, 1975
Сем. 1. Thelohaniidae Hazard et Oldacre 1975 с 18 родами
Сем. 2. Duboscqiidae Sprague, 1977 с 7 родами
Сем. 3. Janacekiidae Issi et al., 1991 с 1 родом
Сем. 4. Pereziidae Loubes et al., 1977 с 2 родами
Сем. 5. Striatosporidae Issi et Voronin, 1986 с 2 родами
Сем. 6. Cylindrosporidae Issi et Voronin, 1986 с 1 родом
Надсем. 2. Burenelloidea Jouvenaz et Hazard, 1978
Сем. 1. Burenellidae Jouvenaz et Hazard, 1978 с 4 родами
Надсем. 3. Amblyosporoidea Weiser, 1977
Сем. 1. Amblyosporidae Weiser, 1977 с 4 родами: *Amblyospora, Crystulospora, Parathelohania, Tricornia*
Отряд 2. Dissociodohaplophasida ord. n.

Надсем. 1. Nosematoidea Labbe, 1899
Сем. 1. Nosematidae Labbe, 1899 с 3 родами
Сем. 2. Ichthyosporidiidae fam. n. с 1 родом
Сем. 3. Caudosporidae Weiser, 1958 с 4 родами
Сем. 4. Pseudopleistophoridae Sprague, 1977 с 2 родами
Сем. 5. Mrazekidae Leger et Hesse 1922 с 2 родами
Надсем. 2. Culicosporidea Weiser 1977
Сем. 1. Culicosporidae Weiser 1977 с 2 родами
Сем. 2. Culicosporellidae Becnel, Fukuda, 1991 с 1 родом
Сем. 3. Golbergiidae Issi, 1986 с 2 родами
Сем. 4. Spragueidae Weissenberg, 1976 с 1 родом
Надсем. 3. Ovavesiculoidea superfam. n.
Сем. 1. Ovavesiculidae fam. n. с 1 родом
Сем. 2. Tetramicridae Matthews, Matthews, 1980 с 1 родом
Класс Haplophasea cl. n.
Отряд 1. Glugeida Issi, 1986
Сем. 1. Glugeidae Thelohan, 1892 с 2 родами
Сем. 2. Pleistophoridae Doflein, 1901 с 2 родами
Сем. 3. Encephalitozoonidae Voronin, 1989 с 2 родами
Сем. 4. Abelsporidae Azevedo, 1987 с 1 родом
Сем. 5. Tuzetiidae Sprague, 1976 с 4 родами
Сем. 7. Unikaryonidae Sprague, 1977 с 3 родами
Отряд 2. Chytridiopsida Weiser 1977
Сем. 1. Chytridiopsidae Sprague et al., 1972 с 3 родами
Сем. 2. Buxtehudeidae Larsson 1980 с 2 родами
Сем. 3. Enterocytozoonidae Cali et Owen, 1990 с 1 родом
Сем. 4. Burkeidae Sprague, 1977 с 1 родом
Приложение, taxa incertae sedis
Сем.: Coccosporidae Kudo, 1925; Cougourdellidae Poisson, 1953; Gurleidae Sprague, 1977; Hesseidae Ormieres et Sprague, 1973; Mitchnikovellidae Caullery et Mesnil, 1914; Telomyxidae Leger et Hesse, 1910
Роды: *Alfvenia, Auraspora, Baculea, Campanulospora, Cystosporogenes, Flabelliforma, Geusia, Gurleyides, Holobispora, Kinorhynchospora, Mariona, Marssoniella, Myxocystis, Nosemoides, Plistophoridium, Pyrotheca, Semenovaia, Stempellia, Tardivesicula*

В отечественной классификации, которая явилась расширенным и усовершенствованным вариантом предыдущих зарубежных систем (Sprague, 1977; Weiser, 1977), значительный таксономический вес придан морфологическим особенностям спор и особенно аппарату экструзии. Результатом стало выделение двух новых подклассов Chytridiopsidea Issi, 1980 и Cylindrosporidea Issi et Voronin, 1986. Таким образом, в трех системах 1977—1986 гг. (Sprague, 1977; Weiser, 1977; Исси, 1986) разные специалисты использовали в качестве основных таксономических признаков морфологические особенности микроспоридий, в первую очередь строение спор, что претворилось в более четком разграничении примитивно организованных и продвинутых форм.

В последней системе микроспоридий (Sprague e. a., 1992) основной акцент был перенесен на устройство ядер и хромосомные циклы этих паразитов. При этом крайне примитивные микроспоридии оказались за рамками новой системы и были помещены в группу taxa incertae sedis. Не исключено, что толчком к коренному пересмотру системы стало открытие у представителей ряда родов микроспоридий (в первую очередь у *Amblyospora*) не только мейоза, но и сложных жизненных циклов с участием промежуточных хозяев — циклопов.

Постоянные попытки усовершенствования системы микроспоридий являются закономерным явлением. С одной стороны, они свидетельствуют о все еще крайне недостаточном знании этих паразитов, а с другой стороны, отражают качественно

новый этап в их изучении. Проведенный нами анализ литературного и большого оригинального материала по таксономии микроспоридий выявил недостатки у ранее предложенных систем и послужил основанием для их ревизии. При этом несомненно положительными сторонами предыдущих систем следует считать филогенетический подход к классификации (Исси, 1986) и более четкое разграничение микроспоридий с разной ядерной организацией (Sprague e. a., 1992). Кроме того, потребность в ревизии систем диктуется значительно возросшим числом новых родов и семейств. Так, в отечественной системе приведено 68 родов (Исси, 1986), а в последней американской — 120 (на настоящий момент — около 140). Резко увеличилось и количество новых семейств.

Таким образом, на основании вышеизложенного считаем необходимым предложить свой вариант системы микроспоридий. Ниже обсуждаются основные дискуссионные проблемы в таксономии микроспоридий и обосновываются предлагаемые нами изменения и дополнения в системе этих паразитов.

ПРИНЦИПЫ ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ МИКРОСПОРИДИЙ И ОБОСНОВАНИЯ ПРЕДЛАГАЕМЫХ ДОПОЛНЕНИЙ И ИЗМЕНЕНИЙ

Выполненные в последние годы исследования по ультраструктуре, кариологии и жизненным циклам микроспоридий значительно расширили представление о биологии этих паразитов. Соглашаясь с важностью знания ядерных циклов для таксономических построений (Sprague e. a., 1992), следует отметить, что любая система, даже построенная на принципиально новой основе, должна учитывать положительный опыт предыдущих построений. В связи с этим выведение целой группы примитивных микроспоридий, имеющих ранг класса или подкласса (Sprague, 1977; Weiser, 1977; Исси, 1986), за рамки новой системы и помещение их в группу taxa incertae sedis (Sprague e. a., 1992) представляется необоснованным. По нашему мнению, учитывая крайнюю древность происхождения микроспоридий и их несомненную эволюцию одновременно с эволюцией их хозяев, принципы построения системы микроспоридий должны, помимо прочего, также учитывать особенности распределения микроспоридий по хозяевам разных уровней организации. В этом плане выделение группы примитивных микроспоридий, паразитирующих в грегаринах из морских полихет, в самостоятельный класс Rudimicrosporea (Sprague, 1977) или класс Metchnikovellida (Weiser, 1977) представляется вполне справедливым.

Определение систематического положения других микроспоридий требует специального и тщательного изучения, но обязательно с учетом их коэволюции с хозяевами. При этом вопрос о таксономической ценности особенностей их морфологии, жизненных циклов и ядерной организации может быть разрешен именно при комплексном подходе. Положительными примерами такого подхода нам представляется объединение ряда микроспоридий с длинноцилиндрическими спорами в отряд Cylindrosporida Issi et Voronin, 1986. Большинство включенных в него форм паразитируют в жировом теле личинок хирономид, что свидетельствует об их близости. Помимо внешнего сходства спор по форме они имеют и однотипное строение, что выражается в первую очередь в почти полном отсутствии пластинчатой части у поляропласта и наличии короткой, не свернутой в спираль полярной трубки. Сходен и характер спорогонии. Имеющиеся различия в строении полярной трубки (воронковидная или ровноцилиндрическая) и в числе спор, образующихся из одного споронта (8 или более), по своему таксономическому значению могут быть отнесены к родовому или семейственному уровню и не нарушают общей целостности этой группы. В то же время, по нашему мнению, из состава Cylindrosporida следует исключить род *Ormierezia* и сем. Mrazekidae, как имеющие другой характер спорогонии и иную организацию ядер. В этом случае ранг отряда Cylindrosporida может быть понижен до уровня надсемейства, объединяющего морфологически однородную и филогенетически единую группу микроспоридий с подразделением на два

семейства Striatosporidae и Cylindrosporidae. При этом надсем. Cylindrosporidea, если взять за основу последнюю систему американских ученых (Sprague e. a., 1992; табл. 2), может на основе сходства в характере спорогонии полноправно войти в отряд Meiodihaplophasida, заняв первое место среди других надсемейств, как наиболее примитивно организованная и, вероятно, более древняя группа этого отряда.

При анализе распределения микроспоридий по систематическим группам хозяев обращает на себя внимание доминирование у рыб представителей родов *Glugea, Loma, Pleistophora* и *Heterosporis*. Организация спор у микроспоридий этих четырех родов достаточно однотипная. Сходство заключается не только в пластинчатом поляропласте, тонкой изофилярной полярной трубке и крупном ядре в центре споры, что характерно для многих высокоорганизованных микроспоридий, но и в наличии большой задней вакуоли, занимающей от 1/3 до 1/2 объема споры. На основании сходства как в строении спор, так и в паразитировании в одной группе хозяев (рыб) можно предположить, что перечисленные микроспоридии филогенетически близки, и это должно быть учтено в их таксономии. Существующее разделение на четыре рода связано с особенностями спорогонии, в первую очередь с числом спор, образующихся из одного спонта, и с морфологическими особенностями строения оболочки спорофорного пузырька. При этом необычно толстая оболочка спорофорного пузырька, закладка которой происходит еще на стадии мерогонии, послужила основанием для выделения рода *Pleistophora* в специально созданное сем. Pleistophoridae (Sprague e. a., 1992). В результате четыре рода, сходные по морфологии спор и принадлежности к одной группе хозяев, оказались подразделены на два семейства, не связанных между собой. Выходом, по нашему мнению, может быть или объединение двух семейств Glugeidae и Pleistophoridae в надсем. Glugeoidea, или понижение их ранга до подсемейств с объединением в одно семейство. Первый вариант нам кажется предпочтительнее. Также остается спорным и использование в качестве таксономических признаков особенностей паразито-хозяинных отношений на уровне клетки. Образование больших ксеном (размером 2—5 мм), представляющих собой по существу отдельные гипертрофированные клетки хозяина, рост которых обеспечивается всем организмом, является не только важным диагностическим признаком родов *Glugea* и *Loma*, но и отражает особый, присущий только этим микроспоридиям молекулярно-биохимический характер воздействия на хозяина, который с клеточного уровня поднялся до организменного. На этом фоне род *Glugoides*, созданный недавно на основе микроспоридии из клеток кишечника дафний и не образующий ксеному (Larsson e. a., 1996), несомненно стоит на более низкой ступени подобных отношений. Помещение этого нового рода в сем. Glugeidae, объединяющее паразитов рыб, способных индуцировать ксеномы, нарушает целостность этого семейства, поэтому для этого рода мы предлагаем создать новое сем. Glugoididae, объединив его с сем. Glugeidae и Pleistophoridae в надсем. Glugeoidea Thelohan, 1892. И это не единственный случай, когда при сходстве морфологии и циклов развития паразитов, между ними существуют значительные различия в особенностях паразито-хозяинных отношений. Так, единственное различие в диагнозе двух родов: *Encephalitozoon* — из позвоночных и *Unikaryon* — из беспозвоночных, заключается в наличии для первого или в отсутствии для второго паразитофорной вакуоли, в которой происходит развитие микроспоридий. Таксономическое значение паразитофорной вакуоли будет обсуждено далее.

В последние годы у беспозвоночных было описано большое количество новых видов микроспоридий, послуживших основой для создания новых родов. Положение многих из них в системе микроспоридий или не указывалось, или носит дискуссионный характер. Один из таких родов *Flabelliforma*, описанный из беспозвоночных, был включен авторами в группу родов «Pleistophora Complex» (Canning e. a., 1991). Единственный признак, объединяющий 10 включенных в него родов, — полиспоровая спорогония при полном различии в ядерной организации, характере спорогонии, строении спор, наличии или отсутствии паразитофорной вакуоли и т. д. По нашему

мнению, для рода *Flabelliforma*, а также близких к нему родов *Agglomerata, Cystosporogenes* и *Tardivesicula*, спорогония которых завершается образованием вариабельного числа спор (в пределах 8—24), необходимо создание нового сем. Flabelliformidae в рамках надсем. Gurleyoidea, объединяющего только формы, имеющие одиночно лежащие ядра и паразитирующие только у беспозвоночных.

Для рода *Neoperezia* Issi et Voronin, 1979 также требуется создание нового сем. Neopereziidae, так как в рамках отряда Meiodihaplophasida Sprague e. a., 1992 только вид *Neoperezia chironomi* имеет диспоробластическую спорогонию, сопровождаемую уникальным процессом образования оболочки спорофорного пузырька (Исси, Воронин, 1979)

На первый взгляд, достаточно монолитным представляется сем. Mrazekidae, объединяющее микроспоридий с длинноцилиндрическими спорами и диплокариотическим устройством ядра на всех стадиях развития. Из 5 родов этого семейства 4 (*Bacillidium, Jirovecia, Hrabyeia* и *Rectispora*) описаны из одной группы хозяев — пресноводных олигохет (Sprague e. a., 1992). Однако у представителей 2 родов *Hrabyeia* (Lom, Dykova, 1990) и *Rectispora* (Larsson, 1990) имеется хорошо развитый аппарат экструзии и тонкая, свернутая в витки полярная трубка, в то время как у представителей других родов имеется типичный манубрий. Подобные различия в строении спор этих родов позволяют подразделить их на два семейства. Старое сем. Mrazekidae включает роды *Mrazekia, Bacillidium* и *Jirovecia*, а новое сем. Rectisporidae — *Hrabyeia* и *Rectispora* с одновременным объединением этих семейств в надсем. Mrazekioidea Leger et Hesse, 1922. Таким образом, в одну близкую группу вошли как сравнительно примитивные (сем. Mrazekidae), так и морфологически продвинутые (сем. Rectisporidae) формы.

В ходе эволюции хозяев увеличивался размер их тела, продолжался процесс специализации клеток тканей и органов, совершенствовалась защитная система. Все это требовало адекватных реакций и адаптаций со стороны микроспоридий, что проявилось в расширении паразито-хозяинных отношений с клеточного на организменный уровень. Это хорошо видно на примере микроспоридий позвоночных, особенно рыб, у которых микроспоридии родов *Glugea* и *Loma* индуцируют разрастание отдельных зараженных клеток — ксеном (до 2—3 мм) с соответствующей трофической поддержкой их всем организмом. Для систематики микроспоридий важным представляется решение вопроса о таксономической значимости не только ксеном, но и паразитофорной вакуоли, так как одни исследователи (Исси, 1986) не придают ей особого значения, в то время как другие (Sprague e. a., 1992) считают ее наличие признаком таксона высокого ранга. Придерживаясь нашего мнения о непрерывном процессе совершенствования взаимоотношений пролиферативных стадий микроспоридий с клеткой хозяина в ходе коэволюции, мы считаем, что появление паразитофорной вакуоли в случае развития микроспоридий в более высокоорганизованных хозяевах является свидетельством взаимных адаптаций и имеет определенное таксономическое значение. С этих позиций синонимизация родов *Encephalitozoon* и *Unikaryon* (Исси, 1986; Voronin, 1989), которые различаются преимущественно по наличию паразитофорной вакуоли у первого и ее отсутствию у второго, была не оправдана, и эти роды следует считать валидными. Одновременно мы объединяем в одно надсем. Encephalitozoonoidea большое количество других родов, развивающихся в паразитофорной вакуоли, сходных по характеру спорогонии и морфологии спор и отнесенных ранее к 4 семействам (Sprague e. a., 1992).

Завершая обсуждение таксономических проблем микроспоридий, отметим, что идея использования разной ядерной организации для подразделения высших микроспоридий на две группы на данном этапе знаний вполне оправдана и заслуживает поддержки, при условии, что соответствующие этим группам 2 класса из американской системы (Sprague e. a., 1992) будут понижены до уровня подклассов. Затем, если предположить, что микроспоридиям свойственны те же закономерности эволюции циклов развития, которые известны для других протистов, т. е. последовательное вытеснение гаплофаз менее развитых форм диплофазами более совершенных форм

(Райков, 1978), то наиболее примитивные представители Haplophasea должны быть поставлены на первое место, а более продвинутые формы Dihaplophasea — на второе.

НОВЫЙ ВАРИАНТ СИСТЕМЫ МИКРОСПОРИДИЙ

Тип Microsporida Balbiani, 1882
- Класс 1. Metchnikovellidea Weiser, 1977
  - Отряд 1. Metchnikovellida Vivier 1975
    - Сем. 1. Metchnikovellidae Caullery et Mesnil 1914 с родами: *Metchnikovella, Amphiacantha, Amphiamblys, Caulleryetta, Desportesia*
- Класс 2. Microsporea Corliss et Levine, 1963
- Подкласс 1. Haplophasea Sprague, Becnel, Hazard, 1992
  - Отряд 1. Chytridiopsida Weiser 1977
    - Сем. 1. Chytridiopsidae Sprague, Ormieres, Manier, 1972 с родами: *Chytridioides, Chytridiopsis, Nolleria*
    - Сем. 2. Buxtehudeidae Larsson 1980 с родами: *Buxtehudea, Jiroveciana*
    - Сем. 3. Burkeidae Sprague, 1977 с родом *Burkea*
    - Сем. 4. Enterocytozoonidae Cali et Owen, 1990 с родом *Enterocytozoon*
  - Отряд 2. Glugeida Issi, 1986
    - Надсем. 1. Encephalitozoonoidea superfam. n.
      - Сем. 1. Encephalitozoonidae Voronin, 1989 с родом *Encephalitozoon*
      - Сем. 2. Microfilidae Sprague, Becnel, Hazard, 1992 с родом *Microfilum*
      - Сем. 3. Tetramicridae Matthews et Matthews, 1980 с родами: *Tetramicra, Microgemma*
      - Сем. 4. Unikaryonidae Sprague, 1977 с родами: *Unikaryon, Awakuraia, Canningia, Endoreticulatus, Nosemoides, Oligosporidium, Orthosomella*
    - Надсем. 2. Glugeoidea Thelohan, 1892
      - Сем. 1. Glugeidae Thelohan, 1892 с родами: *Glugea, Alloglugea* и *Loma*
      - Сем. 2. Pleistophoridae Stempel, 1909 с родами: *Pleistophora, Heterosporis, Vavraia*
      - Сем. 3. Glugoididae fam. n. с родом *Glugoides*
    - Надсем. 3. Gurleyoidea Sprague, 1977
      - Сем. 1. Gurleidae Sprague, 1977 с родами: *Gurleya, Episeptum, Gurleyides, Norlevinea*
      - Сем. 2. Cougourdellidae Weiser, 1958 с родами: *Cougourdella, Pyrotheca* и *Maurandia*
      - Сем. 3. Flabelliformidae fam. n. с родами: *Flabelliforma, Agglomerata, Cystosporogenis, Tardivesicula*
      - Сем. 4. Telomyxidae Leger et Hesse, 1910 с родами: *Telomyxa, Abelspora, Berwaldia, Holobispora*
      - Сем. 5. Tuzetiidae Sprague, 1976 с родами: *Tuzetia, Lanatospora, Nelliemelba, Trichotuzetia*
- Подкласс 2. Dihaplophasea Sprague, Becnel, Hazard, 1992
  - Отряд 1. Meiodihaplophasida Sprague, Becnel, Hazard, 1992
    - Надсем. 1. Cylindrosporioidea Issi et Voronin, 1986
      - Сем. 1. Cylindrosporidae Issi et Voronin, 1986 с родом *Cylindrospora*
      - Сем. 2. Striatosporidae Issi et Voronin, 1986 с родами: *Striatospora, Helmichia, Pernicivesicula, Toxospora*
    - Надсем. 2. Thelohanioidea Hazard et Oldacre, 1975
      - Сем. 1. Thelohaniidae Hazard et Oldacre, 1975 с родами: *Thelohania, Agmasoma, Bohuslavia, Chapmanium, Coccospora, Cryptosporina, Hylainocysta, Inodosporus, Larssonia, Napamichum, Nudispora, Octotetraspora, Orhthothelohania, Reisomeria, Spherospora, Spiroglugea, Stempellia, Systenostrema, Toxoglugea, Trichoctosporea*

Сем. 2. Duboscqiidae Sprague, 1977 с родами: *Duboscqia, Mitopleistophora, Pegmatheca, Pulcispora, Trichoduboscqia*

Сем. 3. Janacekiidae Issi e. a., 1991 с родами: *Janacekia, Polydispyrenia*

Надсем. 3. Perezioidea Loubes e. a., 1977

Сем. 1. Pereziidae Loubes e. a., 1977 с родами: *Perezia, Ameson*

Сем. 2. Neonosemoidiidae Faye, Toguebaye, Bouix, 1996 с родам *Neonosemoides*

Сем. 3. Neopereziidae fam. n. с родом *Neoperezia*

Надсем. 4. Burenelloidea Jouvenaz et Hazard, 1978

Сем. Burenellidae Jouvenaz et Hazard, 1978 с родами: *Burenella, Debaisieuxia, Evlachovaia, Heterovesicula, Parastempellia, Pilosporella, Semenovaia, Tabanispora, Vairimorpha*

Надсем. 5. Amblyosporoidea Weiser, 1977

Сем. Amblyosporidae Weiser, 1977 с родами: *Amblyospora, Crystulospora, Parathelohania, Tricornia*

Отряд 2. Dissociodihaplophasida Sprague, Becnel, Hazard, 1992

Надсем. 1. Mrazekioidea Leger et Hesse, 1922

Сем. 1. Mrazekidae Leger et Hesse, 1922 с родами: *Mrazekia, Bacillidium, Jirovecia*

Сем. 2. Rectisporidae fam. n. с родами: *Rectispora, Hrabyeia*

Надсем. 2. Nosematoidea Labbe, 1899

Сем. 1. Nosematidae Labbe 1899 с родами: *Nosema, Hirsutosporos, Anncaliia*

Сем. 2. Ichthyosporidiidae Sprague, Becnel, Hazard 1992 с родом: *Ichthyosporidium*

Сем. 3. Caudosporidae Weiser, 1958 с родами: *Caubospora, Binucleospora, Octosporea, Ringueletium, Scipionospora, Weiseria*

Сем. 4. Pseudopleistophoridae Sprague, 1977 с родами: *Pseudopleistophora, Steinhausia, Issia*

Надсем. 3. Culicosporidea Weiser, 1977

Сем. 1. Culicosporidae Weiser, 1977 с родами: *Culicospora, Edhazardia*

Сем. 2. Culicosporellidae Becnel et Fukuda, 1991 с родом *Culicosporella*

Сем. 3. Golbergiidae Issi, 1986 с родами: *Golbergia, Hazardia, Simuliospora*

Сем. 4. Spragueidae Weissenberg, 1876 с родом *Spraguea*

Taxa inserta sedis (роды с неопределенным положением): *Alfvenia, Auraspora, Baculea, Campanulospora, Cilitosporidium, Cystosporogenes, Hessea, Geusia, Kinorhynchospora, Mariona, Marssoniella, Myxocystis, Ovavesicula, Nadelspora, Nucleospora, Parapleistophora, Plistophoridium, Pseudothelohania, Trachipleistophora, Vittaforma*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог критическому анализу четырех последних систем микроспоридий и принципам их построения, следует повторить, что в каждой из них есть свои положительные стороны и недостатки. Системы 70—80-х годов (Sprague, 1977; Weiser, 1977, Исси, 1986), построенные с учетом данных по особенностям развития и морфологии, значительно устарели. В новой американской системе (Sprague e. a., 1992) примитивные формы выведены за рамки системы, а крупные таксоны высших микроспоридий хаотично расположены и не связаны филогенетически, что позволяет рассматривать эту систему как чисто утилитарную. Предлагаемый нами новый вариант классификации микроспоридий представляет собой откорректированную версию последней американской системы (Sprague e. a., 1992) с учетом положительных сторон ранее предложенных систем. Основные идеи, положенные в ее основу, сводятся к необходимости учета тесной коэволюции микроспоридий и их хозяев и выделения в ходе этого процесса трех основных направлений эволюции микроспори-

дий. Первое из них представляло собой совершенствование аппарата экструзии полярной трубки, а также способов и приспособлений для сохранения и расселения паразита во внешней среде (усложнение жизненных циклов и формирование различных отростков и оболочек у спор), второе включало в себя становление и развитие полового процесса, а третье — выработку механизмов по преодолению защитных сил клетки и организма высокоорганизованных хозяев. Таким образом, мы постарались представить систему микроспоридий как с учетом новых данных по их ядерной организации, так и с позиций эволюции и филогении этих паразитов. Не исключено, что результаты исследований по молекулярной классификации эукариот, в том числе и накопление подобных данных по микроспоридиям (Canning, 1998; Weiss, Vossbrinck, 1998), вызовут со временем значительные изменения во взглядах на систему этих паразитов.

Список литературы

Исси И. В. Современная ситуация в систематике микроспоридий // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., 1980, С. 75—84. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 94).

Исси И. В. Микроспоридии как тип паразитических простейших // Протозоология. 1986. Вып. 10. С. 6—136.

Исси И. В., Воронин В. Н. Современное состояние вопроса о двуспоровых родах микроспоридий // Паразитология. 1979. Т. 13, вып. 2. С. 150—158.

Крылов М. В. Определитель паразитических простейших. СПб., 1996. 603 с.

Крылов М. В., Добровольский А. А., Исси И. В. и др. Новые представления о системе одноклеточных животных // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., 1980. С. 122—132. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 94).

Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Ч. 1. Пролегомены к построению филемы. СПб.: Наука. 1994. 282 с.

Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Ч. 2. Prokaryoes, Eukaryotes. СПб.: Наука. 1998. 358 с.

Райков И. Б. Ядро простейших. Л.: Наука. 1978. 324 с.

Canning E. U. Evolutionary Relationships of Microsporidia // Evolutionary Relationships among Protozoa. Ed. G. H. Coombs e. a. London, 1998. P. 77—90.

Canning E. U., Killick-Kendrick R., Killick-KendrickM. A new microsporidian parasite, Flabelliforma montana n. g., n. sp., infecting Phlebotomus ariasi (Diptera, Psychodidae) in France // J. Invertebr. Pathol. 1991. Vol. 27. P. 71—81.

Hulsmann N., Hausmann K. Towards a new perspective in Protozoan Evolution // Eur. J. Protistol. 1994. Vol. 30. P. 365—374.

Larsson R. Ultrastructure, function and classification of microsporidia // Progress Protistol. 1986. P. 325—390.

Larsson R. Identification of microsporidian genera (Protozoa, Microspora) — a guide with comments on the taxonomy // Arch. Protistenk. 1988, Vol. 136. P. 1—37.

Larsson R. Rectispora reticulate gen. et sp. nov. (Microspora, Bacillidiidae), a new microsporidian parasite of Pomatothrix hammoniensis (Michaelson, 1901) (Oligochaeta, Tubificidae) // Europ. J. Protistol. 1990. Vol. 26. P. 55—64.

Larsson R., Ebert D., Vavra J., Voronin V. N. Redescription of Pleistophora intestinalis Chatton, 1907, a Microsporidian Parasite of Daphnia magna and Daphnia pulex, with establishment of the new genus Glugoides (Microspora, Glugeidae) // Europ. J. Protistol. 1996. Vol. 32. P. 251—261.

Lom J., Dykova I. Hrabyeia xerkophora n. gen. sp., a new microsporidian with tailed spores from the Oligochaete Nais christinae Kasparzak, 1973 // Europ. J. Protistol. 1990. Vol. 25. P. 243—248.

Sprague V. Need for drastic revision of the classification of subphylum Amoebagena. Progr. in Protozoology, 3rd Internat. Cong. Protozool. Leningrad, 1969. P. 372.

Sprague V. Systematics of the Microsporidia // Comparative Pathobiology. Ed. Bulla L. A., Cheng T. C. 1977. Vol. 2. P. 1—510.

Sprague V., Becnel J. J., Hazard E. I. Taxonomy of Phylum Microspora // Clinical Rev. Microbiol. 1992. Vol. 18, N 5/6. P. 285—395.

Voronin V. N. The ultrastructure of Lanatospora macrocyclopis from the cyclope Macrocyclops albidus (Crustacea: Copepoda) // Arch. Protistenk. 1989. Bd 137. P. 357—366.

Vossbrinck C. R., Woese C. Eukaryotic ribosomes that lack a 5. 8S RNA // Nature. 1986. Vol. 320. P. 287—288.
Weiser J. Contribution to the classification of Microsporidia // Vestn. Cs. spolec. zool. 1977. Vol. 41. P. 308—309.
Weiss L. M., Vossbrinck C. R. Microsporidiosis: Molecular and Diagnostic Aspects // Adv. Parasitol. 1998. Vol. 40. P. 351—395.

ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, 199053 Поступила 5.03.2000

ON A MACROTAXONOMY OF THE PHYLUM MICROSPORIDIA

V. N. Voronin

Key words: Microsporidia, classification, new taxa.

SUMMARY

Different classification of the phylum Microsporidia (Sprague, 1977; Weiser, 1977; Issi, 1986; Sprague, Becnel, Hazard, 1992) are briefly discussed. New taxa (families Glugoididae, Flabelliformidae, Neopereziidae, Rectosporidae and superfamilies Encephalitozoonoidea, Cylindrosporoidea) are proposed in the new classification of Microsoridia.