

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ МИКРОСПОРИДИЙ

И. В. Исси и С. С. Шульман

Всесоюзный институт защиты растений и Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Детальное изучение микроспоридий показало, что объединение их с миксоспоридиями и актиномиксидиями в один класс *Cnidosporidia* носит искусственный характер. Действительно, вегетативные стадии микроспоридий, хотя и многоядерные, но с однотипными ядрами, что имеет иногда место у представителей различных классов *Protozoa*. В то же время у миксоспоридий вегетативные стадии содержат ядра двух типов: генеративные и вегетативные, причем, по данным электронно-микроскопических исследований, генеративные ядра окружены собственной цитоплазмой и свободно двигаются в многоядерном синцитии (Grassé, 1960; Lom a. Puytorac, 1965; Шульман, 1966). Что касается актиномиксидий, то их вегетативные стадии состоят из четырех разнокачественных клеток.

Еще более существенные различия имеют споры. У актиномиксидий и миксоспоридий они многоклеточные и состоят из створок, полярных капсул, амебoidных зародышей и других клеток. А у микроспоридий, как показали детальные исследования под световым и электронным микроскопом, они представляют собой единую клетку, покрытую плотной оболочкой, имеющую полярную нить и спороплазму (Schuberg, 1910; Jirovec, 1936; Lom a. Vavra, 1963; Vavra, 1963, 1965).

Таким образом, единственным признаком, объединявшим микроспоридий с миксоспоридиями и актиномиксидиями, было наличие в их спорах полярной нити.

Принять эту точку зрения, по нашему мнению, нельзя, ибо стрекательная или полярная нить может возникнуть конвергентно в разных, далеко отстоящих друг от друга группах животного царства.

Среди простейших полярная нить имеется у некоторых жгутиконосцев, например, у представителей разных семейств и даже подотрядов отряда *Dinoflagellata* (*Nematodinium* и *Polykrikos*). Среди многоклеточных — у *Coelenterata*.

Все эти образования действуют по одному и тому же принципу (выстреливание туго свернутой полярной нити) и имеют одну общую характерную особенность — одноклеточную природу. Этим их сходство исчерпывается. Они заметно отличаются по своему функциональному назначению. У кишечнополостных они служат для нападения и защиты. У микроспоридий — для инъекции спороплазмы в ткани хозяина. У миксоспоридий, по-видимому, для фиксации спор в определенном участке кишечника. У других животных назначение стрекательной нити еще не выяснено.

Эти органы имеют различный тип строения. У кишечнополостных и кнidosпоридий полярная капсула со стрекательной нитью — это одноклеточные органы многоклеточного организма. У микроспоридий вся спора представляет собой полярную капсулу. Наконец, у *Nematodinium* и *Polykrikos* книдоциты с полярной нитью — это отдельные органеллы единой клетки.

Не совпадает и тонкое строение стрекательных капсул разных животных. Именно поэтому попытка Вейля (Weill, 1938) вывести миксоспоридий от неотенических форм наркомедуз не имела успеха.

Для нас особенно важно различное устройство их у микроспоридий и миксоспоридий. У первых роль полярной капсулы играет вся спора, специальной вакуоли для полярной нити нет и витки ее располагаются непосредственно под оболочкой споры. В основании нити имеется сравнительно просто устроенная крышечка. Спороплазма расположена в центральной части споры, находясь в непосредственном контакте с нитью. В процессе выстреливания полярной нити большую роль играют специальные органеллы — поляропласт и задняя вакуоль.

У миксоспоридий цитоплазма находится по периферии полярной капсулы, причем ядро чаще выталкивается за пределы клетки. Полярная нить расположена в специальной вакуоли, которая, находясь в центре, занимает почти всю клетку. Вершину полярной капсулы, к которой изнутри прикреплено основание полярной нити, прикрывает сложно устроенная крышечка, в центральной части которой расположено вещество иной структуры — пробочка. Поляропласт отсутствует, а в процессе выстреливания основную роль играет упругость туго скрученной полярной нити и, возможно, тургор внутри вакуоли.

Естественно, что только наличие полярной нити не может служить основанием для объединения в один класс животных с разным планом строения.

Лом и Вавра (Lom a. Vavra, 1962), вполне обоснованно придавая большое значение такому признаку, как разнокачественность ядер, предложили поместить *Microsporidia*, с одной стороны, и *Myxosporidia* и *Actinomyxidia* — с другой в разные классы, т. е. в *Isonucleidea* и *Heteronucleidea*. Однако, сделав этот правильный шаг, они все же не рискнули полностью разграничить эти классы и объединили их в один общий подтип *Cnidosporida*. Между тем обоснование целого подтипа только на базе одного признака, который может возникнуть конвергентно, еще менее оправданно, чем обоснование класса.

В основе почти всех естественных систем животного царства лежит план строения живого организма. Именно он дает возможность судить о родственности тех или иных таксонов.

Споры микроспоридий настолько резко отличаются от спор других представителей *Cnidosporidia*, что нет никакой возможности гомологизировать их отдельные части. Действительно, нельзя сравнивать и гомологизировать створку миксоспоридий или актиномиксидий, являющуюся самостоятельной сильно специализированной клеткой, с оболочкой споры микроспоридий, представляющей собой только часть клетки. На том же основании нам не с чем гомологизировать полярную капсулу *Cnidosporidia*, поскольку таковая у микроспоридий отсутствует. Полярную капсулу, представляющую собой одну клетку, можно сравнивать только со всей спорой микроспоридий, но тогда бросается в глаза полное отсутствие спороплазмы внутри полярной капсулы. С другой стороны, у микроспоридий нет ничего, что можно было бы сравнивать и гомологизировать с амебидным зародышем. Невозможно сравнивать и гомологизировать (а тем более выводить одну из другой) отдельные самостоятельные клетки с их органеллами, т. е. специализированными частями клетки.

Именно это заставило Шульмана (1965, 1966) вывести микроспоридий за пределы класса *Cnidosporidia*. Соответственно возник вопрос о положении в системе *Protozoa* самих микроспоридий.

Слишком большое увлечение полярной нитью как основным систематическим признаком привело к тому, что большинство авторов относительно мало обращало внимание на те группы простейших, которые можно было бы сравнивать с микроспоридиями.

Между тем уже в 1899 г. были открыты первые гаплоспоридии (Caulery a. Mesnil, 1899). В этом же году один из открывателей их, Мениль (Mesnil, 1899), поместил их в своей системе в подклассе *Endospora*¹ рядом с микроспоридиями.

¹ Подкласс *Endospora* Mesnil примерно соответствует *Neosporidia* Schaudinn.

Действительно, многоядерность вегетативных стадий, отсутствие дифференцировки ядер, одноклеточный характер спор, наличие единой оболочечки, 1—2-ядерной спороплазмы сильно сближает гаплоспориций с микроспоридиями. Сближает их также характер паразитирования: и те, и другие преимущественно внутриклеточные паразиты беспозвоночных или низших позвоночных.

Единственное существенное отличие гаплоспориций от микроспориций — это отсутствие полярной нити, окупается возможностью сравнивать споры и гомологизировать их отдельные части. По мнению Дебезье (Debaisieux, 1920) и Спрага (Sprague, 1965), полярную нить микроспориций можно гомологизировать с подвижной крышечкой споры гаплоспориций. Этому в значительной мере способствует наличие у спор микроспориций в основании полярной нити образования («polar cap»), напоминающего крышечку спор гаплоспориций.

Однако развитию представлений о близости микроспориций и гаплоспориций сильно помешало объединение микроспориций с миксоспоридиями и другими книдоспоридиями.

Уже Дофлейн (Doflein, 1901, 1902), включая гаплоспориций в *Neosporidia*, поместил их в отличие от микроспориций в другой надотряд *Acnidosporidia*. С его мнением согласились в дальнейшем авторы гаплоспориций Колери и Мениль (1905), с тех пор гаплоспориции стали, по образному выражению Дебезье (1920), «мусорной свалкой, куда относились все плохо описанные и сомнительные виды, которых невозможно было причислить к какому-либо другому отряду». В результате сюда попали и низшие грибы. Характеристика гаплоспориций расширилась, полностью утратила четкость и складывалась целиком из негативных признаков.

Естественно, что углубленное исследование отдельных представителей этой сборной группы создало необходимость выведения из ее состава наименее характерных родов — в первую очередь *Protophyta* (Debaisieux, 1920; Caullery, 1953; Cronin, 1964; Weiser, 1965).

В зависимости от степени «чистки» гаплоспориции становились более или менее цельной группой и сильнее проступало их сходство с микроспоридиями. Так, Дебезье уже в 1920 году предлагал упразднить отряд *Haplosporidia* и включить его в качестве отдельного подотряда в отряд *Microsporidia*. Кудо (Kudo, 1924) считал возможным сближать гаплоспориций с теми микроспоридиями, споры которых имеют 1—2-ядерную спороплазму и лишены полярной капсулы. Именно это давало ему основание рассматривать микроспориций как переходную группу от просто устроенных гаплоспориций к более сложно устроенным миксоспоридиям. Крупный специалист как по микроспоридиям, так и по гаплоспоридиям — Спраг (1965), произведший, с нашей точки зрения, наиболее полную ревизию последних, оставив там только три рода (*Haplosporidium* Lühе, 1900; *Minchinia* Labbé, 1896 a. *Urosporidium* Caullery et Mesnil, 1905), также указывал на большую близость их к микроспоридиям.

Прежде всего он отметил, что на современном уровне наших знаний и техники нет никакой возможности различить вегетативные формы этих паразитических простейших. Также не удалось обнаружить существенных различий в жизненном цикле. Что касается спор, то и здесь он отмечал значительно большее сходство гаплоспориций и микроспориций, чем микроспориций и миксоспориций.

В связи с этим он справедливо поставил вопросы, во-первых, о сравнительно небольшой значимости в систематике простейших такого признака, как наличие или отсутствие полярной нити,² во-вторых, о необходимости сближения микроспориций и гаплоспориций (Sprague, 1965, 1966).

К сожалению, сам Спраг, подчеркнув отличие микроспориций и гаплоспориций (каждого из которых он возвышает до ранга класса) от книдоспориций, не проявил должной последовательности: четко разделив их,

² У некоторых видов микроспориций происходит редукция полярной нити.

он все же считает нужным поместить всех в один подтип. Поскольку полярная нить, по его мнению, перестала быть всеобщим признаком для представителей этого подтипа, он предлагает новое название *Plasmospora*, опирающееся на единственный признак — наличие спороплазмы. Нетрудно видеть, что спороплазму гаплоспоридий и микроспоридий (часть клетки) и амeboидные зародыши кнidosпоридий (отдельные клетки) также невозможно сравнивать, гомологизировать и выводить один из другого, как например полярные капсулы кнidosпоридий и стрекательные нити микроспоридий. И в этом случае мы не можем сравнивать целые клетки с частями их — органеллами. Также нет возможности сравнивать специализированную одноклеточную спору микроспоридий и гаплоспоридий со спорами кнidosпоридий, состоящими из нескольких клеток, каждая из которых достигла крайней степени специализации.

Сильно специализированная часть клетки — органелла не может превратиться в самостоятельную клетку со всеми функциями последней. И в то же время даже самая специализированная клетка не может превратиться в органеллу, т. е. часть другой клетки, поэтому нет никаких оснований для того, чтобы филогенетически выводить миксоспоридий от микроспоридий, как это делает Ировец (1936), или рассматривать микроспоридий как переходную ступень от гаплоспоридий к миксоспоридиям, как это предлагал Кудо (1924). Еще меньше оснований рассматривать микроспоридий как результат регрессивной эволюции по линии *Mesozoa* → *Actinomyxidia* → *Myxosporidia* → *Microsporidia* (Gottschalk, 1957).

Каждая из рассмотренных нами групп — *Haplosporidia*, *Microsporidia*, *Myxosporidia* и *Actinomyxidia* — представляет собой давно разошедшиеся и сильно специализированные в результате длительной эволюции формы, которые уже невозможно выводить одну из другой. Если между *Microsporidia* и *Haplosporidia*, с одной стороны, и *Myxosporidia* и *Actinomyxidia* — с другой, есть элементы сходства строения и возможность гомологизирования и сопоставления вегетативных форм и спор, равно как и отдельных частей их, то нет никаких данных для того, чтобы объединить вместе все эти 4 таксона. По всей вероятности, мы имеем дело с двумя группами простейших, возникшими в разное время независимо друг от друга.³ Полное отсутствие жгутиковых форм на всех этапах жизненного цикла, амeboидный характер вегетативных форм указывают на возможность происхождения их от паразитических амeb.

В связи с этим мы предлагаем следующие изменения в системе *Protozoa*.

Наряду с классами *Infusoria* и *Suctorina*, относящимися к подтипу *Ciliophora*, и *Sarcodina*, *Flagellata* и *Sporozoa*, относящимися к подтипу *Plasmodroma*, в последний подтип следует включить еще 2 класса — *Cnidosporidia* и *Plasmosporidia*.

В первый класс входят *Myxosporidia* и *Actinomyxidia*, во второй — *Haplosporidia* и *Microsporidia*. Так как различия между группами, входящими в каждый класс достаточно велики, что свидетельствует о ранней дивергенции, они должны быть возведены до ранга подклассов. Приводим диагнозы разбираемых нами таксонов.

I КЛАСС. PLASMOSPORIDIA SPRAGUE 1965 emend. Issi et Schulman

Паразитические простейшие с вегетативными стадиями, имеющими несколько однотипных ядер, и одноклеточными спорами, содержащими 1—2-ядерную спороплазму и единую оболочку. Споры образуются в конце жизненного цикла. Внутриклеточные, реже тканевые паразиты беспозвоночных и низших, реже высших, позвоночных. Состоит из 2 подклассов.

³ Мы пока сознательно уклоняемся от использования характера полового процесса как систематического признака, поскольку ни в одной из разбираемых нами групп он с полной достоверностью не изучен.

ПОДКЛАСС 1. HAPLOSPOREA CAULLERY ET MESNIL 1899
emend. Sprague 1964

Plasmosporidia со спорами, имеющими 1—2-ядерную спороплазму, единую оболочку и на одном из полюсов подвижную крышечку, через которую выходит спороплазма. Внутриклеточные или тканевые паразиты различных беспозвоночных, реже низших позвоночных.

Единственный отряд *Haplosporidia* Caullery et Mesnil 1899 с одним семейством *Haplosporidiidae* Caullery et Mesnil 1905, содержащим 3 рода.

ПОДКЛАСС 2. MICROSPORIDIA BALBIANI 1892

Plasmosporidia со спорами, имеющими 1—2-ядерную спороплазму, единую оболочку и длинную трубковидную полярную нить, через которую выходит спороплазма. Внутриклеточные паразиты беспозвоночных (преимущественно членистоногих) и низших, реже высших, позвоночных. Единственный отряд *Microsporidia* с чертами подкласса содержит 5 семейств с 18 родами.⁴

II КЛАСС. CNIDOSPORIDIA DOFLEIN 1901, emend. Schulman

Паразитические простейшие с многоядерными вегетативными стадиями, содержащими ядра или клетки двух типов, и с многоклеточными спорами, состоящими из разного числа створок, полярных капсул с полярной нитью, амeboидных зародышей и других клеток. Споры, возникающие из специализированных клеток, могут образовываться в конце или середине жизненного цикла. Полостные или тканевые, реже внутриклеточные, паразиты беспозвоночных или низших позвоночных.⁵

ПОДКЛАСС 1. MYXOSPORIDIA BUTSCHLI 1881, emend. Schulman

Cnidosporidia с вегетативными формами, содержащими вегетативные и генеративные ядра и обладающие способностью к бесполому размножению путем нуклеогонии с последующим делением цитоплазмы. Многоядерные споры, возникающие из генеративных ядер, состоят из 2, 3, 4 или 6 створок, различного числа полярных капсул (1, 2, 3, 4 или 6) и одного, реже двух, амeboидных зародышей.

Полостные или тканевые паразиты костистых рыб, реже других рыб и водных позвоночных. Содержит 2 отряда *Bivalvulea* и *Multivalvulea* с 12 семействами и с 29 родами.

ПОДКЛАСС 2. ACTINOMYXIDIA STOLC 1899

Cnidosporidia со слабо развитыми вегетативными стадиями, состоящими из 2, реже 4, соматических и 2 пропогативных клеток. Бесполое размножение не наблюдается. Из пропогативных клеток в результате длительного процесса их деления и развития образуются сложные многоклеточные споры, состоящие из 3 створок, 3 полярных капсул, 1—3 клеток внутренней оболочки и различного числа амeboидных зародышей (одного многоядерного или разного числа одно-, реже двуядерных). Полостные или тканевые паразиты кольчатых червей.

Содержит 1 отряд *Actinomyxidia* с признаками подкласса, с 4 семействами и 9 родами (Janiszewska, 1955, 1957).

Изменения, предложенные нами, имеют следующие преимущества:

⁴ По системе Вейзера (Weiser, 1961).

⁵ Наша характеристика *Cnidosporidia* не противоречит первоначальному представлению исследователей этой группы животных. В ней несколько развиты и дополнены взгляды Дюфлейна (Dofflein, 1902) и Ауэрбаха (Auerbach, 1910).

1. Сохраняется основной признак *Cnidosporidia* — многоклеточность, подчеркнутый еще Дофлейном и Ауэрбахом, и в то же время учитываются: а) данные Шуберга, Дебезье, Ировца, Лома и Вавры, Корлиса и Левайна об одноклеточности спор микроспоридий; б) мнение Лома и Вавры о существенном отличии вегетативных форм микроспоридий с одинаковыми ядрами от вегетативных форм миксоспоридий и актиномиксидий с разнокачественными ядрами или клетками; в) мнение Дебезье и Спрага о большей близости микроспоридий к гаплоспоридиям.

2. Не ставится во главу угла признак, могущий возникнуть конвергентно — наличие или отсутствие полярной нити.

3. В основу положен план строения; при этом учитываются не один, а многие признаки, преимущественно позитивные.

4. Система отражает не только отличия, но и сходства таксонов, что делает ее более близкой к естественной, отражающей в какой-то степени филогенетические взаимоотношения.

В этой системе мы в основном придерживались схемы, предложенной Хейсиным и Полянским (1963). Однако наши взгляды в общем не противостоят и системе, которая принята международной комиссией протистологов (Honigberg et al., 1964), рассматривающей прежние классы *Protozoa* как подтипы. В этом случае следует только возвысить на один ранг все предлагаемые нами таксоны, т. е. *Cnidosporidia* и *Plasmosporidia* считать подтипами, а *Haplosporea*, *Microsporidia*, *Myxosporidia* и *Actinomyxidia* — классами. В обоих случаях важно подчеркнуть отсутствие тесных связей между *Cnidosporidia* и *Plasmosporidia* и определенную близость *Microsporidia* и *Haplosporidia*, с одной стороны, и *Myxosporidia* и *Actinomyxidia* — с другой. Филогенетические соотношения таксонов при этом не изменятся.

Л и т е р а т у р а

- Хейсин Е. М. и Ю. И. Полянский. 1963 (Cheissin E. M. a. G. I. Poljanskij). On the taxonomic system of Protozoa. Acta Protozoologica 31 (1) : 328—51.
- Шульман С. С. 1965. Систематика класса Cnidosporidia. Progress in Protozoology. Intern. Congress series, 91 : 204—205.
- Шульман С. С. 1966. Миксоспоридии фауны СССР : 1—504.
- Auerbach M. 1910. Die Cnidosporidien. Eine monographische Studie Leipzig : 1—261.
- Caullery M. 1953. Appendice aux Sporozoaires : classe des Haplosporidies (Haplosporidia Caullery et Mesnil, 1901). Traité de Zoologie, Paris, 1 (2) : 922—923.
- Caullery M. et F. Mesnil. 1899. Sur la présence de Microsporides chez les Annélides polychètes. C. R. soc. Biol., Paris, 1 (11) : 791—792.
- Caullery M. et F. Mesnil. 1905. Recherches sur les Actinomyxidies 1. Sphaeroactinomyxum stolci Caull. et Mesnil. Arch. f. Parasitenk., 6 : 272—308.
- Corliss J. O. a. N. D. Levine. 1963. Establishment of the Microsporides as a new class in the protozoan subphylum Cnidospora. J. Protozool., 10, suppl. : 26—27.
- Cronin L. E. 1964. Some problems relevant to biology and taxonomy of Haplosporidia. Abstract of the First Intern. Congress of Parasitology, Rome.
- Debaisieux P. 1920. Haplosporidium (Minchinia) chitonis Lank., Haplosporidium nemertis nov. sp. et le groupe des Haplosporidies. Extrait de la Revue «La Cellule», 30 (2) : 293—309.
- Doflein F. 1901. Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt, Jena : XIII+274.
- Doflein F. 1902. Das System der Protozoen. Arch. Protistenk., 1 : 169—192.
- Gottschalk C. 1957. Die Amoebosporidien. Eine vergleichende Betrachtung ihrer Entwicklungszyklen unter Berücksichtigung ihrer systematischen Stellung im Tierreich. Zeitschr. wiss. Zoolog., B, 160 (1/2) : 1—38.
- Grasse P. P. 1960. Les myxosporidies sont des organismes pluricellulaires. C. R. Acad. Sci., 251 (23) : 2638—2640.
- Honigberg B. M., W. Balamuth, E. C. Bovee, J. O. Corliss, M. Gojdics, R. P. Hall, R. R. Kudo, N. D. Levine, A. R. Loeblich, Jr., J. Weiser, D. H. Wenrich. 1964. A revised classification of the phylum Protozoa. J. Protozoology, 11 (1) : 7—20.
- Janiszewska L. 1955. Actinomyxidia. Morphology, ecology, history of investigation, systematics, development. Acta Parasit. Polonica, 2 : 405—443.
- Janiszewska J. 1957. Actinomyxidia. II. New systematics, sexual cycle, description of new genera and species. Zoolog. Polonica, 8 : 3—34.

- J i r o v e c O. 1936. Studien über Microsporidien. Vesth. Českoslov. Zoolog. Společnosti, 4 : 1—75.
- K u d o R. R. 1924. A biologic and taxonomic study of the Microsporidia. Ill. Biolog. Monogr., 9 (2—3) : 1—268.
- L o m J. a. V a v r a. 1962. A proposal to the classification within the subphylum Cnidospora. Syst. Zoolog., 11 (1—4) : 172—175.
- L o m J. a. J. V a v r a. 1963. Fine morphology of the spore in Microsporidia. Acta Protozoologica, 1 (25—30) : 279—284.
- L o m J. a. P. de P u y t o r a c. 1965. Observations sur l'ultrastructure des trophozoïtes de myxosporidies. C. R. Acad. Sci., 260 : 2588—2590.
- M e s n i l F. 1899. Essai sur la classification et l'origine des Sporozoaires. Soc. de Biol., Paris, vol. jubil. : 258—574.
- S c h u b e r g A. 1910. Ueber Mikrosporidien aus dem Hoden der Barbe und durch sie verursachte Hypertrophie der Kerne. Arb. Kais. Gesundh., 33 : 401—434.
- S p r a g u e V. 1965. Some problems in taxonomy and nomenclature of the Haplosporidia. Progress in Protozoology. Intern. Congress Series 91 : 125—126.
- S p r a g u e V. 1966. The position of the Haplosporidia in «Revised classification of the phylum Protozoa». J. Protozoology, 13, suppl. : 11.
- V a v r a J. 1963. Spore projections in Microsporidia. Acta Protozoologica, 1 (17) : 153.
- V a v r a J. 1965. Etude au microscope électronique de la morphologie et du développement de quelques microsporidies. C. R. Acad. Sci., 261 (17) : 3467—3470.
- W e i l l R. 1938. L'interprétation des Cnidosporidies et la valeur taxonomique de leur cnidomes. Leur cycle comparé à la phase larvaire des Narcoméduses Cuninides. Tr. Stat. Zoolog. Wimpereux., 13 : 727—744.
- W e i s e r J. 1961. Die Microsporidien als Parasiten der Insekten. Monograph. zur Angew. Entomologie : 1—149.
- W e i s e r J. 1965. Contribution to the taxonomy of Haplosporidia Caullery et Mesnil 1899 with special reference to parasites of vertebrates. Progress in Protozoology, Intern. Congress Series, 91 : 125.

ON THE SYSTEMATIC POSITION OF MICROSPORIDIA

I. V. Issy and S. S. Shulman

S U M M A R Y

The presence or absence of the nematocyst filament cannot be used as the main diagnostic character of the class as far as the filament itself may originate convergently in different distant groups of animals. The analysis of the structure has shown that *Microsporidia*, in spite of the presence of the nematocyst filament in their spores, must be excluded from the class *Cnidosporidia* and together with *Haplosporidia* placed into the newly created class *Plasmosporidia*.

The class *Cnidosporidia* in the new sense (subclasses *Myxosporidia* and *Actinomyxidina*) is characterized by multinuclear or multicellular vegetative stages containing nuclei or cells of two types and multicellular spores consisting of valves, polar capsules, amoeboid embryos and other cells.

The most characteristic feature of the class *Plasmosporidia* (with subclasses *Microsporidia* and *Haplosporidia*) — vegetative stages with several untypical nuclei and unicellular spores possessing 1—2 nuclear sporoplasm and common membrane.