

УДК 619:576.893.1:597.556.333.7

## О ЗАРАЖЕННОСТИ ЛОБАНА МИКСОСПОРИДИЕЙ MYXOBOLUS EPISQUAMALIS В КЕРЧЕНСКОМ ПРЕДПРОЛИВЬЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

**Анна Владимировна Казарникова**, д.б.н., ведущий научный сотрудник, kazarnikova@ssc-ras.ru

*Южный научный центр РАН (г. Ростов-на-Дону)*

**Татьяна Васильевна Стрижакова**, к.б.н., заведующая лабораторией

**Наталья Евгеньевна Бойко**, д.б.н., ведущий научный сотрудник

**Евгений Сергеевич Бортников**, младший научный сотрудник

**Людмила Петровна Ружинская**, главный специалист

*ФГБНУ Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства (г. Ростов-на-Дону)*

**Паола Бералдо**, научный сотрудник

**Омар Баяджи**, научный сотрудник

**Марко Галеотти**, профессор, заведующий лабораторией

*Отдел ветеринарной патологии, Университет Удинэ, Виа Сондрио, 2, Удинэ, Италия, 33100*

Цель работы – изучить миксозы черноморского лобана (*Mugil cephalus*), вызванный *Myxobolus episquamalis*. При этом случае гибели рыб не регистрировали. Для паразитологических исследований отобраны 15 клинически здоровых и 15 больных рыб. Цистоподобные плазмодии аккуратно снимали с поверхности зараженной чешуи и изучали компрессионным методом под микроскопом. Размер споры составил  $8,2 \pm 0,03 \times 5,9 \pm 0,23$  мкм, толщина –  $4,4 \pm 0,17$  мкм, длина полярной капсулы –  $4 \pm 0,07$  мкм, ширина полярной капсулы –  $1,5 \pm 0,24$  мкм. Молекулярно-генетический анализ фрагмента 18S рРНК показал, что исследуемые образцы спор соответствовали на 100 % общему профилю *Myxobolus episquamalis*, на 99 % – *Myxobolus sp.*, на 99 % – *M. bizerti*, на 99 % – *M. ichkeulensis* и на 99 % – *M. spinacurvata*, обнаруженных у кефалевых. Для физиологического анализа у 24 рыб были отобраны мышцы, печень и гонады. Наиболее остро миксозы протекал у лобана весной, в летний период их функциональные показатели были удовлетворительными, а осенью – соответствовали норме. **Ключевые слова:** *Myxobolus episquamalis*, заражение, лобан, *Mugil cephalus*.

### About invasion of grey mullet by myxosporidia *Myxobolus episquamalis* at Kerchenskiy preglass of the Black sea

**A.V. Kazarnikova**

*Southern scientific center of RAS, 41, Chekhov st., Rostov-on-Don, Russia, 344006*

**T.V. Strigakova, N.E. Bojko, E.S. Bortnikov, L.P. Rurhinskaya**

*The Azov Sea Research Institute of Fishery, 21-v, Beregovaya st., Rostov-on-Don, Russia, 344002*

**P. Beraldo, O. Byadgi, M. Galeotti**

*Universita degli Studi di Udine, Dipartimento di Scienze degli Alimenti, Sezione di Patologia Veterinaria, Via Sondrio, Udine, 33100*

Myxosporea infections can cause severe damage to mullets. Here, we report about disease caused by myxosporean parasite *Myxobolus episquamalis* found in grey mullet, *Mugil cephalus*, which is the object of commercial and coastal fishery at Russia. The cases of fish mortality were not detected. 15 clinically health and 15 sick fish were taken for parasite analyses. Cysts from infected scales carefully removed and studied by compression method under microscope for detection of myxosporidia spores. Spores were  $8,2 \pm 0,03$   $\mu\text{m}$  in length  $\times$   $5,9 \pm 0,23$   $\mu\text{m}$  in width,  $4,4 \pm 0,17$   $\mu\text{m}$  in thickness. The polar capsules were  $4 \pm 0,07$   $\mu\text{m}$  in length  $\times$   $1,5 \pm 0,24$   $\mu\text{m}$  in width. Molecular – genetic characterization using 18s ribosomal DNA revealed that investigated parasite closely related to *M. episquamalis* (100 %), *Myxobolus sp.* (99 %), *M. bizerti* (99 %), *M. ichkeulensis* (99 %) and *M. spinacurvata* (99 %) detected in mullets. 24 fish were taken for physiological analyses. The most acute myxobolias was detected among grey mullet at spring, at summer the functional indexes of infected fish were satisfactory, at autumn – were within standards. **Key words:** *Myxobolus episquamalis*, infection, grey mullet, *Mugil cephalus*. DOI:10.30896/0042-4846.2019.22.2.29-35

Лобан *Mugil cephalus* (Linnaeus, 1758) космополит, населяющий прибрежные воды тропических и субтропических зон Атлантического, Тихого и Индийского океанов, а также прилегающих морей. Это стайная морская прибрежная рыба, молодь которой встречаются в устьях и среднем течении рек, а также опресненных озерах, имеющих связь с морем. По данным ФАО [21],

лобанов разводят и выращивают в странах Средиземноморского бассейна, Юго-Восточной Азии, Китае, Японии и на Гавайях. В России данный вид рыб является ценным объектом промышленного и прибрежного рыболовства. Сеголетки *Mugil cephalus* зимуют в бухтах и заливах, а скопления взрослых особей ежегодно отмечают вдоль казского и крымского побережья.

Основной район нагула лобана – Азовское море [9]. Согласно данным Федерального агентства по рыболовству [11] рекомендованные объемы вылова кефалевых (лобан, сингиль, *Mugil auratus*, остронос, *Liza saliens*) в Азовском и Черном море на 2018 г. составляют соответственно 153,205 и 433,190 т. Главными районами отечественного промысла считают Кавказское побережье (зимой) и Керченский пролив (в теплое время года).

У разных видов рыб паразитирует 744 представителя рода *Mухоболус* [18]. В.М. Юрахно и М.Н. Овчаренко [30] отмечали, что из 26 видов миксоболусов, выявленных у *Mugilidae*, 22 были обнаружены в органах и тканях лобана. Среди них только *M. episquamalis* поражает чешую рыб. Кроме лобана данный вид был выявлен у пиленгаса (*Liza haematocheilus*), полосатой крупночешуйной кефали (*L. macrolepis*) и кефали – головача (*L. ramanda*).

В настоящее время в водах Средиземного и Черного морей у *Mugilidae* зарегистрировано 4 вида паразитов, принадлежащих роду *Mухоболус*: *Mухоболус muelleri* (Butschli, 1882), *Mухоболус exiguus* (Thelohan, 1895), *Mухоболус ichkeulensis* (Bahri & Marques, 1996) и *Mухоболус episquamalis* (Egusa, Maeno & Sorimachi, 1990) [27].

В российских водах Черного моря (Керченский пролив) *M. episquamalis* впервые обнаружили у лобана в 2015 г. при массовом поражении чешуи белыми цистами [3]. Ранее в 1987 г., данный вид регистрировали в заливе Петра Великого, но ошибочно идентифицировали как *Mухосома acuta* [1, 12]. Миксоболез лобана, вызванный *M. episquamalis*, диагностировали также в Австралии [28], Японии [19], Тунисе [13, 14], Тайване [23] и Корее [15].

Цель работы – описать *M. episquamalis*, впервые обнаруженного у лобана в российских водах Черного моря, а также изменения, вызываемые им в организме

больных рыб. Провести молекулярно-генетический анализ паразита.

**Материалы и методы.** Рыбу собирали в районе мыса Железный Рог (Керченское предпроливье) из уловов береговых бригад весной, летом и осенью 2015 г. Всего отобрали 170 экз. лобана. Температура воды в мае достигала 18,4 °С, в июне – 19,5 и в октябре – 14,0 °С.

Рыб взвешивали и измеряли в длину от начала рыла до конца хвостового плавника. В дальнейшем их исследовали (45 экз.) согласно методам, общепринятым в паразитологии [4]. Частоту встречаемости *M. episquamalis* определяли как долю зараженных рыб в исследуемой выборке. Цистоподобных плазмодий, обнаруженных на поверхности чешуи, аккуратно снимали и изучали компрессионно под микроскопом. Свежие препараты с плазмодиями подсушивали на воздухе, фиксировали метанолом и окрашивали по Гимзе. Собранный материал (30 спор) исследовали по методикам З.С. Донец, С.С. Шульмана [6], J. Lom и J. Arthur [24] под световым микроскопом Leica DMLB с фотокамерой Leica ICC50 и Leica LAS EZ software.

ДНК экстрагировали из гомогената с помощью оборудования для генетической очистки (DNeasy Tissue Kit Qiagen) согласно существующему протоколу. Для амплификации гена 18S рРНК (в общем объеме 50 мкл) использовали универсальный праймер А (5'-ACCTGGTTGATCCTGCCAGT-3') и В (5'-TGATCCTTCTGCAGGTTTCACCTAC-3') [29]. ПЦР проводили в термоциклере (Bio-Rad Laboratories Inc., CA, USA) с реакционной смесью, содержащей 100 нг каждого праймера и 1,25 единиц HotStart Taq (Invitrogen, USA), в следующих условиях: начальная денатурация при 94 °С в течение 15 мин; 35 циклов при 94 °С в течение 1 мин; отжиг при 55 °С в течение 1 мин; расширение при 72 °С в течение 1 мин; финальное удлинение при 72 °С в течение 5 мин. Продукты ПЦР (5 мкл) определяли на 2%-ном агар геле с помощью электрофо-

реза, окрашивания 0,5 мкг/мл этидиум бромидом и визуализацией ультрафиолетом. Молекулярный вес продуктов ПЦР рассчитывали по стандартному маркеру молекулярного веса 100 bp ДНК (Thermo Fisher Scientific, Pittsburgh, PA, USA). Для идентификации типа биологического образца, используемого в данном исследовании, очистки ампликонов применяли QIAquick Purification kit (Qiagen), а для дальнейшего секвенирования – риверсивный универсальный праймер (<https://www.eurofinsgenomics.eu/>). Идентификацию фрагментов проводили с помощью программы BLAST в генетическом банке GenBank (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) и CLUSTALW (<http://www.ebi.ac.uk/clustalw2>).

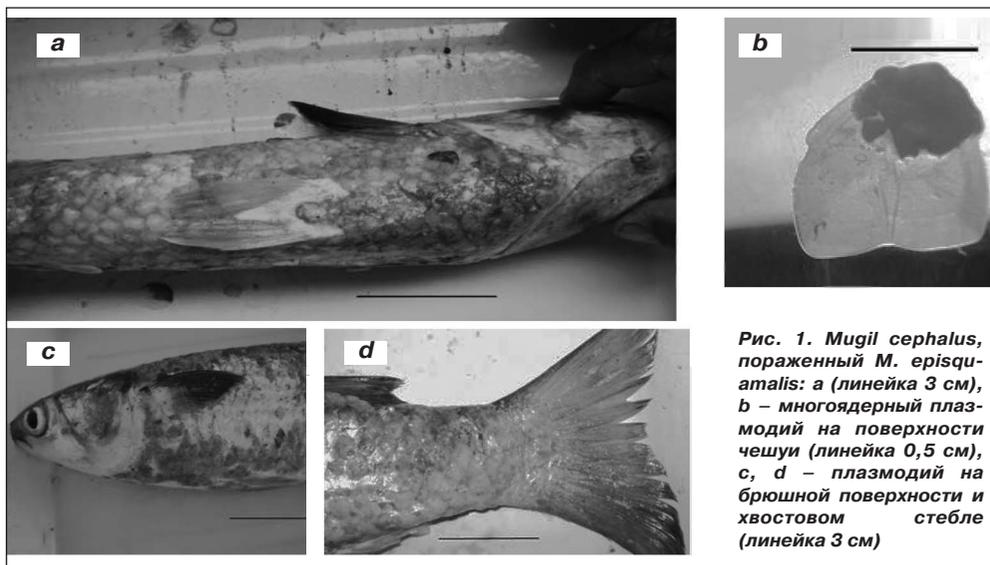
Для физиологического анализа у 24 рыб отобрали мышцы, печень и гонады с последующим определением содержания сухого вещества, жира (на сухую массу ткани) и водорастворимого белка (на сырую массу ткани) [8]. В сыворотке крови и иммунокомпетентных органах (селезенка, почки) фотонейфелометрическим методом оценивали показатели иммунорезистентности – уровень иммуноглобулинов [20] и циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК) [5, 7]. Общее количество сывороточного

белка измеряли рефрактометрически. Для статистической обработки данных применяли программу Microsoft Office Excel 2007.

**Результаты исследований и обсуждение.** Весной количество больных рыб в уловах варьировало от 3 до 15 %, летом данный показатель достигал 40 %, а осенью – снижался до 2,5 %. Во все сроки отбора у них отмечали обширные (от 30 до 90 %) поражения чешуйного покрова брюшной и боковой поверхности, спины и хвостового стебля (рис. 1). На дистальной части чешуи *M. episquamalis* формировал белые, плоские цисты неправильной формы размером  $4,7 \pm 0,24 \times 6,2 \pm 0,29$  мм. В области поражения прилегающие ткани были воспалены.

Весной и осенью больные самки лобана по сравнению со здоровыми особями были меньше по весу и в длину (рис. 2). В летней выборке здоровых рыб не выявили. При этом отличия по морфометрическим показателям могли быть связаны с соотношением разновозрастных групп в улове.

Микроспоридия *Mухоболус episquamalis* Egusa, Maeno & Sorimachi, 1990 относится к роду *Мухоболус* Butschli, 1882, семейству *Мухоболиде* Thelohan,



**Рис. 1.** *Mugil cephalus*, пораженный *M. episquamalis*: а (линейка 3 см), б – многоядерный плазмодий на поверхности чешуи (линейка 0,5 см), с, d – плазмодий на брюшной поверхности и хвостовом стебле (линейка 3 см)

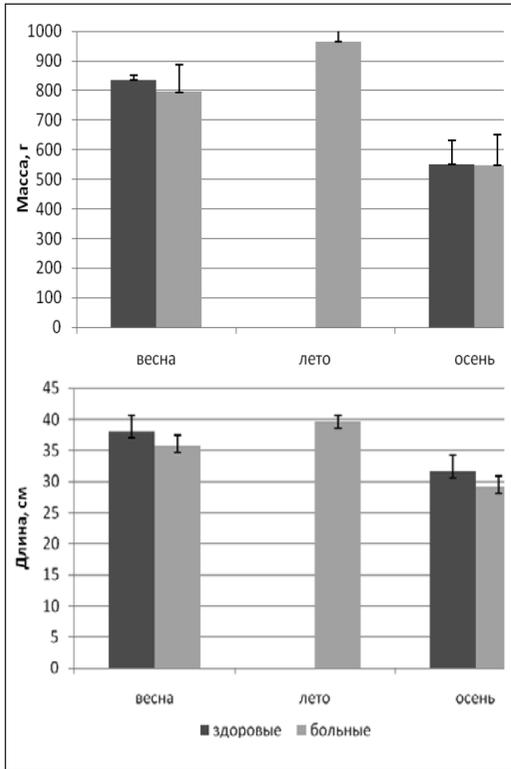


Рис. 2. Морфометрические показатели здоровых и зараженных *M. episquatalis* самок лобана

1892. Обнаруженные споры (n=30) имели овальную форму длиной  $8,2 \pm 0,03$  мкм (размах 7,9 – 8,4), шириной  $5,9 \pm 0,23$  (5,2 – 7,3) и толщиной  $4,4 \pm 0,17$  мкм (4 – 4,7). В верхней ее части располагались две грушевидные полярные капсулы с вершиной, направленной к апикальному концу, размером  $4 \pm 0,07$  (3,3 – 4,5)  $\times$   $1,5 \pm 0,24$  (1,1 – 1,8) мкм (рис. 3).

В таблице 1 представлены морфометрические показатели *M. episquatalis*, выявленных у кефалевых рыб в разных странах.

При использовании протокола индикации исследуемых образцов универсальным праймером 393 bp с последующим анализом фрагмента 18S рРНК в GenBank (MG877645.1) установили, что они на 100 % соответствуют общему профилю *Mухоболус episquatalis* (JF810537.1), обнаруженному у лобана в Корее [13], на 99 % – *Мухоболус sp.*

Таблица 1

Сравнительные данные по *M. episquatalis*, обнаруженных на чешуе кефалевых рыб, мкм

Автор	Длина	Ширина	Толщина	Длина полярной капсулы	Ширина полярной капсулы	Длина полярной нити	Хозяин	Распространение
S. Bahri, A. Marques [13, 14]	8,5 (8 – 9)	6,5 (6 – 7)	–	4 (3,5 – 4,5)	6,5 (6 – 7)	–	Mugil cephalus, Liza haematocheilus, L. ramanda	Тунис
S. Egusa et al. [19]	8,6 (7,5 – 9,5)	6,8 (6 – 7,5)	5,1 (4,5 – 5,5)	4,4 (3,8 – 5,0)	6,8 (6 – 7,5)	31,2 (25 – 44)	Mugil cephalus	Япония
J.T. Rothwell et al. [28]	9,2 (8,8 – 10)	6,4 (6,2 – 6,8)	4,9 (4,7 – 5,0)	3,95 – 4,1	6,4 (6,2 – 6,8)	48 – 58	Mugil cephalus	Австралия
C.L. Lin, J.S. Ho [23]	9,02	6,32	5,20	2,39 – 4,74	6,32	30,02	Liza macrolepis	Тайвань
J.V. Cho et al. [15]	(8,69 – 10,27)	(5,53 – 7,11)	(4,74 – 5,53)	4,45	(5,53 – 7,11)	(20,54 – 37,92)	Mugil cephalus	Корея
Н.Л. Асеева [1]	8,25 (7,26 – 9,35) 8,0 – 9,5	6,3 (5,63 – 6,78) 6,0 – 7,5	4,34 (3,96 – 5,04) 5,0 – 6,0	(3,8 – 5,4) 4,5 – 5,0	6,3 (5,63 – 6,78) 6,0 – 7,5	39,57 (26,3 – 56,33) 28 – 32	Mugil cephalus, Liza haematocheilus	Россия, Японское море
A.A. Ozak et al. [27]	8,03 (7,68 – 8,38)	5,93 (5,63 – 6,23)	4,95 (4,75 – 5,15)	3,97 (3,6 – 4,34)	5,93 (5,63 – 6,23)	–	Mugil cephalus	Турция
Собственные данные	8,2 (7,9 – 8,4)	5,9 (5,2 – 7,3)	4,4 (4 – 4,7)	4,0 (3,3 – 4,5)	5,9 (5,2 – 7,3)	–	Mugil cephalus	Россия, Черное море

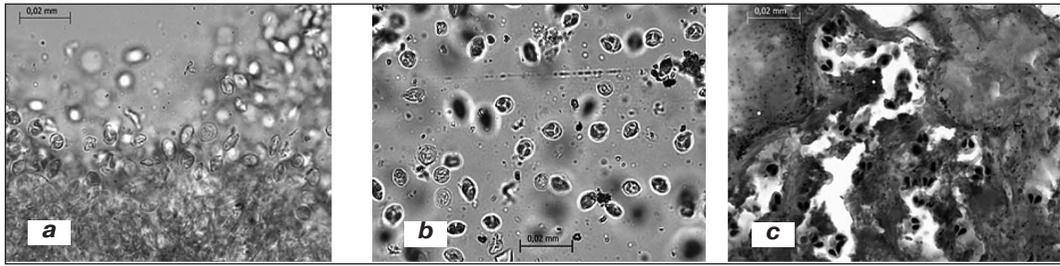


Рис. 3. Споры *M. episquamalis*: a, b, – ув. 400 и 1000 соответственно; c – окраска по Гимзе

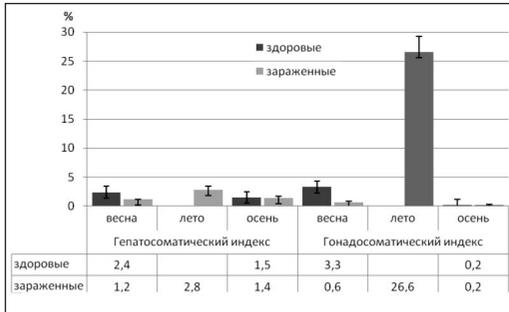


Рис. 4. Морфофизиологические показатели здоровых и зараженных *M. episquamalis* самок лобана;  $p < 0,05$  по сравнению со здоровыми самками

(MF118764.1), на 99 % – *M. bizerti* (AY129318.1), на 99 % – *M. ichkeulensis* (AF378337.1) и на 99 % – *M. spinacurcata* (AF378341.2), которые ранее были выявлены у кефалевых рыб.

Весной у зараженных самок лобана гонадосоматический индекс ( $0,6 \pm 0,3$  %) был в 5,5 раза ниже, чем у здоровых ( $3,3 \pm 1,7$  %) особей. При этом индекс печени составлял  $1,2 \pm 0,02$  % против

$2,4 \pm 0,5$  % у клинически здоровых рыб, что указывало на истощение и нарушение функции органа как депо запасных питательных веществ (рис. 4). Кроме того, у больных рыб содержание жира в мышцах уменьшилось в 2 раза, в печени – в 3,7 раза и в гонадах – в 4,8 раза; сухого вещества – соответственно в 1,4; 1,5 и 1,5 раза, а количество водорастворимого белка – в 1,1 – 1,2 раза (табл. 2).

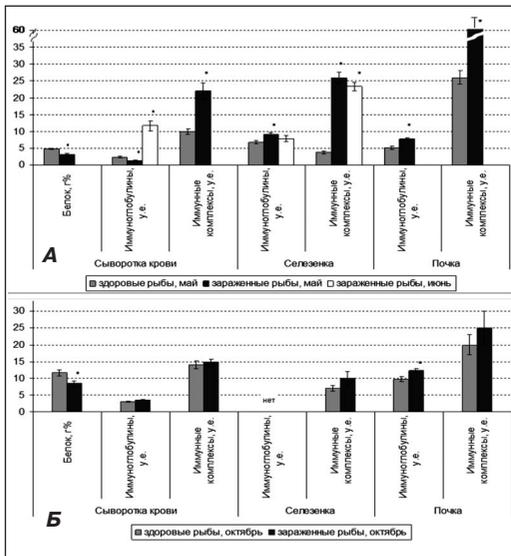
Летом все обследованные рыбы, зараженные *M. episquamalis*, с высокими индексами печени и гонад находились в преднерестовом состоянии. Снижение у них содержания белка и жира в тканях печени (в 1,5 и 2,5 раза) и мышцах (в 1,6 и 0,1 раза) наряду с увеличением в гонадах ( $27,4 \pm 0,5$  и  $52,1 \pm 1,3$  %) по сравнению со здоровыми самками весеннего периода свидетельствовало о нормальном процессе формирования половых продуктов.

Таблица 2

Содержание водорастворимого белка, жира и сухого вещества в тканях здоровых и зараженных *M. episquamalis* самок лобана, %

Группа	Белок			Жир			Сухое вещество		
	мышцы	печень	гонады	мышцы	печень	гонады	мышцы	печень	гонады
<b>Весна</b>									
Здоровые	$27,6 \pm 0,8$	$20,6 \pm 1,1$	$17,7 \pm 0,9$	$16,0 \pm 2,1$	$23,6 \pm 3,4$	$38,0 \pm 4,1$	$24,7 \pm 2,1$	$28,1 \pm 1,5$	$25,1 \pm 1,2$
Больные	$25,1 \pm 0,9$	$19,1 \pm 1,0$	$15,1 \pm 0,9$	$7,7 \pm 3,0^*$	$6,4 \pm 2,5^*$	$7,9 \pm 1,7^*$	$21,3 \pm 1,8$	$20,4 \pm 1,3^*$	$17,0 \pm 0,8^*$
<b>Лето</b>									
Здоровые	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Больные	$17,5 \pm 3,4^{**}$	$13,6 \pm 0,8^{**}$	$27,4 \pm 0,5^{**}$	$14,8 \pm 3,3$	$9,4 \pm 0,9^{**}$	$52,1 \pm 1,3^{**}$	$51,1 \pm 1,4^{**}$	$27,2 \pm 1,7$	$51,1 \pm 1,4^{**}$
<b>Осень</b>									
Здоровые	$21,5 \pm 0,2$	$13,2 \pm 0,1$	$10,7 \pm 0,1$	$15,9 \pm 0,7$	$36,1 \pm 0,9$	$7,4 \pm 4,1$	$26,9 \pm 2,0$	$46,6 \pm 1,6$	$17,5 \pm 1,2$
Больные	$22,4 \pm 1,0$	$14,9 \pm 1,4$	$11,9 \pm 0,8$	$13,7 \pm 2,5$	$40,6 \pm 6,9$	$9,4 \pm 1,9$	$25,7 \pm 0,9$	$34,2 \pm 5,2^*$	$18,2 \pm 1,1$

\* $p < 0,05$  – значения, достоверно отличающиеся от контрольных величин (здоровых самок) в исследуемый период;  
 \*\* $p < 0,05$  – значения, достоверно отличающиеся от контрольных величин в весенний период.



**Рис. 5.** Показатели гуморального иммунитета самок лобана в зависимости от сезона: **А** – весенне-летний период (май и июнь); **Б** – осенний период (октябрь); \* $p < 0,05$  – по сравнению со здоровыми самками

В осенний период достоверных различий между зараженными и здоровыми особями по всем анализируемым показателям не выявили. Исключение составило сухое вещество печени, уровень которого у больных рыб был в 1,4 раза ниже.

Показатели иммунорезистентности крови, печени и селезенки (иммунокомпетентные органы) изменялись по сезонам года и зависели от физиологического статуса рыб (рис. 5).

Весной у больных рыб по сравнению со здоровыми особями содержание общего белка и иммуноглобулинов (антител) в сыворотке крови снизилось, что свидетельствует о нарушении функции печени и подавлении гуморального звена иммунитета. При этом наибольшее количество иммунных комплексов выявили в их почечной ткани. Летом ситуация изменилась. Среди лобана, зараженного *M. episquamalis*, концентрация иммуноглобулинов в сыворотке крови и селезенке была более высокой, чем у здоровых самок весной. В осенний период большинство трофических показателей у них соответствовало

норме, гуморальное звено иммунитета было направлено на борьбу с заболеванием и поддержанием гомеостаза организма.

В последние годы отмечают значительное скопление лобана в Цемесской бухте, в которой расположен самый крупный по грузообороту российский черноморский торговый порт. Возможно, вспышка миксоболеза среди них была связана с завозом источника заражения иностранными торговыми судами из Тихого океана через Индийский и Атлантический океаны и средиземноморский регион в Черное море. Распространению заболевания могла также способствовать повышенная температура воды [10]. Высока вероятность заражения *M. episquamalis* сингиля, *Liza aurata*, остроноса, *Liza saliens*, пиленгаса, *Liza haematocheilus*. Это создает потенциальную угрозу, как для рыбного промысла, так и заводов, занимающихся искусственным воспроизводством и товарным выращиванием кефалевых рыб. Необходимо расширить мониторинг эпизоотического состояния популяций кефалевых в Азово-Черноморском бассейне и провести более детальный молекулярный анализ для определения генетического сходства между разными популяциями паразитов.

**Заключение.** Принадлежность обнаруженного нами паразита к виду *M. episquamalis* была определена согласно морфологическим характеристикам спор, виду хозяина и локализации. Патогенез типичен для микроспоридий, паразитирующих в чешуе карповых рыб [16, 22, 26]. Были заражены как самки, так и самцы. Наиболее остро миксоболез протекал у лобана весной. При этом отмечали снижение индексов внутренних органов, концентрации белка, жира и сухого вещества в тканях, уровня иммуноглобулинов. В летний период функциональные показатели зараженных рыб были удовлетворительными, они сохранили репродуктивные функции. Резкое снижение встречаемости

рыб, пораженных миксоспоридиями, осенью обусловлено, по-видимому, их гибелью в результате истощения в предыдущие сезоны.

**Публикация подготовлена в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН (2018) № 00-18-07 г.р. проекта 01201354245 и ГЗ АЗНИИРХ № 1 (2015) раздел 1.1.2.7.**

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Асеева Н.Л. Миксоспоридии анадромных и морских прибрежных рыб северо-западной части Японского моря. Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра. 2000; 127:593 – 606.
2. Асеева Н.Л. Обнаружение *Myxosoma acuta* (Fujita, 1912) у пиленгаса в Японском море. Известия Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра. 1994; 117:157, 158.
3. Бортников Е.М., Стрижакова Т.М., Бойко Н.Е. Миксоболез лобана *Mugil cephalus* в российских водах Черного моря: Сб. научн. статей. Современные проблемы теоретической и морской паразитологии. Севастополь, 2016; 211 – 213.
4. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. Л.: Наука, 1985; 121 с.
5. Гриневич Ю.А., Алферов А.Н. Определение иммунных комплексов в крови онкологических больных. Лабораторное дело. 1981; 8:493 – 496.
6. Донец З.С., Шульман С.С. Тип Книдоспоридии – *Cnidosporida*. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984; 1:88 – 251.
7. Заботкина Е.А., Лапинова Т.Б., Назарова Е.А. Влияние ионов кадмия на некоторые морфофункциональные и иммунофизиологические показатели сеголеток речного окуня *Perca fluviatilis* (Perciformes, Percidae). Вopr. ихтиологии. 2009; 49(1):117 – 124.
8. Корниенко Г.Г., Бойко Н.Е., Бугаев Л.А. и др. Физиолого-биохимические и генетические исследования иктиофауны Азово-Черноморского бассейна. Методическое руководство. Ростов-на-Дону: Эверест, 2005; 48 – 56.
9. Промысловые рыбы России. В 2-х томах. Под ред. О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляра и Б.Н. Котенёва. М., 2006; 1:656; 2:624.
10. Репетин Л.Н. Пространственная и временная изменчивость температурного режима прибрежной зоны Черного моря. Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное исследование ресурсов шельфа: Сб. научн. трудов. Севастополь, 2012; 1(26):99 – 116.
11. Федеральное агентство по рыболовству. Рекомендованные объемы добычи (вылова) водных биологических ресурсов, общий допустимый улов которых не устанавливается в Азовском и Черном морях на 2018 год. <http://www.rostov-fishcom.ru/otdely/oorr/docs/>
12. Шедько М.Б., Асеева Н.Л. Миксоспоридии рода *Myxobolus butschli* (Myxobolidae: Myxosporea) – паразиты кефалевых рыб (Mugilidae) юга дальнего востока России. Современное состояние водных биоресурсов: Материалы научн. конф., посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИПРО-центр, 2008; 976 с.
13. Bahri S., Andree K.B., Hedrick R.P. Morphological and phylogenetic studies of marine *Myxobolus* spp. from mullet in Ichkeul Lake, Tunisia. Journal Eukaryote Microbiology. 2003; 50(6):463 – 470.
14. Bahri S., Marques A. Myxosporean parasites of the genus *Myxobolus* from *Mugil cephalus* in Ichkeul lagoon, Tunisia: description of two new species. Diseases of Aquatic Organisms. 1996; 27:115 – 122.
15. Cho J.B., Kwon S.R., Lee M.K., Huh M.D., Kim K.H. *Myxobolus episquamalis* (Myxosporea: Myxobolidae) on the scales of wild mullet, *Mugil cephalus* L, in Korea. Journal of Fish Pathology. 2006; 19(1):1 – 6.
16. Cone D.K., Melendy J.S. Infections of *Unicaudata clavicauda* (Kudo, 1934) (Myxozoa) in the skin of *Notropis hudsonius* (Cyprinidae) from Montana, with a synopsis of the genus *Unicaudata* Davis, 1944. Folia Parasitology. 2000; 47:273 – 278.
17. Egusa S., Maeno Y., Sorimachi M. A new species of Myxozoa, *Myxobolus episquamalis* sp. nov. infecting the scales of the mullet, *Mugil cephalus* L. Fish Pathology. 1990; 25:87 – 91.
18. Eiras J.C., Molnar K., Lu Y.S. Synopsis of the species of *Myxobolus* Butschli, 1882 (Myxozoa: Myxosporea: Myxobolidae) Syst Parasitol. 2005; 61:1 – 46.
19. Egusa S., Maeno Y., Sorimachi M. A new species of Myxozoa, *Myxobolus episquamalis* sp. n. Infecting the scales of the mullet, *Mugil cephalus* L. Fish Pathology. 1990; 25:87 – 91.
20. Evan M.C. Clinical Chemical Acta. Amsterdam. 1970; 27(1 – 3):155.
21. FAO. 2018. Food and agricultural organization of the United Nations. Cultured aquatic species information program *Mugil cephalus* (Linnaeus, 1758). [http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Mugil\\_cephalus/en#tcNA0064](http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Mugil_cephalus/en#tcNA0064)
22. Lewis W.M., Summerfelt R.C. A myxosporidian, *Myxobolus notemigoni* sp. n., parasite of the golden shiner. Journal of Parasitology. 1964; 50:386 – 389.
23. Lin C.L., Ho J.S. *Myxobolus episquamalis* (Myxosporea) occurring on the scales of the mullet, *Liza macrolepis*, cultured in Taiwan. J. of the Fisheries Society of Taiwan. 1997; 24(3):193 – 200.
24. Lom J., Arthur J. A guideline for the preparation of species descriptions in Myxosporea. Journal of Fish Diseases. 1989; 12(2):151 – 156.
25. Molnar K., Eszterbauer F., Okamura B. et al. Specify of infection sites in vertebrate hosts. Myxozoan evolution, ecology and development. Springer international publishing. Cham. 2015; 295 – 313.
26. Molnar K. *Myxobolus squamaphilus* sp. n. (Myxozoa: Myxosporea), a common parasite of scales of bream (*Abramis brama* L.). Acata Protozoology. 1997; 36:221 – 226.
27. Ozak A.A., Demirkale I., Cengizler I. Two new records of *Myxobolus Butschli*, 1882 (Myxozoa, Myxosporea, Myxobolidae) species from Turkey. Turkish Journal of Zoology. 2012; 36(2):191 – 199.
28. Rothwell J.T., Virgona J.L., Callinan R.B. et al. Occurrence of cutaneous infections of *Myxobolus episquamalis* (Myxozoa: Myxobolidae) in sea mullet, *Mugil cephalus* L. in Australia. Austrian Veterinary Journal. 1997; 75(5):349 – 355.
29. Sogin M.L., Innis M.A., Gelfand D.H. et al. Amplification of ribosomal RNA genes for molecular evolution studies. PCR protocols: a guide to methods and applications. Academic, San Diego. 1990; 376 p.
30. Yurakhno V. M., Ovcharenko M.O. Study of Myxosporea (Myxozoa), infecting worldwide mullets with description of a new species. Parasitological Research. 2014; 113(10):3661 – 3674.