



ISSN 1727-1320 (Print),
ISSN 2308-6459 (Online)

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2020 ТОМ VOLUME 103 ВЫПУСК ISSUE 3



РАЗВИТИЕ МИКРОСПОРИДИОЛОГИИ В РОССИИ

И.В. Исси

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

e-mail: irma_issi@mail.ru

Изучение микроспоридий и микроспориозов диких животных начато в России в 60-ые годы прошлого века. В европейской части страны изучались микроспоридии, паразитирующие у насекомых – вредителей сельского хозяйства (ВИЗР), у пресноводных членистоногих и рыб (ГосНИОРХ) и у таких кровососущих насекомых как слепни (Биолог. Ин-тут АН, Петрозаводск). В Западной Сибири изучали микроспоридий кровососущих комаров (Томский университет). В итоге до 2000 года у 100 видов животных описано 118 видов и 47 родов микроспоридий, из них 20 новых. На современном этапе исследований с применением молекулярно-филогенетического анализа ведется описание новых и таксономическая ревизия ранее описанных видов. Получены оригинальные данные по видообразованию микроспоридий, подтверждена коэволюция паразитов и их насекомых-хозяев на примере микроспоридий и кровососущих комаров. При изучении строения и физиологии микроспоридий впервые выявлены: миграция секреторных белков микроспоридий в ядро клетки хозяина, факторы подавления паразитом апоптоза клетки хозяина, наличие энергетических органелл – митосом не в развивающихся стадиях, а в спорах микроспоридий. Впервые показана роль аппарата Гольджи в образовании аппарата экстрезии, а также отсутствие у микроспоридий везикулярного секреторного транспорта. Впервые для России выявлены случаи заражения микроспоридиями ВИЧ-инфицированных пациентов. В настоящее время внимание обращено на разработку новой универсальной таксономической системы микроспоридий, сочетающей молекулярные характеристики с описанием особенностей строения и развития каждого паразита. Микроспоридии имеют множество ярких структурных и функциональных отличий от всех других организмов, что служит обоснованием для выделения отдельного направления биологии: «микроспоридиология».

Ключевые слова: микроспоридии, внутриклеточный паразитизм, эволюция, экология, защита растений

Поступила в редакцию: 31.03.2020

Принята к печати: 10.05.2020

Введение

Микроспоридии – это очень мелкие одноклеточные паразиты животных, интенсивное изучение которых началось сравнительно недавно. На современном этапе развития паразитологии мы уже знаем, что микроспоридии – это тип организмов, представленных многими видами и родами, паразитирующими в клетках почти всех типов многоклеточных животных, а также в таких одноклеточных эукариотах как грегарины, инфузории и амёбы. Но до пятидесятих годов прошлого века микроспоридии рассматривались, как небольшое семейство *Microsporidia*, затем отряд *Microsporidia* с ограниченным числом видов и родов. В книге «Курс общей паразитологии» описание микроспоридий занимало около двух страниц (Догель, 1947).

До исследований, начатых в нашей стране в 1961 году во Всероссийском (тогда Всесоюзном) институте защиты растений (ВИЗР), ни видовой состав микроспоридий, паразитирующих в «диких» животных, часто представляемых опасными для человека видами (наземные и водные членистоногие, кровососущие насекомые, трематоды, цестоды), ни их взаимоотношения с животными-хозяевами специально не изучались. Исследования проводились, в основном, на двух видах этих внутриклеточных паразитов, заражающих полезных насекомых, на *Vairimorpha (Nosema) apis*, вызывающей гибель медоносных пчёл, и на *Nosema bombycis*, являющейся основной причиной гибели гусениц тутового шелкопряда при его разведении. Именно значительные материальные потери в пчеловодстве и шелководстве привлекали внимание специалистов к изучению этих видов микроспоридий. Основные исследования были направлены на разработку методов их быстрого выявления

в популяциях насекомых, на ограничение случаев и последствий заражения и на разработку различных способов борьбы с паразитами. Все учётные велось главным образом по наличию или отсутствию спор паразитов, внутриклеточные стадии почти не изучались.

Сейчас, уже зная о богатом биоразнообразии микроспоридий в биоценозах, о регистрациях заражения многих членистоногих не одним, а несколькими видами микроспоридий, кажется удивительным, что за всё время предыдущих исследований в России были описаны только два новых вида микроспоридий, один, паразитирующий у пресноводной гидры *Hydra sp.* в пруду Старого Петергофа Ленинградской области (Догель, 1947), и второй, *Pleistophora gadi*, найденный у трески в Баренцевом море (Полянский, 1955). В других исследованиях случаи заражения микроспоридиями обычно только упоминались.

Положение изменилось, когда на микроспоридий, многие виды которых паразитируют у вредных членистоногих, в развитых странах зарубежья стали смотреть как на перспективных агентов или как на продуцентов биологических препаратов для борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства или с насекомыми-переносчиками возбудителей опасных заболеваний человека или животных, имеющих серьёзное медицинское или ветеринарное значение.

Три этапа развития микроспоридиологии в СССР, а затем в России и сопредельных странах, полностью повторили этапы, характеризующие развитие этой отрасли биологии в мировой науке. Первый этап, завершившийся к концу шестидесятых годов прошлого века, был ограничен светомикроскопическим изучением паразитов, когда

для создания таксономической системы микроспориций использовались такие признаки как размеры и форма спор паразита, систематическое положение животного-хозяина, а также особенности спорогонии. В последнем признаке, главным образом, учитывалось характерное для рода число спор, образующихся из одного споронта.

С начала семидесятых годов, на втором этапе развития этой отрасли науки, основное внимание при описании микроспориций уделялось результатам электронно-микроскопического изучения, позволяющего судить об ультраструктурных особенностях всех стадий жизненного цикла микроспориций, включая споры, и об ответных реакциях зараженной клетки. Новые методические возможности вызвали значительный рост описаний новых форм паразитов, объём группы вырос в несколько раз. В качестве таксономических критериев «высокого ранга», используемых для выделения отрядов и семейств, во всех предложенных разными авторами системах класса, а затем типа микроспориций были использованы особенности строения ядерного аппарата (одиночное или диплокарион), аппарата экстрюзии (строение полярнопласта и полярной трубки) и жизненных циклов микроспориций (простые или сложные с двумя или тремя спорогониями), протекающих в одном или двух животных-хозяевах, одновременно или последовательно.

Третий этап, обусловленный использованием молекулярно-филогенетического анализа для изучения родственных связей микроспориций, завершился не только описанием множества новых форм и переописанием уже известных, но и почти полным отрицанием тех подходов к построению системы и тех таксономических критериев, которые ранее были использованы наукой в систематике,

как на первом, так и на втором этапах изучения микроспориций. В результате описания новых и ревизии ранее описанных таксонов микроспориций, а также построения их системы с учётом анализа филогений, мы имеем быстро разрастающееся филогенетическое древо с множеством ветвей-клад. К сожалению, в большинстве случаев эти результаты не сопровождаются выявлением и анализом сходных признаков у форм, образующих группу близкородственных видов и родов, или кладу. Несмотря на то, что эти сходные признаки чаще всего ещё не выявлены, можно с высокой вероятностью предположить их наличие, учитывая сходство консервативных участков генов у членов одной клады. Их выявление и анализ необходимы для понимания закономерностей эволюции этих древнейших паразитов. На настоящем этапе развития микроспорициологии абсурдной становится и ситуация, когда при построении отдельных клад возникает необходимость наряду с хорошо обоснованными родами и видами включать виды только на основании данных Генбанка, в лучшем случае с указанием вида или рода животного-хозяина, в котором эти микроспориции паразитируют.

Огромное биоразнообразие микроспориций, их несомненная роль в стабилизации функционирования биоценозов, в регуляции численности популяций многих животных, как вредных, так и полезных видов, особенности их взаимоотношений с животными-хозяевами, поразившие нас с первых лет изучения этих паразитов, сразу показали необходимость подготовки новых кадров и привлечения к исследованиям микроспориций специалистов в разных географических точках нашей страны.

Основные итоги изучения микроспориций

Подготовка микроспорициологов и оценка биоразнообразия микроспориций

После схематического описания этапов развития микроспорициологии в мировой науке, вспомнив о том, как это происходило в СССР и затем в России. В 1961 году Всесоюзный институт защиты растений (ВИЗР) первым приступил к изучению микроспориций, паразитирующих у насекомых – вредителей сельскохозяйственных культур. Исполнителю повезло не только с выбором темы, связанной с изучением микроспориций вообще, но и со временем и местом выполнения исследовательских работ. В первый же год аспирантской подготовки была получена возможность начать изучение сильнейшей эпизоотии микроспорициоза у капустной белянки. В первые два года наблюдений закономерности эпизоотии изучались на капустных полях и на диких крестоцветных в Ленинградской области, а в последующие годы по всему северо-западу европейской части России и в Прибалтике. Через 2 года были опубликованы первые работы по микроспорициозу капустной белянки, вызванному микроспорицией *Vairimorpha (Nosema) mesnili* (Исси, 1963а, б), а в 1964 году защищена первая кандидатская диссертация по микроспорициозам капустной белянки, вызванному *V. mesnili*, и непарного шелкопряда, вызванному *Endoreticulatus (Plistophora) schubergi*. После защиты кандидатской диссертации были продолжены работы по выявлению новых видов микроспориций, вызывающих эпизоотии у других вредных видов насекомых. Уже первые полевые сборы насекомых разных видов

(чешуекрылых, двукрылых, жуков) выявили их зараженность микроспорициями, особенно сильную, если численность популяций насекомых была высокой. Были описаны микроспориции мошек (Исси, 1968в), водяного клеща (Issi, Lira, 1968а); жуков (Исси, 1979а, Исси и др., 1993), бабочки ложнопестрянки (Исси, 1979б); малярийного комара (Исси, Панкова, 1983; Simakova et al., 2005) и других. Не менее интересные находки микроспориций происходили при анализе на зараженность лабораторных культур разных насекомых, в частности блох.

Общебиологическая научная значимость микроспориций как древнейших внутриклеточных паразитов среди эукариот, их широкое распространение в качестве паразитов очень многих представителей животного мира, а также их огромное практическое значение убедительно говорили о необходимости широкой подготовки новых кадров, способных работать с микроспорициями и владеющих методами их изучения, для разных научных центров нашей страны. Поэтому, начиная с середины семидесятых годов, лаборатория микробиометода ВИЗР становится центром подготовки новых микроспорициологов. Заинтересованность в подготовке таких кадров проявили также другие научные и учебные центры страны. Новые специалисты готовились через аспирантуру ВИЗР или других институтов при руководстве аспиранта сотрудниками лаборатории микробиометода ВИЗР. Кроме подготовки в аспирантуре многие проходили обучение путём стажировки в лаборатории микробиометода.

В этот начальный период работы с микроспоридиями в СССР исследования в основном касались выявления на нашей территории уже описанных в Европе или новых видов, паразитирующих у насекомых в естественных биоценозах или в агроценозах, определения их систематического положения и изучения их роли в ограничении численности популяции насекомого-хозяина путём учётов зараженности и смертности в период эпизоотий в полевых условиях и в лабораторных опытах.

В самом ВИЗРе сотрудники продолжали работу по оценке зараженности микроспоридиями насекомых, встречавшихся на культурных и диких растениях во время полевых обследований. Ситуация была такова, что при сборе нескольких десятков гусениц чешуекрылых или личинок пилильщиков, обгрызающих листья растений, или взрослых жуков, питающихся пыльцой цветов, при просмотре материала под микроскопом обязательно находили споры микроспоридий. Но главное внимание в этот период было обращено на микроспоридий, паразитирующий у вредных чешуекрылых насекомых –капустной, озимой, хлопковой, картофельной совок.

Исследования по микроспоридиозам чешуекрылых выполнялись аспирантами и других институтов. В конце шестидесятых в Таджикистане Г.Н. Нилова в полевых условиях нашла микроспоридий и сделала описание паразитов и вызываемых ими эпизоотий микроспоридиоза у озимой и хлопковой совок. Аспирант нашего Аграрного университета М.Т. Ткач изучил и сделал подробное описание эпизоотии микроспоридиоза, вызванного новым видом паразита *Nosema hydraeciae*, у картофельной совки (Исси, Ткач, 1975). Работавший в Симферополе П.А. Симчук обнаружил микроспоридию у гусениц яблонной плодожорки (Симчук, Исси, 1975), и впервые в 1980 году выявил микроспоридий в популяциях лугового мотылька (Исси и др., 1980). В продолжение работ с капустной белянкой и другими чешуекрылыми в Тартуском Институте биологии (Эстония), Л.Р. Тальп и К.Р.Хийссаар изучали влияние заражения микроспоридиями на выживание в зимний период ряда вредителей, в том числе, капустной белянки, зараженной *Nosema mesnili*. В.И. Долженко, аспирант ВИЗР, нашел микроспоридий у мух рода *Delia*, вредящих сельскохозяйственным культурам (Исси и др., 1983).

Однако самая большая заинтересованность в изучении микроспоридий возникла у научных сотрудников, работающих с кровососущими двукрылыми – комарами, мошками и слепнями. В Казахстане паразитов кровососущих двукрылых изучал Н.Г. Левченко, в Якутии Э.И. Воробец. На Украине были подготовлены три аспиранта. Т.М. Ефименко изучала паразитов сельскохозяйственных вредителей (Ефименко и др., 1990). П.Я. Килочичкий из Киевского университета проводил исследования микроспоридий комаров (Килочичкий, Исси, 1978), Е.Н. Пушкарь из Донецкого университета работала с микроспоридиями мошек, а Л.Ф. Ходжаева в Узбекистане – с микроспоридиями и комаров, и мошек (Ходжаева, Исси, 1989; Исси и др., 1991).

В Западной Сибири в Томском университете сложился дружный творческий коллектив, всесторонне изучавший микроспоридий кровососущих комаров. Исследования были начаты Т.Ф. Панковой, а после защиты ею кандидатской диссертации продолжены её ученицей А.В. Симаковой (Исси, Панкова, 1983; Панкова и др., 2000; Симакова, Панкова, 2005, 2008; Simakova et al., 2009ab).

Эта исследовательская группа выполнила огромный объём работ, описав микроспоридий, паразитирующих у всех массовых видов кровососущих комаров, и показав своеобразие фауны Западной Сибири, где большинство насекомых-хозяев и их паразитов отнесены к эндемикам. Этой группой исследователей убедительно доказано наличие коэволюции основных групп паразитов-микроспоридий и их хозяев–кровососущих комаров на родовом уровне (Andreadis et al., 2012), филогенетическое древо микроспоридий, паразитирующих у комаров, соответствует древу их хозяев. К моменту защиты докторской диссертации в 2013 году А.В. Симаковой (с соавторами) было описано 34 вида микроспоридий, относящихся к 8 родам, из них 33 вида и 5 родов были новыми для науки.

В восьмидесятые годы в Карелии Х.И. Быкова, научный сотрудник Института биологии АН СССР (Петрозаводск), начала изучать видовой состав микроспоридий, паразитирующих у слепней. В результате сделано описание новых видов и родов паразитов, защищена кандидатская диссертация и написана книга «Определитель микроспоридий слепней». Таксоны были описаны с использованием световой и электронной микроскопии, выявлены очень интересные особенности ультраструктуры стадий жизненного цикла. Полученные данные указывали на паразитирование у слепней неблизкородственных микроспоридий (Исси и др., 1989). Очевидно, что описание этих таксонов необходимо дополнить данными их молекулярно-филогенетического анализа.

В Белоруссии Т.Д. Лиховозом было начато изучение внутриклеточных паразитов мошек. Эти насекомые в условиях Полесья часто наносят значительный вред крупному рогатому скоту (вплоть до гибели животных от укусов мошек в периоды массовых размножений насекомых). Были выявлены виды микроспоридий, вызывающих гибель насекомых-хозяев. Но в 90-е годы работы были прекращены. На Кавказе в Азербайджане по микроспоридиям комаров выполнил работу (Алиханов, 1973) и защитил кандидатскую диссертацию аспирант Института биологии АН АзССР Ш. Алиханов. В Дагестане в ходе изучения паразитов рыб, были обнаружены новые виды микроспоридий (Газимагомедов, Исси, 1970).

Микроспоридий блох исследовали сотрудники Ставропольского института М.П. Козлов и И.В. Чумакова. А.И. Ведмедь описала у блох микроспоридию, отнесённую к новому роду *Pulicispora* (Ведмедь и др., 1991). Дальнейшее изучение микроспоридий, вызывающих гибель блох в инсектариях, показало, что они все относились к этому новому роду.

В проводимых исследованиях не остались без внимания и паразитические гельминты, трематоды и цестоды, для которых также известны случаи заражения микроспоридиями. В результате обобщения материалов по микроспоридиям трематод Н.Г. Шигиной, сотрудницей Всесоюзного института гельминтологии им. К.И. Скрябина, были даны описания 27 видов, дополненные перечнем недостаточно изученных микроспоридий, также оценена возможность использования этих внутриклеточных паразитов в борьбе с червями-хозяевами (Шигина, 1986). Л.Т. Поддубная нашла и описала типовой вид микроспоридий нового рода *Paratuzetia* из плероцеркоида цестоды *Khawia armeniaca* (Poddubnaya et al., 2006).

С середины восьмидесятых годов много внимания стало уделяться изучению паразитов прямокрылых насекомых. В природных условиях Узбекистана были выявлены случаи заражения микроспоридиями особой марокканской саранчи и других прямокрылых (Исси, Крылова, 1987). Описанная С.В. Крыловой и А. Нуржановым микроспоридия *Nosema maroccanus* из марокканской саранчи, впоследствии по данным молекулярно-филогенетического анализа была отнесена к роду *Tubulinosema* (Issi et al., 2008). Уже в XXI веке у саранчовых и кузнечиков было обнаружено несколько видов микроспоридий рода *Liebermannia*, один из них – на Юго-Западе России (Ignatieva et al., 2019).

В лаборатории микробиометода ВИЗР была создана и использовалась в многочисленных и многолетних опытах модель на основе лабораторной культуры двупятнистого сверчка *Gryllus bimaculatus*, заражаемого микроспоридией *Paranosema (Nosema) grylli*, для изучения особенностей паразито-хозяйинных отношений микроспоридий и прямокрылых насекомых на клеточном и организменном уровнях. На основе изучения ультраструктурных и молекулярных данных было уточнено систематическое положение микроспоридии, паразитирующей в сверчке, как типового вида нового рода *Paranosema* (Sokolova et al., 2003). Также обнаружено заражение лабораторной культуры двупятнистого сверчка микроспоридиями другой филогенетической линии, и с помощью генотипирования молекулярных клонов белок-кодирующих генов доказана общность происхождения изолятов паразита из Великобритании и России (Tokarev et al., 2018a). С.В. Крылова изучала специфичность микроспоридии, выделенной из прямокрылых, путём заражения этим видом других насекомых (Исси, Крылова, 1987). В Ташкенте А. Нуржанов продолжил работу с микроспоридиями и поиски заражения в азиатской саранче и других прямокрылых (Исси и др., 1983).

В начале 70-х годов В.Н. Воронин, аспирант Всесоюзного НИИ озёрного и речного рыбного хозяйства, начал изучение микроспоридий пресноводных рыб и водных членистоногих: насекомых, личинки которых входят в кормовую базу рыб, и ракообразных. После защиты кандидатской диссертации исследования микроспоридий были продолжены (Исси, Воронин, 1984; Воронин, 1986). Значительным событием стали публикации в 1984–1985 годах первых в отечественной литературе работ по микроспоридиям, выполненных на ультраструктурном уровне (Воронин, Мельникова, 1984; Исси и др., 1985).

В общей сложности В.Н. Ворониным в ходе многолетних исследований впервые для Северо-Западного региона России установлено широкое распространение микроспоридий среди различных групп пресноводных беспозвоночных и рыб, описано около 50 новых видов. При этом видовой состав микроспоридий из пресноводных ракообразных увеличился на 27 новых видов и составил для России 54 вида. Список микроспоридий у личинок хирономид возрос на 15 новых видов, а общее их число для России составило 24 вида. Для рыб описано 4 новых вида. В партенитах и церкариях трематод найдено три вида микроспоридий, из них один новый. К видам, ранее описанным другими авторами, отнесены единичные находки микроспоридий из пиявок, водяного скорпиона, личинок стрекозы, коретры, подёнок и ручейников. В водоёмах, в основном Ленинградской области, им была отмечена высокая зараженность микроспоридиями личинок хирономусов, ведущих придонный

образ жизни. В итоге этих исследований В.Н. Воронин нашёл, что крупные личинки *Chironomus plumosus*, вероятно в результате особенностей условий обитания, были заражены 12-ю видами микроспоридий, относящихся к 10 родам. Исследования были продолжены и завершены защитой докторской диссертации.

В 1986 году Общество протозоологии (Издательство «Наука») опубликовало сборник «Микроспоридии» с тремя монографическими статьями: И.В. Исси «Микроспоридии как тип паразитических простейших», В.Н. Воронина «Микроспоридии ракообразных» и Н.Г. Шигиной «Видовой состав, биология и возможности применения микроспоридий трематод». Следует отметить, что в первой работе впервые использованы ранее полученные оригинальные данные по ультраструктурной организации микроспоридий, позволившие пересмотреть систематический статус многих таксонов разного ранга и обосновать новые подходы к организации системы этих паразитов. Монографическая статья И.В. Исси переведена Обществом патологии беспозвоночных США в 1994 году на английский язык. Затем было опубликовано ещё несколько обзорных работ (Соколова, Исси, 2001; Исси, 2002; Исси, Токарев, 2002; Исси и др., 2005; Исси, Воронин, 2007).

В 2018 году было решено опубликовать список статей с описаниями новых видов микроспоридий, сделанными в СССР, затем в России и сопредельных странах в 1969–2000 годах, то есть до начала этапа молекулярно-филогенетических исследований микроспоридий. Эти данные обобщены в обзоре на основе более 100 публикаций, многие из которых были в малотиражных сборниках институтов и вузов и могли остаться незамеченными другими специалистами (Sokolova et al., 2018). В обзоре дано краткое описание 118 видов микроспоридий, относящихся к 47 родам, из них 20 новым, паразитирующим у ста разных животных-хозяев.

За истёкшие 20 лет XXI-го века описано с использованием самых современных методов, в том числе молекулярного, не менее 20 видов микроспоридий. В ВИЗРе первая работа по молекулярно-филогенетическому анализу родственных связей микроспоридии рода *Anncaliia* из рапсового цветоеда – жука *Meligethes aeneus*, собранного в Ленинградской области, выполнена совместно с немецкими учёными (Franzen et al., 2006). Молекулярно-филогенетические данные неожиданно показали её близкое родство с видом рода *Brachyola*, паразитирующим у человека, что привело к переводу этого рода в род *Anncaliia*. Последующие описания новых видов и родов паразитов с использованием молекулярных методов выполнялись уже сотрудниками ВИЗР и других российских институтов.

Использование молекулярно-филогенетического анализа сделало возможным выяснение родственных отношений видов, относящихся к разным родам, в нескольких группировках микроспоридий. Подтверждена валидность ранее описанных видов микроспоридий пресноводных ракообразных (Issi et al., 2012; Tokarev et al., 2012) и рыб (Токарев и др., 2015), прямокрылых (Issi et al., 2008), жесткокрылых (Franzen et al., 2006) и чешуекрылых насекомых (Tokarev et al., 2015), составлены полные описания новых видов (Issi et al., 2010; Malyshev et al., 2013; Simakova et al., 2018; Tokarev et al., 2018b), в том числе типовых видов новых родов (Tokarev et al., 2010ab; Lipa et al., 2020), проведена дифференциальная диагностика микроспоридий, обнаруженных в лабораторных и производственных культурах

насекомых (Tokarev et al, 2018a), в том числе двух микроспоридий медоносной пчелы в условиях Западной Сибири (Tokarev et al., 2018c). Очень интересна и своевременна работа по ревизии всего состава видов, отнесённых к двум родам – *Nosema* и *Vairimorpha*, для уточнения диагнозов этих родов с учётом всех последних молекулярно-филогенетических данных (Tokarev et al., 2020).

Впервые в России микроспоридии были обнаружены у больных людей с расстройством кишечника. С помощью специфического окрашивания мазков стула и ПЦР-диагностики врачом О.И. Соколовой (Sokolova et al., 2011, 2012) совместно с микроспоридиологами выявлено заражение микроспоридиями ВИЧ-инфицированных пациентов Клинической инфекционной больницы имени П.С. Боткина. Пробы стула у 19% обследованных пациентов содержали споры и ДНК четырёх видов микроспоридий: *Encephalitozoon intestinalis* (13%); *E. cuniculi* (2%); *E. hellem* (1%); *Enterocytozoon bieneusi* (1%); и два неописанных ранее генотипа. Эти данные, а также результаты клинических анализов свидетельствуют о важной роли микроспоридиоза в синдроме иммунодефицитов и говорят о необходимости использования конкретной диагностики и последующего лечения микроспоридиозов, которые в России ранее не проводились.

Таким образом, проведённые нами исследования показали, что микроспоридии как паразиты типичны для всех изученных групп билатеральных животных, вызывая у зараженных особей серьёзные заболевания. Их отсутствие в списках паразитов какой-либо группы животных свидетельствует скорее о том, что эта группа слабо исследована паразитологами, а не о том, что она не заражается микроспоридиями.

Следует также отметить, что описание В.А. Догелем микроспоридий у гидры, «сидячего» животного с лучевой симметрией, уникально, так как эти паразиты заражают преимущественно животных с билатеральной симметрией, подвижных и имеющих более «энергичный» обмен веществ, чем у лучевых. Микроспоридии, клетка которых лишена органелл передвижения, предпочитают заражать подвижных животных-хозяев.

Полученные нами за эти годы данные говорят о том, что мы находимся в самом начале исследования микроспоридий. Очевидно, что с каждым годом число их новых форм будет увеличиваться. Описание более 1400 видов микроспоридий (данные мировой литературы) большинством исследователей обоснованно считается малой долей от реального видового богатства, существующего в природе. Следует подчеркнуть, что некоторые интересные особенности строения и функционирования клетки микроспоридий обусловлены древностью этих паразитов, а также особенностью их эволюции внутри клетки хозяина. Все это требует дальнейшего изучения.

К концу 80-х годов в результате подготовки специалистов через аспирантуру, стажировку и путём совместных работ по изучению и описанию новых видов микроспоридий коллектив микроспоридиологов, работавших в СССР, превысил 20 человек (в России 8 + аспиранты, в республиках – 13). В общей сложности по разным проблемам микроспоридиологии за весь период изучения микроспоридий в СССР и в России научными сотрудниками защищено восемь докторских и более 20 кандидатских диссертаций. К сожалению, в 90-е годы ряд талантливых сотрудников,

выполнив исследования по микроспоридиям, после успешной защиты кандидатской диссертации ушли решать иные проблемы биологии (В.И. Долженко, Н.М. Онацкий, К.В. Селезнёв и др.).

Другие, став микроспоридиологами и продолжая исследовательские работы, овладевали самыми современными методами исследований этих мельчайших эукариот (электронная микроскопия, иммунная ЭМ, биохимия, молекулярная генетика и филогения). Они продолжают изучение микроспоридий как в ВИЗР, так и в других учреждениях – Институте цитологии РАН, Санкт-Петербургской Государственной Ветеринарной Медицинской Академии, в Томском Государственном Университете (В.Н. Воронин, Ю.С. Токарев, А.В. Симакова, В.В. Долгих, Ю.Я. Соколова, Е.В. Насонова, И.В. Сендерский и другие.). На всём протяжении исследования микроспоридий наша группа ощущала поддержку института и поддерживала научные контакты с другими научными учреждениями.

Большую помощь в изучении микроспоридий оказали гранты РФФИ, обеспечившие возможность использования высокотратных современных методов, необходимых как при изучении филогении этих паразитов, так и при изучении особенностей их обменных процессов и взаимоотношений с клеткой животного-хозяина.

Далее попробую кратко перечислить, какие наиболее интересные моменты изучения микроспоридий, уже полученные нашими исследователями, не следует оставлять без внимания, какие исследования, давшие интересные результаты, впервые проведены у нас, и на что желательно обратить внимание в дальнейшем.

Современное состояние систематики микроспоридий

В этом разделе остановлюсь только на том, как менялся статус микроспоридий в системе живого и какие таксономические критерии использовались в разное время для построения системы внутри типа микроспоридий. На всём протяжении изучения микроспоридий в нашей стране первыми вопросами в отношении вновь найденного паразита были определение его вида и его положения в системе этих организмов. Не менее существенные вопросы о родственных связях микроспоридий с другими эукариотами и об их положении в системе живого, мы рассмотрим в конце статьи.

На каждом этапе исследования микроспоридий, определяемом уровнем используемых методик, влияющих на выбор таксономических критериев, создавалась система микроспоридий. В России одной из первых работ в этом направлении было «извлечение» микроспоридий из отряда Книдоспоридий и признание отсутствия их близких родственных связей с *Mucosporidia* (Issi, Shulman, 1968). Далее систематическому положению микроспоридий в мире живого и построению системы внутри класса, а затем типа, постоянно уделялось большое внимание (Исси, 1986; Issi, 1994; Исси, Воронин, 1979, 1984, 2007; Воронин, 2001; Соколова, Исси, 2001).

Однако молекулярно-филогенетический анализ, показавший несостоятельность всех систем микроспоридий, созданных на первых двух этапах развития микроспоридиологии, привёл к необходимости проведения тщательнейшего анализа особенностей строения и развития микроспоридий для получения, помимо молекулярных данных, новых таксономических критериев для группировок

разного уровня. Одним из первых удачных примеров можно назвать обоснование надкласса Tubulinosematoidea, где сходство маркерных последовательностей ряда генов коррелирует с особенностями тонкой структуры оболочки клетки паразитов, которые чётко выделяют эту группу среди остальных групп микроспоридий (Simakova et al., 2018).

На фоне полного отрицания старых систем микроспоридий интересным исключением оказалось совпадение системы, построенной на таких «старых» таксономических особенностях как ультратонкое строение стадий и спор микроспоридий, паразитирующих у кровососущих комаров, с современной системой, построенной с учётом молекулярной филогении этих паразитов. При этом древо жизни родов этих микроспоридий совпало с древом жизни родов кровососущих комаров, что убедительно свидетельствует о коэволюции паразитов с эволюцией насекомых-хозяев (Andreadis et al., 2012).

О том, что наиболее существенно значимыми в формировании жизненных циклов микроспоридий следует считать отношения паразита с конкретным хозяином, (средой обитания 2-го порядка), свидетельствует то, что по данным молекулярной филогении жизненные циклы двух близкородственных видов, развивающихся в разных хозяевах, могут значительно различаться. Эти данные позволили оценить адаптивный характер перестроек жизненных циклов микроспоридий при попадании в нового хозяина или в новые условия. Поэтому жизненные циклы и их особенности, бывшие ранее в старых системах таксономическими критериями высокого ранга (на уровне класса или отряда), теперь рассматриваются только как родовые или даже как видовые признаки.

Проанализированы основные итоги молекулярно-филогенетических подходов к построению новой универсальной системы микроспоридий и названы главные трудности, возникшие как следствие кардинальных изменений в оценке старых таксономических критериев, так и при поисках новых критериев. Всё это свидетельствует о том, что исследования для получения данных, необходимых для построения универсальной системы микроспоридий, раскрывающей в качестве таксономических признаков общие черты и особенности видов, образующих каждую единую кладу, ещё только начаты и, вероятно, станут одной из основных задач микроспоридиологии, решаемых в настоящем и будущем времени по мере увеличения числа описываемых новых форм.

Эпизоотология микроспоридиозов

Изучение эпизоотий микроспоридиоза в природных популяциях вредных видов насекомых представляет большой интерес, так как в результате мы получаем данные, позволяющие судить о роли изучаемого паразита в динамике численности животного-хозяина, о перспективности дальнейших исследований этого вида микроспоридий в целях оценки возможностей его применения в борьбе с насекомым-хозяином или целесообразности использования выявленных закономерностей эпизоотии для прогноза численности вредителя и рекомендаций по сокращению объёмов обработок.

Длительное изучение эпизоотии микроспоридиоза в популяциях капустной белянки на Северо-Западе Европейской части России впервые дало нам конкретные представления о характере многолетних взаимоотношений членов

этой паразитарной системы. Уникальность этих исследований состоит в том, что наблюдения, проводившиеся на большой территории нашей страны в течение почти тридцати лет и регулярно фиксирующие такие показатели как численность насекомого-хозяина, заражённость его популяций микроспоридиями и другими паразитами, заражённость других насекомых этим же паразитом, метеоданные (температура воздуха, количество солнечных часов) раскрыли основные закономерности возникновения и затухания эпизоотических процессов микроспоридиоза. Резкий рост численности капустной белянки, вызванный переходом вредителя на культурные высокопродуктивные сорта растений, занимавшие в тот период огромные площади всего Северо-Запада (Карелия до Медвежьегорска, Ленинградская и Псковская области, Эстония, включая острова в Балтийском море), отмечался на каждый четвёртый или, реже, пятый год, когда количество солнечных часов было наиболее высоким. В этих условиях вредитель получал преимущество не только для массового размножения здоровых, но и для выживания ослабленных особей, так как в условиях агроценоза вредитель уходил из-под контроля многих ограничивающих его численность факторов биоценоза. В условиях высокой плотности популяции вредителя увеличивалось число пассажей паразита через контактирующих друг с другом особей хозяина и сокращалось время его развития до этапа спорообразования, когда патогенные свойства паразита начинают проявляться наиболее сильно. Увеличение числа пассажей паразита также стимулировалось всеми способами передачи паразитов от особи к особи, действенными при высокой численности хозяина: пероральной, трансвариальной, транспермальной, через паразитов и через гиперпаразитов. Изменение свойств и паразита, и хозяина на разных уровнях численности их популяций подтвердило наличие регуляторных факторов в паразитарной системе микроспоридии – насекомое-хозяин. Это особенно чётко проявилось на фоне высокой численности популяций насекомого-хозяина. Следует отметить, что районы с более высокой влажностью воздуха – остров Саарема в Балтийском море и его побережье, а также берег Онежского озера – характеризовались смешанными эпизоотиями микроспоридиоза и энтомофтороза, вызванными двумя облигатными паразитами (Исси, Червинская, 1969; Исси, 1980а).

При регистрации динамики гибели насекомых по возрастам было отмечено 2 пика по микроспоридиозу: в первых двух-трёх гусеничных возрастах при транссексуальной передаче паразитов и в последнем перед окукливанием, пятом возрасте гусениц, заразившихся в первых возрастах. Гусеницы, зараженные только апантелесом, не погибали до окукливания. Их истинная максимальная заражённость в 30%, определённая в третьем возрасте, в пятом возрасте достигала 80–95% за счет гибели гусениц от других паразитов.

В период эпизоотий была выявлена роль некоторых паразитических насекомых и нематод в передаче микроспоридий новому хозяину как этого, так и следующего поколения (Исси, Масленикова, 1966; Веремчук, Исси, 1970). Кроме капустной белянки микроспоридия заражала репную и горчичную белянку, а также их паразитов и гиперпаразитов разной природы.

В продолжение работ с капустной белянкой и другими чешуекрыльями в Тартуском биологическом институте,

Эстония, Л. Метспалу и К. Хийесаар (1984) изучали влияние заражения микроспоридиями на выживание в зимний период ряда вредителей сельскохозяйственных растений. Их исследования, в частности, показали, что зараженные микроспоридиями клетки насекомых, заполненные спорами паразита, становятся центрами кристаллизации воды при сильных морозах, что вызывает гибель в первую очередь зараженных особей.

За период наблюдений за популяциями белянки произошло 6 эпизоотий. В восьмидесятые годы дважды панзоотия микроспоридиоза с массовой гибелью зараженных особей капустной белянки охватила огромную территорию в России и Прибалтике и практически привела к периоду длительной, почти тридцатилетней, низкой численности капустной белянки в агроценозах Северо-Запада России, которая продолжается и в настоящее время (Исси, 1968а, 1986).

Сходные закономерности отмечены в колебаниях численности непарного шелкопряда и зараженности его популяций микроспоридиозом, вызванным микроспоридией *V. lymantriae*. Изучение эпизоотий в популяциях лугового мотылька дополнило этот раздел микроспоридиологии новыми данными (Фролов и др., 2008).

В отличие от наземных хозяев микроспоридий, с известной периодичностью дающих вспышки массового размножения, вслед за которыми при наличии в этих популяциях микроспоридий следует образование очагов микроспоридиоза, способных разрастись до массовой эпизоотии, в популяциях кровососущих комаров всё происходит иначе. Паразитарные системы микроспоридий, заражающих главным образом личинок кровососущих комаров семейства Culicidae, значительно древнее наземных паразитарных систем. В процессе эволюции и паразит, и хозяин в результате совместного существования приобрели множество адаптаций, в результате которых микроспоридии сохраняются в популяциях и основного, и дополнительного хозяев, а зараженность популяций комара редко превышает 10% (Симакова, Панкова, 2005, 2008). Многочисленные сообщения об очень высокой зараженности популяций комаров микроспоридиями часто были следствием проведения учётов в период окончания окукливания личинок, когда все здоровые особи уже окуклились, а зараженные, потерявшие способность к окукливанию, остались в водоёме.

Интересные результаты дало лабораторное изучение воздействия на организм насекомого совместного заражения облигатными паразитами разной природы – микроспоридиями и энтомофторовыми грибами, часто встречающегося во время массовых размножений белянки в природных условиях. Нами получено, что оба паразита прекрасно развиваются в одном насекомом вместе, но симптомы смешанного заболевания кардинально отличаются от симптомов «чистых» микроспоридиоза или энтомофтороза, трупы погибших насекомых разбухают и размокают, становясь похожими на погадки крупных птиц, и поэтому исследователями и агрономами «просто не замечаются».

Заражение нематодами-неоаплектанами гусениц капустной совки, успешно зараженных перед этим одним из двух использованных в эксперименте видов микроспоридий, завершилось тем, что при совместном развитии с микроспоридиями в одном насекомом неоаплектаны заразились каждым видом микроспоридий и передали

микроспоридии следующему заражаемому нематодами насекомому (Веремчук, Исси, 1970). Результаты этих исследований показали перспективность применения патогенов разной природы, а также возможность использования полученных данных при планировании обработок биопрепаратами или химикатами популяций насекомых, естественно зараженных микроспоридиями.

Проблемы практического использования микроспоридий

По итогам предыдущих исследований были обсуждены основные проблемы массового разведения микроспоридий в целях получения спор в больших количествах (Исси, 1980б) и результаты экспериментального внесения спор микроспоридий в агроценоз для сокращения численности совков.

Учитывая облигатный паразитизм микроспоридий и особенности их весьма интимных взаимоотношений с паразитированной ими клеткой, не вызывало сомнений, что наиболее реальный путь получения массы спор паразита – это размножение микроспоридий на лабораторной популяции насекомого-хозяина или другого насекомого, легко заражаемого этим же видом паразита (Исси, 1980б). Почти все виды микроспоридий родов *Nosema* и *Vairimorpha*, с которыми работали в лабораторных условиях, успешно заражали своих насекомых-хозяев, при этом в одной гусенице капустной белянки последнего возраста образовывалось не менее 4-х миллионов спор, а в одной гусенице капустной совки не менее 6 миллионов. В качестве насекомого-накопителя спор микроспоридий совков было предложено использовать гусениц тутового шелкопряда, что было обосновано двумя причинами: гусеницы шелкопряда обладали значительно большей массой, что позволяло получить больше спор, и методика их разведения в совершенстве была отработана шелководами. При образовании паразитами огромных количеств спор только немногие из них участвуют в дальнейшей реализации существования популяции паразита, так как успешное заражение и развитие микроспоридиоза обеспечивало попадание в организм гусениц младших возрастов всего 20–50 спор.

В лабораторных экспериментах отмечено сильное повышение восприимчивости к бактериальным препаратам зараженных микроспоридиями гусениц капустной белянки и гусениц совков (Исси, 1965а). Интересные результаты получены в полевых опытах при обработке бактериальными биопрепаратами поколения совков, следующего за поколением, экспериментально зараженным микроспоридиями. На Украине Т.М. Ефименко в полевых опытах с применением бактериального препарата выявила более высокую восприимчивость и более быструю гибель зараженных микроспоридиями гусениц совков в сравнении с незараженными особями.

Вопросы применения микроспоридий против вредителей сельского хозяйства обобщены в серии работ, продемонстрировано положительное значение внесения микроспоридий в агроценозы для борьбы с вредителями (Исси, 1980б; Токарев и др., 2007; Павлюшин и др., 2013). Не остались без внимания и вопросы безопасности для человека применения микроспоридий и гостальной специфичности некоторых паразитов (Токарев и др., 2016).

Многолетние данные, полученные при изучении эпизоотий микроспоридиоза в популяциях капустной белянки,

позволили получить конкретные показатели зараженности, прогнозирующие предстоящую скорую гибель основной массы насекомых. Эти данные были включены в методические указания с рекомендацией отмены истребительных мероприятий. Использование агрономами предложенных ВИЗР-ом рекомендаций позволило хозяйствам на каждой отмене обработок сэкономить несколько миллионов рублей. Можно сказать, что это направление по практическому использованию прогностического направления убедительно показало его целесообразность.

Взаимоотношения микроспоридий с организмом и клеткой хозяина

Вполне закономерно, что на всём протяжении изучения роли микроспоридий основное внимание уделялось взаимоотношениям паразита и животного-хозяина, приводящим к возникновению заболевания и гибели зараженного животного. Многие патологические отклонения в клетке и организме животного-хозяина были изучены уже на первом этапе исследовательских работ. Значительно расширились наши представления о патологии микроспоридиоза со времени применения электронной микроскопии, выявлявшей ультратонкие нарушения у хозяина на клеточном уровне. Интересные результаты получены при изучении обменных процессов и физиологии зараженных насекомых в экспериментах на нашей лабораторной модели «микроспоридия – прямокрылое насекомое».

У кровососущих комаров микроспоридиоз вызывал изменения в соотношении полов за счёт преимущественной гибели самцов (Алиханов, 1973), у гусениц озимой совки, зараженных микроспоридиями, отмечено усиление дыхательной активности митохондрий вследствие использования их не только клеткой хозяина, но и микроспоридиями. У многих чешуекрылых насекомых происходят нарушения роста и процессов метаморфоза и диапаузы (Исси, 1965б). При изучении особенностей ответных реакций хозяина на заражение разными дозами спор микроспоридий также были получены интересные результаты. Так, при заражении гусениц непарного шелкопряда малым числом спор микроспоридии наблюдалась сильная компенсаторная реакция организма насекомого, в результате которой вес гусениц и плодовитость бабочек были выше, чем в контрольных вариантах (Исси, 1968б). Вероятно, это было проявлением стратегии облигатного паразитизма, отработанной в длительной совместной эволюции микроспоридий и их хозяев. Но при получении насекомым более высоких доз спор, оно теряло способность к метаморфозу.

Большой объём данных по влиянию паразитов на ферментативную активность зараженных насекомых получен на лабораторной модели со сверчком и микроспоридией *Paranosema (Nosema) grylli*. При анализе жирового тела сверчков установлено влияние микроспоридии и кокцидии на активность и состав изоферментов лактатдегидрогеназы (Долгих и др., 1995) и на активность четырёх ферментов энергетического и углеводного обменов (Долгих, 1998). Также выявлено влияние этих паразитов на развитие яичников и активность трёх дегидрогеназ в жировом теле самок (Долгих и др., 1996). С использованием методов электронной микроскопии и иммунологического метода получены очень интересные данные по особенностям энергетического обмена внутриклеточных стадий микроспоридий, выявлена способность паразитов использовать

энергетические системы клетки хозяина и поглощать её АТФ при помощи специфических переносчиков. Интересен и тот факт, что используя при внутриклеточном развитии энергетические возможности клетки хозяина, в конце жизненного цикла микроспоридии формируют споры, не имеющие запасных питательных веществ, но зато с собственным энергетическим аппаратом – митосомами, что принципиально отличает споры микроспоридий от спор всех других организмов (Dolgikh et al., 1997; Долгих и др., 2002, 2011) и ещё раз подтверждает наше мнение о том, что главное предназначение споры микроспоридий – не переживание в условиях внешней среды, а максимально быстрое заражение нового хозяина (Исси и др., 2011).

Учитывая строгую внутриклеточную локализацию всех пролиферативных стадий развития микроспоридий, при которой клетка животного-хозяина служит не только источником питательных веществ, но и единственной средой обитания паразита (микробиотопом), большое внимание было обращено на влияние паразита на клетку и влияние клетки на паразита.

Оценка влияния микроспоридий на естественный процесс развития зараженной ими клетки показала, что микроспоридии способны «отодвигать» время естественной гибели (апоптоз) зараженной ими клетки. Один из американских микроспоридиологов написал, что микроспоридии делают зараженную клетку хозяина бессмертной. Подавление апоптоза клеток хозяина при микроспоридиозе было описано и нами в случае заражения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* микроспоридией *Endoreticulatus (Pleistophora) schubergi*, развивающейся в клетках кишечника гусениц. В процессе метаморфоза куколки, полученные из больных гусениц, на брюшке сохраняли участки гусеничной мохнатой «шкурки», а у бабочек значительная часть брюшка оставалась заключенной в толстые и крепкие хитиновые покровы куколок (Исси, 1968б). Однако особенности этого процесса раскрыты не были.

Очень интересные результаты при изучении процесса подавления апоптоза зараженных микроспоридиями клеток получены Ю.Я. Соколовой (Sokolova et al., 2018). На специально разработанных экспериментальных моделях, «микроспоридии человека *Encephalitozoon cuniculi* и *Vittaforma corneae* – культуры макрофагов человека» с помощью цитохимических методов – измерения активности каспазы 3 и анализа экспрессии генов, регулирующих клеточный цикл и апоптоз, впервые продемонстрировано существенное снижение способности зараженных макрофагов к апоптозу по сравнению с незараженными, ап-регуляция анти-апоптозных генов (BCL2, TP53 и др.) и даун-регуляция про-апоптозных генов (FADD, CASP3, CD40LG, LTA и генов семейства TNF). Эти результаты позволили подтвердить гипотезу об ингибировании апоптозного каскада клетки животного-хозяина при микроспоридиозе, а также высказать предположение о подавлении апоптоза как об одном из универсальных механизмов патогенеза микроспоридий. Эти исследования можно рассматривать как начало изучения ещё одного патогенного свойства микроспоридий, так как характер воздействия на зараженную клетку у этих двух микроспоридий несколько различался, а апоптоз клеток у непарного шелкопряда происходил в тканях, соседствующих с зараженными, но не зараженных микроспоридиями.

Очень интересный цикл исследований по организации аппарата экстррузии спор микроспоридий и по морфофункциональным особенностям секреторного компартмента этих паразитов проведён группой сотрудников нескольких институтов, включая и наши ВИЗР и ЦИН. На начальных этапах электронного микроскопирования стадий и спор микроспоридий аппарат Гольджи у них не был найден, так как характерная для него стопка цистерн в клетках паразитов отсутствовала. Дальнейшее исследование секреторного компартмента микроспоридий показало, что на всех стадиях развития этот компартмент организован в виде непрерывных тубулярных сетей, формирующихся *denovo* на последовательных стадиях жизненного цикла: MIN-компаратмент спороплазм, везикулярный кластер меронтов, тубулярный кластер споронтов, тубулярная сеть споробластов и даже полярная трубка зрелых спор представляют собой системы связанных между собой мембранных трубковидных структур. Транспорт секреторируемых белков на всех стадиях развития микроспоридий происходит путём созревания цистерн и слияния гомотипичных компартментов без участия везикулярного транспорта (Sokolova et al., 2001; Beznoussenko et al., 2007).

Трансформацию транс-компаратмента Гольджи в комплекс органелл аппарата экстррузии можно считать основным ароморфозом, характеризующим возникновение типа *Microsporidia*, и обеспечившим успешное распространение микроспоридий в качестве внутриклеточных паразитов животных и других организмов, способных к фагоцитозу. Специализация этого комплекса органелл к особенностям паразитирования в конкретных хозяевах в значительной степени определила морфологическую диверсификацию паразитов внутри типа.

К другой уникальной особенности организации секреторного транспорта микроспоридий следует отнести отсутствие на всех стадиях их жизненного цикла везикул, размером 50–60 нм, которые в соответствии с основными теориями секреторного транспорта обеспечивают антероградный и ретроградный транспорты карго и резидентных белков аппарата Гольджи. Микроспоридии, таким образом, представляют собой уникальную модель минимальной секреторной системы эукариотической клетки, функционирующей без эндосомальной части секреторного пути, без везикулярного транспорта, без механизма O-гликозилирования, которая перспективна для изучения общих вопросов физиологии и функциональной геномики внутриклеточного транспорта эукариот (Долгих и др., 2010а; Dolgikh et al., 2005).

С помощью ультраструктурного анализа и цитохимических методов также продемонстрирована структурная гомология органелл, представляющих собой модификации аппарата Гольджи: инвазионной трубки *Paramicrosporidium*, манубриума мечниковеллид и совершенного аппарата экстррузии зародыша у высших микроспоридий.

На основании результатов многочисленных наблюдений в лабораторных опытах и в природе рассмотрены и оценены функциональные особенности спор микроспоридий и показано, что помимо функции сохранения паразита вне клетки хозяина (что свойственно спорам многих организмов) главной функцией споры микроспоридий остаётся скорейшее заражение нового хозяина (Исси и др., 2011). Многие вопросы по патогенности микроспоридий рассмотрены в обзорных статьях (Исси, Воронин 1984, 2007;

Исси и др., 2005; Исси, Токарев, 2002; Beznoussenko et al., 2011; Кольчевская, Исси, 1991; Соколова, Исси, 2001).

Свидетельства древности происхождения микроспоридий

В очень интересной статье Ю.Я. Соколовой (2009), представляющей собой обзор работ по происхождению микроспоридий и по их родственным связям с другими организмами, подробно рассмотрены современные воззрения на их происхождение и систематическое положение, в которых доминируют представления о микроспоридиях как об организмах, либо произошедших от грибов, либо как о сестринской по отношению к грибам и родственной им группе. Публикации работ о родстве микроспоридий с грибами и, что удивляло более, о происхождении их от грибов, многоклеточной, многочисленной и уже достаточно «зрелой» в эволюционном плане группе организмов, по моему мнению, на миллионы лет «омолаживали» группу микроспоридий, и существенно меняли привычные представления о микроспоридиях как об одной из наиболее древних групп одноклеточных эукариотов. Если возможное родство предков микроспоридий с предками грибов в далёком прошлом достаточно убедительно обосновывалось молекулярно-филогенетическим анализом, то столь позднее в эволюционном плане обособление от грибов таких одноклеточных организмов как микроспоридии, обладающие уникальной ультраструктурой своей клетки и не менее уникальными способами заражения и взаимоотношений с клеткой животного-хозяина, было необъяснимо и не сочеталось с особенностями биологии и эволюции самих микроспоридий, свидетельствующими в пользу их древности.

К свидетельствам древности микроспоридий, по моим представлениям, следует отнести а) прохождение всего жизненного цикла только в клетках зараженных животных, которые стали для микроспоридий средой первого порядка, их микробиотопами; б) освоение в качестве хозяев практически всех животных и одноклеточных организмов, клетки которых способны к фагоцитозу и в) развитие микроспоридий в калиевой, а не в натриевой среде.

Принимая убедительным положение о родственных связях между предками микроспоридий и грибов, всё же не следует забывать, что эти родственные связи были миллионы лет назад, когда клетки – предки этих организмов – распались на две группы, одна из которых (предки грибов) в процессе эволюции образовала многоклеточные формы, живущие в естественных биоценозах, подверженных различным экстремальным воздействиям, а эволюция другой группы (предки микроспоридий), сохраняющей свою одноклеточную организацию, миллионы лет проходила внутри живых клеток как одноклеточных, так и многоклеточных организмов, то есть в среде достаточно стандартной и однотипной в длинном ряду последовательных поколений различных животных-хозяев. Клетка, заселённая микроспоридиями, представляла для паразитов не только источник питания, но и микробиотоп (см. выше), в которой они проходили полный цикл своего развития от вброшенного в клетку зародыша до образования зрелых спор, готовых для заражения новых клеток или новых хозяев.

Пытаясь понять, как микроспоридии стали внутриклеточными паразитами, мы приняли к рассмотрению многие особенности современного развития микроспоридий,

в первую очередь такие, как их тесную связь и сложные отношения именно с паразитированной клеткой, но не с организмом хозяина; и такие, как высокое совершенство и принципиальное сходство аппаратов экстрюзии микроспоридий при паразитировании в животных-хозяевах почти всех систематических групп Animalia.

В период перехода предков микроспоридий от свободного к паразитическому образу жизни мир одноклеточных организмов уже чётко делился на предков растительного мира и предков Animalia, защитные реакции клеток которых были резко различными. У предков растений происходило утолщение и уплотнение оболочки клетки, у предков животного мира клетка обрела способность к фагоцитозу в ответ на контакт с другой клеткой. Фагоцитоз этих клеток был и защитной реакцией будущего хозяина микроспоридий и его способом добычи для пропитания.

Рассматривая вопрос о становлении предков микроспоридий внутриклеточными паразитами, попробуем разобраться в условиях и причинах этого процесса. Первым условием для возможности или необходимости превращения микроспоридий во внутриклеточных паразитов был мелкий размер их клеток. Объём клетки будущего паразита должен был быть не менее, чем на порядок, меньше объёма клетки, пригодной для заселения. Тем более, следует учитывать активную роль самих заражаемых клеток в процессе становления микроспоридий паразитами, объём клеток микроспоридий должен был стать оптимальным для захвата их при фагоцитозе клетками хозяина.

Свободное и благополучное обитание в биосфере таких мелких клеток не могло быть длительным, так как уже существовали клетки будущих Animalia, успешной защитной реакцией и способом питания которых был фагоцитоз с функцией захвата «на завтрак» более мелких, чем они, сами, клеток. Фактически очень мелкие клетки при своей свободной циркуляции в биосфере были обречены на гибель, но на каком-то этапе эволюции живого они в биосфере появились и какое-то время существовали. Встаёт вопрос, почему и когда было наиболее реальным их появление.

Высокий уровень изменчивости живых организмов – появление множества новых разнообразных форм живого, пригодных или непригодных для дальнейшей эволюции – характерен для любых катастрофических ситуаций. При развитии живого на клеточном уровне на Земле такая катастрофа, связанная с необходимостью серьёзной перестройки клеток, была вызвана изменением солевой среды, в которой обитали клетки, с калиевой на натриевую (Хлебович, 2015). Сейчас нет возможности судить о том, какие формы живого погибли, но остались и продолжают своё развитие только те, которые смогли перестроить свою клетку и её обменные процессы в соответствии с новыми условиями и даже использовать попадающий в клетку натрий в «натриевом насосе». Ещё одним путём для спасения клеток мог быть переход к паразитизму в другой клетке, уже приспособившейся к обитанию в натриевой среде. Возможно, этим путём, чтобы выжить в новых условиях, и пошли микроспоридии.

Перейдём к рассмотрению тех интересных фактов, по которым можно представить примерное время и условия происхождения микроспоридий.

а) Развитие микроспоридий от момента инъекции зародыша в клетку хозяина и до образования зрелой споры

происходит только внутриклеточно. Вне клетки, в гемолимфе или любой другой полостной жидкости все стадии, кроме спор, погибают в течение одного-двух часов. Конечно, на современном этапе их эволюционного развития причиной гибели может служить полная зависимость микроспоридий от энергетических возможностей клетки хозяина, и разрыв этой связи – вполне может быть причиной их гибели. Но если вдуматься в причины такой тесной связи паразита именно с клеткой, а не с организмом заражаемого животного, то это можно объяснить только тем, что **становление микроспоридий как паразитов произошло и, самое главное, завершилось, когда весь живой мир был ещё на клеточном уровне** (Исси, 1986). Это и было временем становления микроспоридий паразитами. Когда появились многоклеточные животные-хозяева совершенство процесса проникновения в клетку, достигнутое микроспоридиями к тому времени, освобождало этих паразитов от необходимости выработки адаптаций для попадания в организм хозяина. Поэтому многоклеточный организм, заражаемый этими паразитами, становился для микроспоридий средой не первого, а уже второго порядка. Окружающий мир, в котором существует паразитарная система микроспоридия-животное-хозяин – это уже среда третьего порядка, тоже воздействующая на паразита, но уже через ответные реакции на её изменения зараженного микроспоридиями организма.

б) Второе, на что следует обратить внимание, это выбор микроспоридиями в качестве своих хозяев животных и тех одноклеточных организмов, клетки которых способны к фагоцитозу. При контакте спор микроспоридий с клетками будущих животных, они захватывались этими клетками в процессе фагоцитоза. В результате они либо переваривались, либо должны были максимально быстро покинуть фагосому, при этом они попадали в цитоплазму захватившей их клетки. Таким образом, скорее всего **именно фагоцитоз заражаемой клетки инициировал формирование сложноустроенных спор микроспоридий со свойственным только этим паразитам (и близким к ним формам) аппаратом экстрюзии зародыша через полярную трубку**, способную наподобие иглы шприца проткнуть цитоплазматическую мембрану клетки или фагосомы. Вброс зародыша спорой микроспоридий, находящейся в фагосоме, через полярную трубку в цитоплазму клетки можно охарактеризовать и как заражение клетки паразитом, и как защитную реакцию паразита, предохраняющую его от переваривания в фагосоме. Таким образом, становление микроспоридий (или, вернее, их предков) паразитами происходило при деятельном участии в этом процессе фагоцитирующих клеток животных, так как сам процесс заражения клетки начинался с активного захвата клеткой хозяина спор микроспоридий.

в) Следует отметить и тот интересный факт, что на протяжении всей своей длительной эволюции и в настоящее время **всё своё развитие микроспоридии проходят в калиевой среде цитоплазмы заражаемой клетки** без выхода в натриевую жидкостную среду организма. Остаётся открытым вопрос, были они хотя бы короткое время в натриевой среде биосферы или пережили эту катастрофу, уже находясь в полости другой клетки, адаптированной к новым условиям? Возможно, будущие исследования помогут нам узнать, есть ли или был ли натриевый насос в клетке микроспоридий, что и позволит получить интересующий

нас ответ. Также интересно будет узнать, какие особенности клетки микроспоридий связаны с их развитием в калиевой среде и в чём их значение для паразита.

г) Не менее интересен и тот факт, что эволюция микроспоридий на всём своём протяжении длительностью миллионы лет проходила при их существовании внутри клеток различных животных-хозяев, то есть в среде достаточно консервативной, не склонной в отличие от биосферы к каким-то резким колебаниям условий существования паразитов, но весьма постепенно изменяющейся при эволюционных преобразованиях животных-хозяев микроспоридий. Вследствие этих особенностей среды обитания микроспоридий их видообразование закономерно следовало за видообразованием животных-хозяев. Так, молекулярно-филогенетические исследования показали, что древо родов комаров и древо родов микроспоридий, паразитирующих в этих комарах, очень сходны по топологии между собой (Симакова и др., 2012), что подтверждает коэволюцию микроспоридий и их хозяев.

д) Способность некоторых видов микроспоридий паразитировать в животных, далеко отстоящих от типового хозяина систематически, (например, переход от насекомых к позвоночным), можно объяснить единым способом проникновения в клетку любого животного. Происходит вброс зародыша в результате его экстрезии, а сходство среды многих клеток разных систематических групп животных не препятствует его развитию. Основным фактором адаптации микроспоридии к новым хозяевам и новым условиям становятся изменения их жизненных циклов, поэтому у близкородственных видов микроспоридий могут встречаться резко различающиеся жизненные циклы.

В заключение нужно сказать, что несмотря на то, что микроспоридии и грибы произошли от близкородственных предковых форм, в настоящее время в результате существенно различающихся у обеих групп путей эволюции образовались настолько различные организмы, что их уже

нельзя называть родственными. Кроме того, многие данные говорят об очень раннем в эволюционном плане становлении микроспоридий паразитами и о прохождении ими всего эволюционного пути во внутриклеточном пространстве животных-хозяев, что позволяет их рассматривать как самых древних паразитов среди одноклеточных эукариотов.

Исследователи знают о большом практическом значении этой группы паразитов, заражающих многих вредных для человека членистоногих и гельминтов, а также полезных животных и самого человека. Их значение подтверждено как регистрацией многочисленных эпизоотий микроспоридиоза, главным образом во время вспышек массовых размножений многих вредных видов насекомых, так и включением микроспоридий Всемирной организацией здравоохранения в список возбудителей особо опасных инфекционных заболеваний. Но мне именно в этой статье хотелось обратить особое внимание на многие уникальные черты строения, физиологии, взаимоотношений с клеткой у микроспоридий, как у наиболее древней группы организмов, даже в наше время всё ещё обитающей в калиевой среде.

Микроспоридии имеют множество ярких отличий от всех других организмов, начиная от крайней минимизации генома, который у них, представляющих собой эукариотическую клетку, часто меньше бактериального. Уникальные особенности строения стадий и спор микроспоридий представлены авезикулярными путями внутриклеточного транспорта секретируемых паразитом белков; уникальной модификацией аппарата Гольджи – аппаратом экстрезии зародыша в заражаемую клетку не имеющем аналогов у других эукариотов, наличием у спор собственного энергетического аппарата – митосом и так далее. Поэтому считаю закономерным использовать для раздела биологической науки, изучающего этих древних паразитов, название «микроспоридиология».

Работа выполнена в рамках Государственного задания ВИЗР, проект № АААА-А20-120090390078-3

Библиографический список (References)

- Алиханов ШГ (1973) Изменения в соотношении полов у комаров *Aedes caspius caspius* (Pall.) при заражении естественных популяций микроспоридиями *Thelohania opacita* Kudo, 1922. *Паразитология* 7(2):370–373
- Ведмедь АИ, Крылова СВ, Исси ИВ (1991) Новый род *Pulicisporag*. n. микроспоридий из блох. *Паразитология* 25(1):13–20
- Веремчук ГВ, Исси ИВ (1970) О развитии микроспоридий насекомых в энтомопатогенных нематодах. *Паразитология* 4(1):3–7
- Воронин ВН (1986) Микроспоридии ракообразных. *Протозоология* 10:135–166
- Воронин ВН (2001) О макросистеме типа Microsporidia. *Паразитология* 35(1):35–44
- Воронин ВН, Мельникова ОЮ (1984) *Vavraia cyclocypris* sp.n. – первая находка микроспоридий (Microsporidia) из остракод. *Паразитология* 18(6):482–484
- Газимагомедов АА, Исси ИВ (1970) Микроспоридии – паразиты рыб Каспийского моря. *Зоологический журнал* 49(8):1117–1125
- Догель ВА (1947) Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз. 372 с.
- Долгих ВВ, Сендерский ИВ, Павлова ОА, Безноушенко ГВ (2010а) Анализ экспрессии генов везикулярного транспорта в авезикулярных клетках микроспоридии *Paranosema (Antonospora) locustae*. *Цитология* 52:5–11
- Долгих ВВ, Григорьев МВ, Соколова ЮЯ, Исси ИВ (1995) Влияние заражения микроспоридией *Nosema grylli* и кокцидией *Adelina* sp. на активность и состав изоферментов лактатдегидрогеназы в жировом теле сверчков *Gryllus bimaculatus*. *Паразитология* 29(6):520–524
- Долгих ВВ, Григорьев МВ, Соколова ЮЯ, Исси ИВ (1996) Сравнительное изучение влияния микроспоридии *Nosema grylli* и кокцидии *Adelina* sp. на развитие яичников и активность трех дегидрогеназ в жировом теле самок сверчков *Gryllus bimaculatus*. *Паразитология* 30(1):70–75
- Долгих В.В., Семенов П.Б., Григорьев М.В. Особенности энергетического обмена микроспоридии *Nosema grylli* при внутриклеточном развитии. *Паразитология*. 2002. 36:493–501.
- Долгих ВВ, Павлова ОА, Сендерский ИВ, Пэн Г (2010б) Секреторные белки микроспоридии *Paranosema locustae* и их участие в патогенном воздействии на организм

- перелетной саранчи *Locusta migratoria*. *Вестник защиты растений* 1:48–51
- Долгих ВВ (1998) Влияние микроспоридии *Nosema grylli* и кокцидии *Adelina grylli* на активность четырех ферментов энергетического и углеводного обмена в жировом теле сверчков *Gryllus bimaculatus*. *Паразитология* 32:464–469
- Долгих ВВ, Сендерский ИВ, Павлова ОА, Наумов АМ (2011) Уникальные особенности энергетического обмена микроспоридий, как результат длительной адаптации к внутриклеточному развитию. *Паразитология* 45:147–157
- Ефименко ТМ, Исси ИВ, Соколова ЮЯ (1990) О передаче микроспоридии *Vairimorpha antheraeae* половым путем у совок (Noctuidae). *Паразитология* 24(1):47–53
- Исси ИВ (1963а) Микроспоридиоз капустной белянки. *Защита растений* 12:42–43
- Исси ИВ (1963б) Протозооноз капустной белянки в Ленинградской области и его значение для прогноза. *Труды ВИЗР* 19:174–179
- Исси ИВ (1965а) Влияние микроспоридиоза на восприимчивость капустной белянки к инсектицидам. *Труды ВИЗР* 24:170–174
- Исси ИВ (1965б) Нарушение нормального роста и развития гусениц при экспериментальном заражении их микроспоридиями. *Успехи протозоологии* 11(91):206
- Исси ИВ (1968а) Микроспоридии, регулирующие численность вредных видов. *Труды ВИЗР* 31:300–330
- Исси ИВ (1968б) Влияние микроспоридиоза на плодовитость непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) в ряду поколений. *Труды ВИЗР* 31:331–339
- Исси ИВ (1968в) *Stempellia rubtsovi* sp.n. (Microsporidia, Nosematidae) – паразит личинок кавказской мошки *Odagmia ornata*. *Acta Protozool* 6(30):347–354
- Исси ИВ (1979а) Микроспоридиоз большого соснового долгоносика *Hylobius abietis* L. (Coleoptera, Curculionidae). *Зоологический журнал* 58(10):1596–1599
- Исси ИВ (1979б) Микроспоридиоз в популяциях ложнопестрянки *Amata phegea* R. (Lepidoptera, Amatidae). *Бюллетень ВИЗР* 44:7–12
- Исси И.В. (1980а) Эпизоотология микроспоридиоза капустной белянки *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera, Pieridae). В кн.: Новожилов КВ и др (ред) Перспективы использования микроорганизмов в защите растений. Л.: ВИЗР. 5–16
- Исси ИВ (1980б) Состояние вопроса и проблемы массового разведения микроспоридий. В кн.: Новожилов КВ и др (ред) Перспективы использования микроорганизмов в защите растений. Л.: ВИЗР. 82–88
- Исси ИВ (1986) Микроспоридии как тип паразитических простейших *Протозология*. 10:6–135
- Исси ИВ, Быкова ХИ, Крылова СВ, Соколова ЮЯ (1989) Микроспоридия *Ameson hybomitrae* sp.n. (Microsporidia, Perezidae) из слепней Карелии. *Паразитология* 23(1):66–74
- Исси ИВ (2002) Паразитарные системы микроспоридий. Описание и вопросы терминологии. *Паразитология* 36(6):478–492
- Исси ИВ, Воронин ВН (1979) Современное состояние вопроса о двуспоровых родах микроспоридий. *Паразитология* 13(2):150–158
- Исси ИВ, Воронин ВН (1984) Тип микроспоридии. В кн.: Быховский БЕ (ред) Определитель паразитов пресноводных рыб. Л.: Наука. 73–87
- Исси ИВ, Воронин ВН (2007) Тип Microsporidia Микроспоридии. В кн.: Алимов АФ (ред) Руководство по зоологии. Протисты. Часть 2. РАН. 994–1045
- Исси ИВ, Воронин ВН, Шибалова ТА, Лихолитов АИ (1985) Ультратонкое строение микроспоридии *Neoperezia chironomina* стадиях спорогонии. *Цитология* 27(2):142–147
- Исси ИВ, Долгих ВВ, Соколова ЮЯ, Токарев ЮС (2005) Факторы патогенности микроспоридий – внутриклеточных паразитов насекомых. *Вестник защиты растений* 3:16–25
- Исси ИВ, Долгих ВВ, Токарев ЮС (2011) Можно ли называть спору микроспоридий покоящейся стадией? *Паразитология* 45(4):324–337
- Исси ИВ, Кадырова МК, Пушкарь ЕН, Ходжаева ЛФ и др (1991) Микроспоридии мошек (определение и краткое описание видов мировой фауны. «ФАН»: Узбекистан. 123 стр.
- Исси ИВ, Крылова СВ (1987) Микроспоридии саранчовых. Саранчовые, экология и меры борьбы. Л.: ВИЗР. 58–62
- Исси ИВ, Крылова СВ, Николаева ВМ (1993) Ультратонкое строение микроспоридии *Nosema meligethi* Исси и Радищева 1979, и обоснование нового рода *Anncaliia* g.n. *Паразитология* 27(2):127–133
- Исси ИВ, Масленникова ВА (1966) Роль *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera, Braconidae) в трансмиссии *Nosema polyvora* Blunck (Protozoa, Microsporidia) *Энтомологическое обозрение* 45(3):494–499
- Исси ИВ, Панкова ТФ (1983) Новый вид микроспоридии *Issia globulifera* из малярийного комара *Anopheles maculipennis*. *Паразитология* 17(3):189–194
- Исси ИВ, Радищева ДФ, Долженко ВИ (1983) Микроспоридии мух рода *Delia*, вредящих сельскохозяйственным культурам. *Бюллетень ВИЗР* 55:3–9
- Исси ИВ, Симчук ПМ, Радищева ДФ (1980) Микроспоридиоз лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyralidae) *Бюллетень ВИЗР* 48:3–6
- Исси ИВ, Ткач МТ (1975) О массовом заражении микроспоридиями *Nosema hydraeciae* ленинградской популяции картофельной совки *Hydraecia micacea* Esp. (Noctuidae). *Труды ВИЗР* 42:70–78
- Исси ИВ, Токарев ЮС (2002) Влияние микроспоридий на гормональное состояние насекомых-хозяев. *Паразитология* 36(5):405–421
- Исси ИВ, Червинская ВП (1969) О влиянии температурных условий на развитие микроспоридий *Nosema mesnili* и *Pleistophora schubergi* (Microsporidia, Nosematidae). *Зоологический журнал* 48(8):1140–1146
- Исси ИВ, Шульман СС (1967) О систематическом положении микроспоридий. *Паразитология* 1(2):151–157
- Килочицкий ПЯ, Исси ИВ (1978) Совместное паразитирование микроспоридий (Microsporidia, Nosematidae) и мермитид (Nematoda, Mermitidae) у личинок кровососущих комаров (Diptera, Culicidae). *Паразитология* 12(5):422–425
- Кольчевская ЕН, Исси ИВ (1991) Влияние смены хозяев на патогенность и спорообразование микроспоридий. *Паразитология* 25(6):512–519

- Метспалу ЛР, Хийесаар КР (1984) Влияние микроспориоза на физиологическое состояние покоя насекомых. *Протозоология* 9:114–127
- Павлюшин ВА, Исси ИВ, Токарев ЮС (2013) Энтмопатогенные микроспоридии (Eukarya: Opisthokonta: Microsporidia): возможности применения против вредных насекомых. *Вестник защиты растений* 2:3–12
- Панкова ТФ, Исси ИВ, Симакова АВ (2000) Новые виды микроспоридий рода *Amblyospora* из кровососущих комаров семейства Culicidae. *Паразитология* 34(5):420–427
- Полянский ЮИ (1955) Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР. *Труды ЗИН* 19:5–170
- Симакова АВ, Панкова ТФ (2005) Шесть новых видов микроспоридий рода *Amblyospora* (Microspora: Amblyosporidae) из кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) Западной Сибири. *Паразитология* 19(5):371–385
- Симакова АВ, Панкова ТФ (2008) Экология и эпизоотология микроспоридий малярийных комаров (Diptera: Culicidae) юга Западной Сибири. *Паразитология* 42(2):139–149
- Симчук ПА, Исси ИВ (1975) *Pleistophora carpocapsae* sp.n. – паразит яблонной плодовой гнили. *Паразитология* 9(2):293–298
- Соколова ЮЯ, Исси ИВ (2001) Энтмопатогенные простейшие и особенности патогенеза протозойных заболеваний насекомых. В кн.: Глухов ВВ (ред) Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты. М.: Круглый год. 76–188
- Токарев ЮС, Воронин ВН, Сендерский ИВ, Исси ИВ (2015) Микроспоридия *Glugea gasterostei* Voronin 1975 (Microsporidia, Marinisporidia) из трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Actinopterygii, Gasterosteiformes) как самостоятельный вид. *Паразитология* 49(2):81–91
- Токарев ЮС, Малыш ЮМ, Дубинина ЕВ, Алексеев АН (2007) Значение микроспоридий в борьбе с вредными членистоногими. *Защита и карантин растений* 12:14–16
- Токарев ЮС, Симакова АВ, Тимофеев СА, Малыш ЮМ (2016) Гостальная специфичность микроспоридий. *Паразитология* 50:446–459
- Фролов АН, Малыш ЮМ, Токарев ЮС (2008) Особенности биологии лугового мотылька (*Pyrausta sticticalis* L.) в период его низкой численности в Краснодарском крае. *Энтомологическое обозрение* 87(2):291–302
- Хлебович ВВ (2015) Презумпция морского начала в физиологии и эволюции животных. *Труды ЗИН* 319(4):536–544
- Ходжаева ЛФ, Исси ИВ (1989) Новый род микроспоридий *Cristulospora* gen. n. (Amblyosporidae) с тремя новыми видами из кровососущих комаров Узбекистана. *Паразитология* 23(2):140–145
- Шигина НГ (1986) Видовой состав, биология и возможности применения микроспоридий трематод. *Протозоология* 10:167–182
- Andreadis TD, Simakova AV, Vossbrinck CR, Shepard JJ et al (2012) Ultrastructural characterization and comparative phylogenetic analysis of new microsporidia from Siberian mosquitoes: Evidence for coevolution and host switching. *J Invertebr Pathol* 109(1):59–75
- Beznoussenko GV, Dolgikh VV, Seliverstova EV, Semenov PB et al (2007) Analogs of the Golgi complex in microsporidia: structure and avascular mechanisms of function. *J Cell Sci* 120:1288–1298
- Dolgikh VV, Beznoussenko GV, Semenov PB, Sokolova YY et al (2005) Intracellular transport of secretory proteins in microsporidia occurs in the absence of small, coat-dependent vesicles. *Folia parasitol* 52:2A
- Dolgikh VV, Sokolova YY, Issi IV (1997) Activities of Enzymes of Carbohydrate and Energy Metabolism of the Spores of the Microsporidian, *Nosema grylli*. *J Euk Microbiol* 44(3):246–249
- Franzen C, Nasonova ES, Schoelmerich J, Issi IV (2006) Transfer of the Members of the genus *Brachiola* (Microsporidia) to the genus *Anncaliia* based on ultrastructural and molecular data. *J Euk Microbiol* 53(1):26–35
- Ignatieva AN, Gerus AV, Senderskiy IV, Malyshev SM (2019) Infection of *Chorthippus loratus* (Orthoptera: Acrididae) with *Liebermannia* sp. (Microsporidia) in South-Western Russia. *J Euk Microbiol* 66(4):680–683. <http://doi.org/10.1111/jeu.12699>.
- Issi IV, Lipa JJ (1968a) *Gurleya sokolovi* sp.n., a new microsporidian parasite of water mite *Limnochares aquatica* L. (Acarina, Hydrachnella) and a note on gregarine infection. *J Invertebr Pathol* 10(2):165–175
- Issi IV, Shulman SS (1968) The systematic position of Microsporidia. *Acta Protozool* 6(1):121–135
- Issi IV, Tokarev YS, Voronin VN, Dolgikh VV et al (2010) Ultrastructure and molecular phylogeny of *Mrazekia macrocyclopis* sp. n. (Microsporidia, Mrazekiidae), a microsporidian parasite of *Macrocyclops albidus* (Jur.) (Crustacea, Copepoda). *Acta Protozool* 49(1):75–84
- Issi IV, Tokarev YS, Seliverstova EV, Voronin VN (2012) Taxonomy of *Neoperezia chironomi* and *Neoperezia semenovaiae* comb. nov. (Microsporidia: Aquasporidia): lessons from ultrastructure and ribosomal DNA sequence data. *Eur J Protistol* 48(1):17–29
- Issi IV, Tokarev YS, Seliverstova EV, Nasonova ES (2008) Specified ultrastructural data on *Tubulinosema maroccanus* comb. n. (*Nosema maroccanus* Krilova et Nurzhanov, 1987) (Microsporidia) from the Moroccan locust *Dociostaurus maroccanus* Thunb. (Orthoptera). *Acta Protozool* 47:125–133
- Lipa JJ, Tokarev YS, Issi IV (2020) Ultrastructure, molecular phylogeny, and prevalence rates of *Alternosema bostrichidis* gen. nov. sp. nov. (Microsporidia, Terresporidia), a parasite of *Prostephanus truncatus* and *Dinoderus* spp. (Coleoptera, Bostrichidae). *Parasitol Res* 119:915–923. <http://doi.org/10.1007/s00436-020-06611-9>.
- Malyshev JM, Tokarev YS, Sitnicova NV, Martemyanov VV et al (2013) *Tubulinosema loxostegi* sp.n. (Microsporidia: Tubulinosematidae) from the beet webworm *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Crambidae) in Western Siberia. *Acta Protozool* 52:299–308
- Poddubnaya LG, Tokarev YS, Issi IV (2006) A new microsporidium *Paratuzetia kupermani* gen. et sp. n. (Microsporidia), a hyperparasite of the proceroid of the cestode *Khawia armeniaca* Chol. 1915 (Cestoda: Caryophyllidea). *Protistology* 4(3):269–277
- Simakova AV, Pankova TF, Tokarev YS, Issi IV (2005) *Senoma* gen. n., a new genus of microsporidia, with the type species *Senoma globulifera* comb. n. (syn. *Issia globulifera* Issi et Pankova, 1983) from the malaria mosquito *Anopheles messeae* Fall. *Protistology* 4(2):135–144
- Simakova AV, Tokarev YS, Issi IV (2009a) *Pankovaia semitubulata* gen. et sp. n. (Microsporidia: Tuzetiidae) from nymphs of mayfly *Cloeon dipterum* (L.) (Insecta: Ephemeroptera) in West Siberia. *Europ J Protistol* 45(1):13–20

- Simakova AV, Tokarev YS, Issi IV (2009b) *Tuzetia dualis* sp. n. (Microsporidia: Tuzetiidae) from the mayfly *Cloeonidipterum* (L.) (Insecta: Ephemeroptera) in West Siberia. *Protistology* 6(2):92–97
- Simakova AV, Tokarev YS, Issi IV (2018) A new microsporidium *Fibrillaspora daphnia* g.n. sp.n. infecting *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera) in Siberia and its taxonomic placing within a new family Fibrillasporidae and new superfamily Tubulinosematoidea (Opisthosporidia: Microsporidia). *Parasitology Research* 117(3):759–766. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-5749-2>
- Sokolova OI, Demyanov AV, Owers BLC, Didier ES (2011) Emerging microsporidian infections in Russian HIV-infected patients. *J Clin Microbiol* 49(6):2102–2108
- Sokolova YY, Bowers LC, Alvarez X, Didier ES (2018) *Encephalitozoon cuniculi* and *Vittaformacorneae* (Phylum Microsporidia) inhibit staurosporine-induced apoptosis in human THP-1 macrophages in vitro. *Protistology* 146(5):569–579. <https://doi.org/10.1017/S0031182018001968>
- Sokolova YY, Dolgikh VV, Morzhina EV, Nassonova ES et al (2003) Establishment of the new genus *Paranosema* based on the ultrastructure and molecular phylogeny of the type species *Paranosema grylli* gen. nov., comb. nov. (Sokolova, Seleznirov, Dolgikh, Issi, 1994), from the cricket *Gryllus bimaculatus* Deg. *J Invertebr Pathol* 84(3):159–172
- Sokolova YY, Issi IV, Voronin VN (2018) Annotated list of species of the Microsporidia described in the Former Soviet Union and Russia in 20th century (1967–2000). *Protistology* 12(1):12–37
- Sokolova Y, Snigirevskaya E, Morzhina E, Skarlato S et al (2001) Visualization of early Golgi compartments at proliferate and sporogenic stages of a microsporidian *Nosema grylli*. *J Euk Microbiol* 86–87
- Tokarev YS, Voronin VN, Seliverstova EV, Issi IV (2010a) Life cycle, ultrastructure and molecular phylogeny of *Crispospora chironomi* g.n. sp.n. (Microsporidia: Terresporidia), a microsporidian parasite of *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae). *Parasitol Res* 107:1381–1389
- Tokarev YS, Voronin VN, Seliverstova EV, Pavlova OA (2012) Ultrastructural and molecular study of *Helmichia lacustris* Voronin, 1998 (Microsporidia: Terresporidia) from *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae). *Parasitol Res* 110:1201–1208
- Tokarev YS, Huang WF, Solter LF, Malysh JM (2020) A formal redefinition of the genera *Nosema* and *Vairimorpha* (Microsporidia: Nosematidae) and reassignment of species based on molecular phylogenetics. *J Invertebr Pathol* 169:107279. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2019.107279>
- Tokarev YS, Malysh JM, Kononchuk AG, Seliverstova EV et al (2015) Redefinition of *Nosema pyrausta* (*Perezia pyraustae* Paillot 1927) basing upon ultrastructural and molecular phylogenetic status. *Parasitol Res* 144:759–761
- Tokarev YS, Peat KM, Malysh JM, Senderskiy IV (2018a) Discovery of a novel microsporidium in laboratory colonies of Mediterranean cricket *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae): *Microsporidium grylli* sp. nov. *Parasitol Res* 117:2823–2829. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-5970-z>
- Tokarev YS, Sokolova YY, Vasilieva AA, Issi IV (2018b) Molecular and morphological characterization of *Anncaliia azovica* sp.n. (Microsporidia) infecting *Niphargogammarus intermedius* (Crustacea: Amphipoda) from the Azov sea. *J Euk Microbiol* 65(3):296–307
- Tokarev YS, Zinatullina ZY, Ignatieva AN, Zhigileva ON et al (2018c) Detection of two Microsporidia pathogens of the European honey bee *Apis mellifera* (Insecta: Apidae) in Western Siberia. *Acta Parasitol* 63(4):728–732. <https://doi.org/10.1515/ap-2018-0086>

Translation of Russian References

- Alikhanov ShG (1973) [Changes in the sex ratio of mosquitoes *Aedes caspius caspius* (Pall.) upon infection of natural populations with microsporidia of *Thelohania opacita* Kudo, 1922]. *Parazitologiya* 7(2):370–373 (In Russian)
- Vedmed AI, Krylova SV, Issi IV (1991) [New genus *Pulicispora* g. n. microsporidia from fleas]. *Parazitologiya* 25(1):13–20 (In Russian)
- Veremchuk GV, Issi IV (1970) [On the development of insect microsporidia in entomopathogenic nematodes]. *Parazitologiya* 4(1):3–7 (In Russian)
- Voronin VN (1986) [Crustacean microsporidia]. *Protozoologiya* 10:135–166 (In Russian)
- Voronin VN (2001) [About a macro system like Microsporidia]. *Parazitologiya* 35(1):35–44 (In Russian)
- Voronin VN, Melnikova OYu (1984) [Vavraia cyclocypris sp.n. – the first find of microsporidia (Microsporidia) from ostracods]. *Parazitologiya* 18(6):482–484 (In Russian)
- Gazimagomedov AA, Issi IV (1970) [Microsporidia – parasites of fish of the Caspian Sea]. *Zoologicheskij zhurnal* 49(8):1117–1125 (In Russian)
- Dogel VA (1947) *Kurs obshchey parazitologii* [General parasitology course] L.: Uchpedgiz. 372 c. (In Russian)
- Dolgikh VB, Senderskiy IV, Pavlova OA, Beznousenko GV (2010a) [Analysis of gene expression of vesicular transport in avascular cells of *Paranosema* (*Antonosporea*) *locustae* microsporidia]. *Tsitologiya* 52:5–11 (In Russian)
- Dolgikh VV, Grigoryev MV, Sokolova YuYa, Issi IV (1995) [Influence of infection with microsporidia *Nosema grylli* and coccidia *Adelina* sp. on the activity and composition of lactate dehydrogenase isoenzymes in the fat body of crickets *Gryllus bimaculatus*]. *Parazitologiya* 29(6):520–524 (In Russian)
- Dolgikh VV, Grigoryev MV, Sokolova YuYa, Issi IV (1996) [Comparative study of the effects of *Nosema grylli* microsporidia and *Adelina* sp. Coccidia on the development of ovaries and the activity of three dehydrogenases in the fat body of female crickets *Gryllus bimaculatus*]. *Parazitologiya* 30(1):70–75 (In Russian)
- Dolgikh VV, Semenov PB, Grigoryev MV (2002) [Features of the energy metabolism of *Nosema grylli* microsporidia in intracellular development]. *Parazitologiya* 36:493–501 (In Russian)
- Dolgikh VV, Pavlova OA, Senderskiy IV, Pen G (2010b) [The secretory proteins of microsporidia *Paranosema locustae* and their participation in the pathogenic effect on the body of the locust migratory *Locusta migratoria*]. *Vestnik zashchity rasteniy* 1:48–51 (In Russian)
- Dolgikh VV (1998) [The effect of *Nosema grylli* microsporidia and *Adelina grylli* coccidia on the activity of four enzymes of energy and carbohydrate metabolism in the fat body of *Gryllus bimaculatus* crickets]. *Parazitologiya* 32:464–469 (In Russian)

- Dolgikh VV, Senderskiy IV, Pavlova OA, Naumov AM (2011) [Unique features of the energy metabolism of microsporidia as a result of prolonged adaptation to intracellular development]. *Parazitologiya* 45:147–157 (In Russian)
- Efimenco TM, Issi IV, Sokolova YuYa (1990) [On the sexual transmission of *Vairimorpha antheraeae* microsporidia in the scoop (Noctuidae)]. *Parazitologiya* 24(1):47–53 (In Russian)
- Issi IV (1963a) [Microsporidiosis of cabbage whitewash]. *Zashchita rasteniy* 12:42–43 (In Russian)
- Issi IV (1963b) [Protozoonosis of cabbage whale in the Leningrad Region and its significance for the prognosis]. *Trudy VIZR* 19:174–179 (In Russian)
- Issi IV (1965a) [The effect of microsporidiosis on susceptibility of cabbage white to insecticides]. *Trudy VIZR* 24:170–174 (In Russian)
- Issi IV (1965b) [Violation of the normal growth and development of caterpillars during experimental infection with their microsporidia]. *Uspekhi protozoologii* 11(91):206 (In Russian)
- Issi IV (1968a) [Microsporidia regulating the number of harmful species]. *Trudy VIZR* 31:300–330 (In Russian)
- Issi IV (1968b) [The effect of microsporidiosis on the fecundity of unpaired silkworm *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) in a number of generations]. *Trudy VIZR* 31:331–339 (In Russian)
- Issi IV (1968c) [*Stempellia rubtsovi* sp.n. (Microsporidia, Nosematidae) – a parasite of the larvae of the Caucasian midge *Odagmia ornata*]. *Acta Protozoologica* 6(30):347–354 (In Russian)
- Issi IV (1979a) [Microsporidiosis of the large pine weevil *Hyllobius abietis* L. (Coleoptera, Curculionidae)]. *Zoologicheskii zhurnal* 58(10):1596–1599 (In Russian)
- Issi IV (1979b) [Microsporidiosis in the poppies *Amata phegea* R. (Lepidoptera, Amatidae)]. *Bulleten VIZR* 44:7–12 (In Russian)
- Issi IV (1980a) [Epizootology of microsporidiosis of cabbage whale *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera, Pieridae)]. In: Novozhilov KV et al (eds) *Perspektivy ispolzovaniya mikroorganizmov v zashchite rasteniy* [Prospects for the use of microorganisms in plant protection] L.: VIZR. 5–16 (In Russian)
- Issi IV (1980b) [State of the Question and Problems of the Mass Breeding of Microsporidia]. In: Novozhilov KV et al (eds) *Perspektivy ispolzovaniya mikroorganizmov v zashchite rasteniy* [Prospects for the use of microorganisms in plant protection] L.: VIZR. 82–88 (In Russian)
- Issi IV (1986) [Microsporidia as a type of parasitic protozoa]. *Protozoologiya*. 10:6–135 (In Russian)
- Issi IV (2002) [Parasitic systems of microsporidia. Description and terminological issues]. *Parazitologiya* 36(6):478–492 (In Russian)
- Issi IV, Bykova KHI, Krylova SV, Sokolova YuYa (1989) [Microsporidia *Ameson hybomitrae* sp.n. (Microsporidia, Pereziidae) from horseflies of Karelia]. *Parazitologiya* 23(1):66–74 (In Russian)
- Issi IV, Voronin VN (1979) [The current state of the issue of bicuspid genera of microsporidia]. *Parazitologiya* 13(2):150–158 (In Russian)
- Issi IV, Voronin VN (1984) [Microsporidia type]. In: Bykhovskiy BE (ed) *Opredelitel parazitov presnovodnykh ryb* [The identification key of parasites of freshwater fish]. L.: Nauka. 73–87 (In Russian)
- Issi IV, Voronin VN (2007) [Type Microsporidia Microsporidia]. In: Alimov AF (ed) *Rukovodstvo po zoologii. Protisty. Chast 2*. [Guide to Zoology. Protista Part 2]. RAN. 994–1045 (In Russian)
- Issi IV, Voronin VN, Shibalova TA, Likholtov AI (1985) [Ultrathin structure of *Neoperezia chironomi* microsporidia at sporogony stages]. *TSitologiya* 27(2):142–147 (In Russian)
- Issi IV, Dolgikh VV, Sokolova YuYa, Tokarev YuS (2005) [Pathogenicity factors of microsporidia – intracellular insect parasites]. *Vestnik zashchity rasteniy* 3:16–25 (In Russian)
- Issi IV, Dolgikh VV, Tokarev YuS (2011) [Can the spores of microsporidia be called a resting stage?]. *Parazitologiya* 45(4):324–337 (In Russian)
- Issi IV, Kadyrova MK, Pushkar YeN, Khodzhayeva LF et al (1991) *Mikrosporidii moshek (opredeleniye i kratkoye opisanie vidov mirovoy fauny* [Microsporidia of midges (identification and brief description of species of world fauna). «FAN»: Uzbekistan. 123 p. (In Russian)
- Issi IV, Krylova SV (1987) [Locust microsporidia. Locusts, ecology and control measures]. L.: VIZR. 58–62 (In Russian)
- Issi IV, Krylova SV, Nikolayeva VM (1993) [Ultrathin structure of microsporidia *Nosema meligethi* Issy and Radishchev 1979, and justification of the new genus *Anncaliia* g.n.]. *Parazitologiya* 27(2):127–133 (In Russian)
- Issi IV, Maslennikova VA (1966) [The role of *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera, Braconidae) in the transmission of *Nosema polyvora* Blunck (Protozoa, Microsporidia)]. *Entomologicheskoye obozreniye* 45(3):494–499 (In Russian)
- Issi IV, Pankova TF (1983) [A new species of microsporidia *Issia globulifera* from the *Anopheles maculipennis* malaria mosquito]. *Parazitologiya* 17(3):189–194 (In Russian)
- Issi IV, Radishcheva DF, Dolzhenko VI (1983) [Microsporidia of flies of the genus *Delia*, harmful to crops]. *Bulleten VIZR* 55:3–9 (In Russian)
- Issi IV, Simchuk PM, Radishcheva DF (1980) [Microsporidiosis of the meadow moth *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyralididae)]. *Bulleten VIZR* 48:3–6 (In Russian)
- Issi IV, Tkach MT (1975) [Mass infection of *Nosema hydraeciae* microsporidia of the Leningrad population of the potato scoop *Hydraecia micacea* Esp. (Noctuidae)]. *Trudy VIZR* 42:70–78 (In Russian)
- Issi IV, Tokarev YuS (2002) [The effect of microsporidia on the hormonal state of host insects]. *Parazitologiya* 36(5):405–421 (In Russian)
- Issi IV, Chervinskaya VP (1969) [On the influence of temperature conditions on the development of microsporidia *Nosema mesnili* and *Pleistophora schubergi* (Microsporidia, Nosematidae)]. *Zoologicheskii zhurnal* 48(8):1140–1146 (In Russian)
- Issi IV, Shulman SS (1967) [On the systematic position of microsporidia]. *Parazitologiya* 1(2):151–157 (In Russian)
- Kilochitskiy PYa, Issi IV (1978) [Joint parasitization of microsporidia (Microsporidia, Nosematidae) and mermitid (Nematoda, Mermitidae) of street blood-sucking mosquitoes (Diptera, Culicidae)]. *Parazitologiya* 12(5):422–425 (In Russian)
- Kolchevskaya YeN, Issi IV (1991) [The effect of host change on the pathogenicity and spore formation of microsporidia]. *Parazitologiya* 25(6):512–519 (In Russian)
- Metspalu LR, Khiyeesaar KR (1984) [The effect of microsporidiosis on the physiological state of rest in insects]. *Protozoologiya* 9:114–127 (In Russian)

- Pavlyushin VA, Issi IV, Tokarev YuS (2013) [Entomopathogenic microsporidia (Eukarya: Opisthokonta: Microsporidia): possibilities of use against harmful insects]. *Vestnik zaschity rasteniy* 2:3–12 (In Russian)
- Pankova TF, Issi IV, Simakova AV (2000) [New species of microsporidia of the genus *Amblyospora* from blood-sucking mosquitoes of the family Culicidae]. *Parazitologiya* 34(5):420–427 (In Russian)
- Polyanskiy YuI (1955) [Materials on the parasitology of fish of the northern seas of the USSR]. *Trudy ZIN* 19:5–170 (In Russian)
- Simakova AV, Pankova TF (2005) [Six new species of microsporidia of the genus *Amblyospora* (Microspora: Amblyosporidae) from blood-sucking mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Western Siberia]. *Parazitologiya* 19(5):371–385 (In Russian)
- Simakova AV, Pankova TF (2008) [Ecology and Epizootology of Microsporidia of Malaria Mosquitoes (Diptera: Culicidae) in the South of Western Siberia]. *Parazitologiya* 42(2):139–149 (In Russian)
- Simchuk PA, Issi IV (1975) [*Pleistophora carpocapsae* sp.n. – parasite of the apple moth]. *Parazitologiya* 9(2):293–298 (In Russian)
- Sokolova YuYa, Issi IV (2001) [Entomopathogenic protozoa and pathogenesis features of protozoan insect diseases]. In: Glupov VV (ed) *Patogeny nasekomykh: strukturnyye i funktsionalnyye aspekty* [Pathogens of insects: structural and functional aspects]. M.: Kruglyy god. 76–188 (In Russian)
- Tokarev YuS, Voronin VN, Senderskiy IV, Issi IV (2015) [Microsporidia *Glugea gasterostei* Voronin 1975 (Microsporidia, Marinosporidia) from the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Actinopterygii, Gasterosteiformes) as an independent species]. *Parazitologiya* 49(2):81–91 (In Russian)
- Tokarev YuS, Malysh YuM, Dubinina YeV, Alekseyev AN (2007) [Importance of microsporidia in controlling harmful arthropods]. *Zashchita i karantin rasteniy* 12:14–16 (In Russian)
- Tokarev YuS, Simakova AV, Timofeyev SA, Malysh YuM (2016) [Nutritional specialization of Microsporidia]. *Parazitologiya* 50:446–459 (In Russian)
- Frolov AN, Malysh YuM, Tokarev YuS (2008) [Biological features of the meadow moth (*Pyrausta sticticalis* L.) during its low abundance in the Krasnodar territory]. *Entomologicheskoye obozreniye* 87(2):291–302 (In Russian)
- Khlebovich VV (2015) [Presumption of the marine principle in the physiology and evolution of animals]. *Trudy ZIN* 319(4):536–544 (In Russian)
- KHodzhayeva LF, Issi IV (1989) [A new genus of microsporidia *Cristulospora* gen. n (Amblyosporidae) with three new species from the blood-sucking mosquitoes of Uzbekistan]. *Parazitologiya* 23(2):140–145 (In Russian)
- Shigina NG (1986) [Species composition, biology and application possibilities of trematode microsporidia]. *Protozoologiya* 10:167–182 (In Russian)

Plant Protection News, 2020, 103(3), p. 161–176

OECD+WoS: 1.06+IY (Entomology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-2-4972>

Full-text review

DEVELOPMENT OF MICROSPORIDIOLOGY IN RUSSIA

I.V. Issi

All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

e-mail: irma_issi@mail.ru

The study of microsporidia and microsporidiosis of wild animals in Russia has been initiated in the 60-s of the past century. In the European part of country, microsporidia, infecting agricultural insect pests (All-Russian Institute of Plant Protection), freshwater arthropods and fishes (State Research Institute of Lake and River Fisheries) and the blood-sucking insects such as horseflies (Biology Institute, Karelian Scientific Center) were studied. In the Western Siberia, microsporidia of blood-sucking mosquitoes were studied (Tomsk University). As a result, by 2000, as many as 118 species and 47 genera of microsporidia were found, including 20 taxa new to science, from 100 animal species. Currently, descriptions of new taxa and taxonomic revision of the previously described taxa are performed using the molecular phylogenetic analysis. The novel data on speciation of microsporidia have been obtained, and the coevolution of parasites and their host insects have been confirmed for microsporidia of blood-sucking mosquitoes. During the study of the structure and physiology of microsporidia, it has been demonstrated, that the secretory proteins of microsporidia migrate into the nucleus of the host cell; the factors of parasites suppressing host cell apoptosis and the presence of specific organelles related to the energy metabolism have been revealed; the mitosomes have been found in the spores and not the prespore stages of microsporidia. The role of the Golgi complex in the formation of the extrusion apparatus, as well as the absence of the vesicular secretory transport in microsporidia, has been shown for the first time. For the first time in Russia, cases of microsporidia infection in HIV-infected patients have been identified. Currently, attention is paid to the development of a new universal taxonomic system of microsporidia combining molecular characteristics with a description of the structural and developmental features of each taxon of the parasites. Microsporidia possess many remarkable structural and functional differences from any other organisms thus substantiating an independent field of biological research: “microsporidiology”.

Keywords: microsporidia, intracellular parasitism, evolution, ecology, plant protection

Received: 31.03.2020

Accepted: 10.05.2020