

МИКРОСПОРИДИОЗ КАМБАЛ, ВЫЗЫВАЕМЫЙ *TETRAMICRA BREVIFILUM*

В. Н. Мальцев

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»),
Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону 344002, Россия
E-mail: maltsev66@mail.ru

Аннотация. В статье обобщены современные научные данные о микроспориidioзе камбал, вызываемом *Tetramicra brevifilum*. Это заболевание пока не обнаружено у рыб в Азовском и Черном морях, но встречается у рыб в соседнем Средиземноморском регионе и европейской Атлантике, где является одним из основных у тюрбо при его товарном выращивании. Приводятся сведения о возбудителе болезни, формах ее течения, географическом распространении, клинических, патологоанатомических, эпизоотических и иных признаках инвазии. Опасность микроспоридий *T. brevifilum* для азово-черноморских камбалообразных рыб обусловлена их потенциальной восприимчивостью к данному заболеванию, а также вероятностью заноса этого патогена в Черное море в связи с потеплением климата, аквариумистикой, естественной миграцией средиземноморских рыб и перевозкой посадочного материала (икра, молодь, производители) для морских ферм. Описываются методические подходы к диагностике этой болезни.

Ключевые слова: микроспориидозы, *Tetramicra brevifilum*, тюрбо, калкан

MICROSPORIDIOSIS OF FLATFISHES CAUSED BY *TETRAMICRA BREVIFILUM*

V. N. Maltsev

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI "VNIRO")
Azov-Black Sea Branch of the FSBSI "VNIRO" ("AzNIIRKH"), Rostov-on-Don 344002, Russia
E-mail: maltsev66@mail.ru

Abstract. This article summarizes existing scientific data on microsporidiosis of flatfishes caused by *Tetramicra brevifilum*. This disease has not yet been recorded in the Azov and Black Seas, but it is found in the adjacent Mediterranean region and the European Atlantic, where it is one of the most prevalent turbot diseases in the context of the commercial cultivation of this fish species. Scientific information on the pathogen, patterns of the disease progression, its geographical distribution, as well as clinical, pathological, epizootic and other features of invasion is given. The danger of the microsporidia *T. brevifilum* for the Azov and Black Sea flatfishes results from their potential susceptibility to this disease, as well as the possibility of the introduction of this pathogen into the Black Sea due to climate warming, ornamental fish keeping, natural migration of Mediterranean fish species and transportation of stocking material (eggs, juveniles, breeders) for marine cultivation facilities. Methodological approaches to the diagnosis of this disease are described.

Keywords: microsporidiosis, *Tetramicra brevifilum*, *Scophthalmus maximus*, *Scophthalmus maeoticus*

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в Азово-Черноморском регионе России создается промышленная инфраструктура по выращиванию камбалообразных рыб. В Крыму и в Краснодарском крае, кроме научно-исследовательской базы (НИБ) «Заветное» (отдел Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»)), официально зарегистрированы 2 индустриальных (бассейновых) камбаловых хозяйства. В Министерстве сельского хозяйства Крыма ведется проектирование государственного питомника для морских рыб (кефали и камбалы) (устное сообщение Гайдаенко В.) [1]. По оценкам специалистов природные условия Крыма и Краснодарского края позволяют увеличить объемы товарной продукции морских рыбоводных хозяйств до 1,5–2,0 тыс. т в год. В то же время известно, что камбалы восприимчивы к микроспориديозам. Значимыми для этих рыб считаются болезни, вызываемые микроспоридиями из родов *Glugea*, *Microsporea*, *Pleistophora*, *Tetramicra*; у камбалообразных рыб известно около 6 паразитических видов из этих родов. Отмечались случаи вспышек микроспоридиозов как в естественных популяциях камбал, так и при их выращивании [2–4]. В Азово-Черноморском бассейне задокументирована чрезвычайно высокая пораженность диких рыб — азовского калкана (*Scophthalmus maeoticus*) и камбалы глоссы (*Pleuronectes flesus* = *Platichthys flesus*) кишечными микроспоридиями *Glugea stephani* [5, 6]. Существование природных очагов микроспоридиозов морских рыб в южном регионе требует более пристального к ним внимания, т. к. они могут приводить к заражению культивируемых рыб, снижать товарную производительность морских ферм за счет развития у рыб хронических и острых болезней. Дикие производители могут становиться источником заражения молоди на морских фермах. Возможны заносы в Азово-Черноморский регион новых микроспоридиозов в связи с потеплением климата, аквариумистикой, естественной миграцией средиземноморских рыб и перевозкой посадочного материала (икра, молодь, производители) для южных морских ферм. Одной из потенциально опасных болезней для культивируемых камбал в Азовском и Черном морях является микроспоридиоз, вызываемый *Tetramicra brevifilum*. Эта болезнь часто встречается у атлантического тюрбо (*Pse a maxima* = *Scophthalmus maximus*) при его товарном выращивании в Европе. Она может развиваться совместно с другими бактериальными и паразитарными заболеваниями камбал, ухудшая товарный вид продукции, вызывая повышенную смертность молоди и взрослых рыб [7].

В настоящей статье приводятся обобщенные научные данные об микроспоридиозе камбал, а именно о его возбудителе (*Tetramicra brevifilum*), формах течения, географическом распространении, клинических, патологоанатомических, эпизоотических и иных признаках. Описываются методические подходы к диагностике этой болезни.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Научную литературу собирали с использованием сети Интернет, предоставляющей удаленный доступ к реферативным базам данных Scopus, Web Science, Pro Quest, а также к полнотекстовым источникам информации Google Академия, Wiley Online Library, ScienceDirect, Springer. Аналитические работы выполнены в секторе ихтиопатологии отдела «Керченский» Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»). В работе использован многолетний (с 1995 по 2022 г.) личный опыт и собственные данные автора, полученные в ходе паразитологических и ихтипатологических исследований диких камбалообразных рыб Азовского и Черного морей, а также указанных культивируемых рыб, содержащихся на НИБ «Заветное». В течение 1998–2022 гг. классическими паразитологическими методами [8] с использованием стандартного светооптического оборудования исследовано около 200 экз. камбал (азовский и черноморский калканы, камбала глосса) (таблица). Цисты и споры микроспоридий исследовались на компрессионных препаратах органов при увеличениях 16–32× с использованием бинокулярных МБС-1, МБС-10, МСП-2 или на водно-эмульсионных свежих препаратах при увеличении 400–1000× с использованием микроскопов МБИ-3, Микмед-6.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В международном ветеринарном законодательстве инструкции по диагностике и методам борьбы с микроспоридиозом, вызываемым *T. brevifilum*, отсутствуют [9]; болезнь не имеет международного значения (статуса). В России официальные ветеринарные инструкции, посвященные контролю микроспоридиоза, также не утверждены [10]. Болезнь не относится к категории особо опасных и карантинных в Российской Федерации [11, 12]. До настоящего времени достоверные научные и официальные (ветеринарные) данные об ее обнаружении в России не опубликованы [13].

Возбудитель болезни — микроспоридия *T. brevifilum* является единственным известным представителем этого рода, который относится к семейству Tetramicridae, отряду Dissociodihaplophasida [14]. Это сравнительно хорошо изученный морской вид микроспоридий. Представители рода *Tetramicra* имеют непарные ядра на протяжении всего развития; все стадии паразита развиваются в связанных с мембраной вакуолях, предположительно, образованных хозяином. Меронты представляют собой одноядерные или многоядерные цилиндрические клетки. Мерогония заканчивается образованием двуядерных стадий, которые вступают в тетраспорогоническую спорогонию путем деления на два споронта, каждый из которых продуцирует два споробласта. Все четыре споробласта временно соединены между собой задними частями, так что появляется форма, похожая на клевер. Спороформных пузырьков не образуется. В споре фиксирующий (прикрепительный, якорный, полярный) диск субапикальный; короткая полярная трубка совершает несколько оборотов в один слой. Стадии развития приводят к образованию ксеном, которые имеют единственное центральное ретикулярное ядро и микроворсинки — связанные с мембраной поверхностные выступы, с помощью которых несколько ксеном могут соединяться друг с другом. Внутри ксеном стадии развития и споры перемешаны [2, 3].

Микроспоридии *T. brevifilum* впервые обнаружены у тюрбо (*Scophthalmus maximus*) у атлантического побережья Великобритании и Испании, а также у черноморского (южноевропейского) удильщика (*Lophius budegassa*) на средиземном побережье Испании [3, 15–17]. Недавно они были выявлены у пинагоров (рыбы-воробы) (*Cyclopterus lumpus*), которых содержат вместе с атлантическим лососем (*Salmo salar*) в качестве рыб-чистильщиков для удаления эктопаразитов [18, 19]. Считается, что *T. brevifilum* относится к микроспоридиям с низкой хозяинной специфичностью [20]; это увеличивает вероятность его паразитирования у разных видов камбалообразных и других рыб. В настоящее время этот паразит имеет сравнительно небольшое географическое распространение в Западной Европе (атлантическое и средиземноморское побережья). Географическая близость районов обнаружения *T. brevifilum* (Средиземное море) создает потенциальную угрозу заноса этого возбудителя в Черное море вместе с мигрирующими рыбами и (или) морскими течениями. Среди хозяев *T. brevifilum* указан черноморский калкан (*Scophthalmus maeoticus*) [2], однако это упоминание не подтверждено ссылкой на оригинальную публикацию. Важно отметить, что по молекулярно-генетическим данным черноморский и азовский калканы являются ближайшими родственниками атлантического тюрбо и считаются региональными популяциями вида *Psetta maxima* [21, 22]. Это обстоятельство указывает на потенциальную восприимчивость указанных калканов к микроспоридиозу, вызываемому *T. brevifilum*.

В Черном и Азовском морях микроспоридии *T. brevifilum* пока не регистрировались [23–25]. Болезнь, вызываемая этим паразитом, не упоминалась в морской аквакультуре Турции, в т. ч. при разведении камбалы калкан [26–28]. Микроспоридии *T. brevifilum* не были обнаружены в ходе многолетних исследований камбалообразных рыб в Азовском и Черном морях [29, 30]. При этом мышечная ткань, плавники и внутренние органы камбал, где обычно встречается этот паразит, тщательно исследовались, но цисты (ксеномы) и споры микроспоридий *T. brevifilum* в них не были выявлены (таблица).

Литературные и данные исследований могут свидетельствовать о полном отсутствии или о низкой распространенности *T. brevifilum* в Азово-Черноморском регионе. Тем не менее, близость очагов этой болезни в Средиземном море, возможность завоза (заноса) этой инвазии с посадочным материалом в ходе расширения практики разведения атлантического тюрбо, а также неконтролируемая аквариумистика создают потенциальную угрозу для морского рыбоводства в Черном море. Необходимы дополнительные массовые исследования черноморских рыб в отношении *T. brevifilum*, в т. ч. с применением более чувствительных (молекулярных) методов диагностики, чтобы более точно оценить эпизоотический статус этого региона в отношении указанной инвазии в изменяющихся условиях. Нужно

Результаты многолетних паразитологических исследований азово-черноморских камбалообразных рыб в отношении микроспоридий *T. brevifilum* (оригинальные данные)

Вид рыб	Зоологическая длина и масса	Сроки и район вылова рыб	Кол-во исследованных рыб	Обследованные органы рыб	Наличие / отсутствие цист или спор <i>T. brevifilum</i> *
1	2	3	4	5	6
Камбала глосса	215–280 мм, 119–283 г	4.12.2009 г. Казантипский залив (Крым)	2	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	275–309 мм, 115–163 г	25.05.2001 г. Азовское предпроливье (Крым)	3	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	198–310 мм, 68–283 г	2.09.–30.09.1999 г. Азовское предпроливье (Крым)	16	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	197–320 мм, 59–350 г	22.05.–14.06.1999 г. Азовское предпроливье, бухта Булганак (Крым)	18	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	120–400 мм, 22–610 г	2.06.–8.06.1998 г. южная часть залива Сиваш (Крым)	32	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
Азовский калкан	50–146 мм	ноябрь 2022 г. НИБ «Заветное» (Крым)	10	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	225–330 мм, 180–455 г	14.07.–12.12.2009 г. Казантипский залив (Крым)	9	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	230–258 мм, 203–288 г	24.11.2013 г. Казантипский залив (Крым)	10	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	250–385 мм, 500–1900 г	5.04.–14.05.1998 г. Бухта морской пехоты Азовского моря (Крым)	32	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	88–423 мм, 7,8–1450 г	11.04.–24.07.1998 г. Обиточный залив Азовского моря (Запорожская область)	26	плавники мускулатура внутренние органы	– – –

Таблица (окончание)

1	2	3	4	5	6
Черноморский калкан	62–155 мм, 2,9–56,7 г	август 2019 г. – сентябрь 2022 г. НИБ «Заветное» (Крым)	24	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	380–585 мм	июль, 2016 г. – июль 2018 г. НИБ «Заветное» (Крым)	6	плавники мускулатура внутренние органы	– – –
	430–475 мм, 1373–1840 г	19.04.2010 г. Феодосийский залив (Крым)	9	плавники мускулатура внутренние органы	– – –

учитывать, что болезнь чаще регистрируется при индустриальном выращивании камбал, которая в настоящее время в Азово-Черноморском регионе не развита.

На практике показано, что легкие инвазии микроспоридиями *T. brevifilum* могут быть безвредными для рыб; невысокая интенсивность инвазии этой микроспоридией не вызывала значительных ущербов на некоторых камбаловых фермах [31]. При выращивании тюрбо в Шотландии до 10 % годовиков были инвазированы. Тяжелые вспышки микроспоридиоза, вызванного *T. brevifilum*, регистрировались в Испании (Галиция) в 1990-х гг. Показатели смертности рыб на фермах этой страны в краткосрочном масштабе были небольшими, но болезнь продолжалась длительное время (несколько лет), и общая смертность тюрбо составила около 11,5 % численности (30 тыс. экз. рыб). При этом, у больных культивируемых рыб снижался темп роста, ухудшался товарный вид получаемой продукции. Предполагается, что *T. brevifilum* может подавлять иммунитет зараженных тюрбо, что повышает их восприимчивость к другим заразным болезням и неблагоприятным условиям их выращивания [4]. Показано, что инвазированность камбал микроспоридиями *T. brevifilum* усиливала их вторичную обсемененность потенциально патогенной бактериальной микрофлорой (*Vibrio* spp., *Pseudomonas* spp.) [32]. Случаи высокой смертности от этого микроспоридиоза регистрировались на нескольких европейских морских фермах, которые выращивали тюрбо [7, 33].

Заболевшие тюрбо приобретают темную окраску тела, худеют. Заболеванию подвержены как молодь, так и взрослые камбалы. Камбалы демонстрируют неустойчивое поведение при плавании, отек различных частей тела, потемнение спинной поверхности и чрезмерное выделение слизи на коже. В соматической мускулатуре тела (у молодки — в центральной части тела) и на плавниках больных рыб появляются белые цисты (ксеномы) микроспоридий. При сильной инвазии эти цисты можно встретить не только в мышечной ткани рыб и на их плавниках, но и во внутренних органах (печень и кишечник) [7, 15, 20, 33, 34]. Цисты имеют диаметр до 1,5 мм, а при их слиянии, происходящем с помощью поверхностных ворсинок ксеном, могут формироваться смешанные образования, достигающие 2 мм. Цисты имеют сферические или разветвленные края [2]. Ксеномы формируются из клеток соединительной ткани. В их центре располагается гипертрофированное ядро; развивающиеся стадии и споры *T. brevifilum* в ксеноме не стратифицированы (перемешаны) [2].

Образование ксеном *T. brevifilum* приводит к регрессивным изменениям в зараженных тканях хозяина, при этом скопления зрелых спор в мышечной ткани могут вызывать значительную воспалительную реакцию. У рыб с высокой интенсивностью заражения мышцы становились желеобразными. Когда интенсивность поражения рыб цистами микроспоридий высокая, то значительная часть мускулатуры рыб инактивируется (деградирует), а плавательная способность рыб ухудшается [2, 15, 16]. Наибольшее патогенное воздействие микроспоридий *T. brevifilum* на рыб происходит при разрыве цист, и высвобождению из них спор. Мышечные волокна при этом демонстрируют признаки дегенерации, такие как вакуолизация саркоплазмы и разделение мышечных волокон. Происходит значительная лейкоцитная и макрофаговая

инфильтрация зараженных тканей. Колонизация мускулатуры тюрбо микроспоридиями начинается в краевых областях, близких к спинным мышцам, и по мере прогрессирования инвазии паразиты случайным образом рассеиваются из этих первоначальных очагов по всему организму рыб [35].

Предполагается, что источником инвазии тюрбо на фермах в Испании могли быть мелкие веслоногие ракообразные, выступающие в качестве транспортных хозяев этих микроспоридий. Внутримышечные инъекции спор *T. brevifilum* не вызвали у тюрбо развития болезни [36]. По-видимому, стратегией паразита является гибель зараженного хозяина, после которой происходит массовое распространение спор во внешней среде из разлагающегося трупа рыбы [4]. Развитию болезни способствуют стрессовые условия выращивания камбал, в т. ч. не оптимальные условия их содержания [7]. Предполагается, что развитию болезни способствует пониженная температура воды [36].

Диагностика микроспоридий основывается на морфологии цист (ксеном), спор, хозяйинной специфичности; в последнее время большое значение приобрели молекулярные тестирования [37]. Предварительный положительный диагноз на микроспоридиоз, вызываемый *T. brevifilum*, ставят при обнаружении у восприимчивых рыб, описанных выше, клинических и патологоанатомических признаков этой болезни при обнаружении у них цист (ксеном) этого паразита в зараженных органах, в первую очередь — в скелетной мускулатуре рыб, в которых при микроскопировании обнаруживают многочисленные споры *T. brevifilum*. Морфологию спор исследуют на свежих и фиксированных окрашенных препаратах. Для морфологической диагностики *T. brevifilum* используют определительные таблицы микроспоридий рыб [2, 38]. Споры хорошо окрашиваются красителем Гимза; на свежих препаратах их строение лучше просматривать методом фазового контраста [37]. У тюрбо споры *T. brevifilum* на свежих водно-эмульсионных препаратах имеют овальную форму; они шире в задней части, размером 2,0×4,8 мкм (по другим данным — 2,0×4,25 мкм). Задняя вакуоль диаметром 1,7 мкм занимает 1/3 задней части споры и содержит, в отличие от других видов микроспоридий, хорошо заметные сферические включения размером 1,3 мкм. Базальная часть полярной трубки прикрепляется преднелатерально и образует 4 спирали (витка). В спорах находится одно ядро; редко встречаются двуждерные споры [2, 7, 38].

Окончательный диагноз ставят на основании гистологических исследований зараженных органов и тканей рыб [7]. Гистологические исследования позволяют подтвердить диагноз на родовом уровне, в т. ч. более детально изучить различные стадии развития микроспоридий и их патогенность. Гистологические срезы ксеном могут быть окрашены гематоксилином и эозином [20]. Диагностическое значение имеет строение спор (их размеры, пропорции их частей, детали мерогонии и спорогонии, морфология самих цист (ксеном)). Для подтверждения предварительного диагноза может использоваться специфическая полимеразная цепная реакция с применением праймеров к малой субъединице рибосомальной РНК, которая амплифицирует продукт длиной 1250 пар нуклеотидов [35]. Этот метод, а также использование ДНК-зондов [39] показали себя как более чувствительные по сравнению с электронно-микроскопическими и светооптическими методами диагностики этого заболевания. Молекулярное тестирование, кроме его использования в качестве подтверждающего теста, может применяться для ранней диагностики этой болезни, а также для скрининга популяций камбал (производители, маточное стадо) при подозрении на инвазию *T. brevifilum*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные данные указывают на потенциальную опасность микроспоридиоза, вызываемого *T. brevifilum*, при культивировании камбалообразных рыб в Азовском и Черном морях. Результаты исследований являются новой актуальной информационной основой для усовершенствования методов диагностики и контроля этой болезни, для последующего их внедрения в практику морского рыбоводства. Данные могут быть использованы ихтиопатологами, специалистами ветеринарной службы и морскими фермерами для осуществления диагностического контроля при выращивании камбалообразных рыб, при планировании затрат на проведение диагностических и профилактических мероприятий, а также для прогнозирования эпизоотической ситуации в морских фермах. Эффективный контроль над микроспоридиозами камбал позволит сократить возможные ущербы, повысить производительность морских питомников и товарных камбаловых ферм в Азово-Черноморском регионе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аквакультура Крыма: как не подорвать естественный баланс // Агромир. Аграрные новости Крыма и России. URL: <https://агромир82.рф/аквакультура-крима-как-не-podorvat-e/> (дата обращения 30.11.2022).
2. Canning E., Lom J., Dykova I. The microsporidia of Vertebrates. Academic Press, London–Toronto, 1986. 241 pp.
3. Lom J. A catalogue of described genera and species of microsporidians parasites in fish // Systema Parasitology. 2002. Vol. 53, № 2. Pp. 81–99.
4. Kent M.L., Shaw R.W., Sanders J.L. Microsporidia in fish // Microsporidia: pathogens of opportunity / Edited by Louis M. Weiss and James J. Becnel. First Edition. Published by John Wiley & Sons, Inc., 2014. Pp. 493–520.
5. Мальцев В.Н. К вопросу о зараженности микроспоридиями (Protozoa; Microsporea) промысловых рыб Азовского и Черного морей // Паразитология и паразитарные системы морских организмов : тезисы докл. Третьей всерос. школы по морской биологии (г. Мурманск, 3–5 ноября 2004 г.). Мурманск, 2004. С. 35–37.
6. Килочицкий П.Я., Мальцев В.Н., Петрович Л.З. Микроспоридии (Microsporidia) рыб отряда Pleuronectes formes Азовского моря // Вестник зоологии. 2007. Т. 41, вып. 6. С. 483–489.
7. Health management of turbot (*Scophthalmus maximus*). The PESCALEX project was funded with support from the LEONARDO da VINCI Programme of the European Commission (IRL/05/B/F/PP-153180, LLP/LdV/TOI/2008/IRL-509). [Electronic resource]. 22 pp. URL: <http://www.aqualex.org> › TURBOT › TurbotEN (дата обращения: апрель 2021).
8. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
9. OIE — Manual of Diagnostic Tests for Aquatic Animals (2023). [Electronic resource]. URL: <https://www.woah.org/en/what-we-do/standards/codes-and-manuals/aquatic-manual-online-access/> (дата обращения 28.06.2023).
10. Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. М.: Отдел маркетинга АМБ-агро, 1998. Ч. 1. 310 с.
11. Об утверждении перечня заразных и иных болезней животных (с изменениями на 15 февраля 2017 года) // Кодекс: электронный фонд правовых и нормативно-технических документов. URL: <http://docs.cntd.ru/document/902269920> (дата обращения 21.01.2020).
12. Об утверждении перечня заразных, в том числе особо опасных, болезней животных, по которым могут устанавливаться ограничительные мероприятия (карантин) (с изменениями на 15 февраля 2017 года) // Кодекс: Электронный фонд правовых и нормативно-технических документов. URL: <http://docs.cntd.ru/document/902324591> (дата обращения 21.01.2020).
13. Эпизоотическое состояние предприятий аквакультуры // ФГБУ «Национальный центр безопасности продукции водного промысла и аквакультуры». URL: <http://fishquality.ru/epizooticheskoe-sostoyanie-predpriyatij-akvakultury/> (дата обращения 31.01.2023).
14. World Register of Marine Species (WoRMS) (2023) [Electronic resource]. URL: <http://www.marinespecies.org/index.php> (дата обращения 21.05.2023).
15. Mahews R.A., Mahews B.F. Cell and tissue reactions of turbot *Scophthalmus maximus* (L.) to *Tetramicra brevifilum* gen. n., sp. n. (Microspora) // Journal of Fish Diseases. 1980. Vol. 3, no 6. Pp. 495–515.
16. Kinne O. (ed.) Diseases of marine animals. Vol. IV, part 1: Introduction, Pisces. Hamburg: Biologische Anstalt Helgoland, 1984. 541 pp.
17. Noga E.J. Fish diseases. Diagnosis and treatment. 2nd edition. Wiley-Blackwell Publishing, 2010. 519 p.
18. First record of *Tetramicra brevifilum* in lumpfish (*Cyclopterus lumpus*, L.) / Scholz F., Fringuelli E., Bolton-Warberg M., Marcos-López M., Mitchell S., Prodhon P., Rodger H.D. // Journal of Fish Diseases. 2017. Vol. 40, issue 6. Pp. 757–771.
19. Recent Advances with Fish Microsporidia / Schuster C.J., Sanders J.L., Couch C., Kent M.L. // Microsporidia: Current Advances in Biology. Cham: Springer International Publishing, 2022. Pp. 285–317.
20. Dyková I. Phylum microspora // Fish Diseases and Disorders. Vol. 1: Protozoan and Metazoan Infections / Woo P.T.K., eds. 2nd edition. London, UK: CABI, 2006. Pp. 205–229.
21. Genetic Structure Analysis of Turbot (*Scophthalmus maximus*, Linnaeus, 1758) in the Black and Mediterranean Seas for Application of Innovative Management Strategies / Turan C., Ivanova P.P., Raykov V.S., Gurlek M., Erguden D., Yaglioglu D., Giragosov V. // Frontiers in Marine Science. 2019. Vol. 6. Article number 740.
22. Бессонова Н.А., Небесихина Н.А. Изучение генетической структуры популяции камбалы-калкан *Scophthalmus taenioides* (Scophthalmidae) в Азово-Черноморском бассейне // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2, № 4. С. 60–67.
23. Гаевская А.В. Паразиты и болезни рыб Черного и Азовского морей: I — морские, солоноватоводные и проходные рыбы. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. 380 с.
24. Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей. К.: Наукова думка, 1975. 552 с.

25. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1: Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. 438 с.
26. Rapid diagnosis for kalkan (*Pseudomonas maxima*) diseases / Sakai M., Itami T. (eds.). 3rd edition. Fish Culture Project. Special Publication 5, December, 2011. 17 p.
27. Özer A., Öztürk T. Parasite diversity of the Black Sea fishes in Turkish coastal areas / Sezgin M., Bat L., Urkmez D., Arici E., Ozturk B. (Eds) // Black Sea marine environment: the Turkish shelf. Research Foundation (TUDAV), Publication No: 46. Istanbul, Turkey, 2017. Pp. 289–309.
28. Çoban D., Demircan M.D., Tosun D.D. (Eds.) Marine Aquaculture in Turkey: Advancements and Management // Turkish Marine Research Foundation (TUDAV). Publication No: 59. İstanbul, Turkey, 2020. 430 p.
29. Maltsev V. Features of parasite infestation of turbot (*Pseudomonas maxima torosa*) in the Azov Sea ecosystem // 13th International EAFP Conference on Fish and Shellfish Diseases (17–21 September 2007, Grado, Italy). Abstract book. P. 229. (in English).
30. Maltsev V. Features of parasite infestation of flounder (*Plachthys flesus luscus*) in the Azov Sea ecosystem: program and abstract book // Xth European Multicolloquium of Parasitology. 24–29 August 2008, Paris. P. 158. (in English).
31. Epizootic study in a turbot farm: bacteriology, virology, parasitology and histology / Novoa B., Nun S., Fernández-Puentes C., Figueras A.J., Toranzo A.E. // Aquaculture. 1992. Vol. 107, issue 2–3. Pp. 253–258.
32. Microflora associated with healthy and diseased turbot (*Scophthalmus maximus*) from three farms in northwest Spain / Toranzo A.E., Novoa B., Romalde J.L., Nunez S., Devesa S., Marino E.... Barja J.L. // Aquaculture. 1993. Vol. 114, issue 3–4. Pp. 189–202.
33. An unusual site of infection by a microsporean in the turbot *Scophthalmus maximus* / Estévez J., Iglesias R., Leiro J., Ubeira F.M., Sanmartin M.L. // Diseases of Aquatic Organisms. 1992. Vol. 13. Pp. 139–142.
34. Dyková I., Figueras H. A. Histopathological changes in turbot *Scophthalmus maximus* due to a histophagous ciliate // Diseases of Aquatic Organisms. 1994. Vol. 18. Pp. 5–9.
35. PCR detection of *Tetramicra brevifilum* (Microspora) infection in turbot (*Scophthalmus maximus* L.) musculature / Leiro J., Iglesias R., Parama A., Aragort W., Sanmartin M.L. // Parasitology. 2002. Vol. 124, issue 2. Pp. 145–151.
36. *Tetramicra brevifilum*, a potential threat to farmed turbot *Scophthalmus maximus* / Figueras A., Novoa B., Santarem M., Martínez F., Álvarez Piñera J., Toranzo A.F., Dyková I. // Diseases of Aquatic Organisms. 1992. Vol. 14. Pp. 127–135.
37. Smith S.A. (ed.). Fish Diseases and Medicine. CRC Press, 2019. 397 p.
38. Lom J., Dykova I. Protozoan parasites of fishes. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Elsevier Amsterdam; London; New York; Tokyo, 1992. Vol. 26. 315 p.
39. DNA probes for detection of the fish microsporidians *Microgemma caulleryi* and *Tetramicra brevifilum* / Leiro J., Siso M.I.G., Parama A., Ubeira F.M., Sanmartin M.L. // Parasitology. 1999. Vol. 119, issue 3. Pp. 267–272.