

K. Molnár – A. El-Mansy – Cs. Székely – F. Baska:

EXPERIMENTAL STUDIES ON THE INTRA-OLIGOCHAETE DEVELOPMENT OF MYXOSPOREAN FISH PARASITES

Kísérletes vizsgálatok a halparazita nyálkaspórák fajok halon kívüli (intraoligochaeta) fejlődésmenetének tisztázására*

Molnár Kálmán¹, Amina El-Mansy²,
Székely Csaba¹, Baska Ferenc¹

¹ MTA Állatorvos-tudományi Kutatóintézet, Hungária krt 21. H-1143 Budapest
² National Institute of Oceanography and Fisheries, Cairo, Egypt

ÖSSZEFOGLALÁS. A szerzők saját vizsgálatai megerősítik azokat a szakirodalmi adatokat, amelyek bizonyítják, hogy a halak gyakori és patogén kórokozói, a nyálkaspórák alternatív gazdákkal (egy halfaj és egy oligochaetafaj) fejlődő kezdetleges, többsejtű paraziták. Laboratóriumi kísérletekben 7 faj esetében igazolták, hogy a halakból gyűjtött myxospórákkal fertőzött oligochaetákban 2-5 hónapos fejlődés során actinospórák fejlődtek ki. A *Myxobolus drjagini*, *M. portucalensis* és *M. hungaricus* fajok esetében a fejlődés *Tubifex tubifex*-ben triactinomyxon típusú actinospórákat eredményezett, míg ugyanezen alternatív gazdáiban *M. dispar* fajjal végzett kísérlet során raabeia típusú actinospórák formálódtak. Két *Thelohanellus*-faj és a *Sphaerospora renicola* fejlődése a *Branchiura sowerbyi* nevű oligochaetában ment végbe, melynek során a *T. nikolskii* és *T. hovorkai* aurantiactinomyxon, a *S. renicola* neoactinomyxon típusú spórákat formált. Úgy tűnik, hogy a halakból legismertebb, *Myxobolus*-fajok alternatív gazdáikban triactinomyxon, ill. raabeia formákban jelennek meg, míg a sphaerospórák és a hozzájuk rendszertanilag közel álló fajok neoactinomyxonspórákat képeznek. Az aurantiactinomyxon típusú spórák látszanak a legközönségesebb alakzatnak, mivel ilyen spórák formájában rendszertanilag távol álló myxosporeák actinosporea stádiumai is megjelenhettek.

SUMMARY. From the authors' own experiments as well as from data of the literature it now seems unquestionable that myxosporeans, which are common pathogens of fish, are primitive metazoan parasites that develop via alternate hosts (a fish and an oligochaete species). In laboratory experiments with 7 myxosporean species, the authors infected oligochaetes with myxospores collected from fish and demonstrated the emergence of actinospores after a development period of 2–5 months. In the case of the species *Myxobolus drjagini*, *M. portucalensis* and *M. hungaricus* the development in *Tubifex tubifex* resulted in triactinomyxon-type actinospores, while the species *M. dispar* gave rise to raabeia-type actinospores as a result of development in the same alternate hosts. The development of two *Thelohanellus* species and *Sphaerospora renicola* took place in the oligochaete *Branchiura sowerbyi*, *T. nikolskii* and *T. hovorkai* formed aurantiactinomyxon-type while *S. renicola* gave rise to neoactinomyxon-type spores. Comparing our own results with data of the literature it appears that the *Myxobolus* species best known from fish appear in triactinomyxon or raabeia forms in their alternate hosts, whereas sphaerospores and the species taxonomically close to them form neoactinomyxon spores. The aurantiactinomyxon-type spores seem to represent the commonest form, since this is the spore form in which the actinospore stages of even taxonomically distant myxosporeans may appear.

A nyálkaspórák fajok (Myxosporea) a halak gyakori belső élősködői, melyek a gazdák legkülönbözőbb szerveiből mutathatók ki. Az eddig ismert mintegy 1400 Myxosporea többsége fajlagos parazita, ezért csupán egyetlen gazdafajt fer-

tőz. Egy-egy halfajnak azonban esetenként több tucat nyálkaspórák parazitája lehet. A nyálkaspórák élősködők okozta betegségekkel és bonyolult fejlődésükkel a múlt század vége óta kutatók százai foglalkoztak, mégis csak mintegy tizenöt éve jutottak olyan ismeretekhez, amellyel a halon belüli fejlődés és ennek megfelelően a kórtani folyamatok nyomon követhetővé váltak.

* A szerzők közleményüket BARTHA ADORJÁN emlékének ajánlják.

A protozoonok LEVINE és mtsai (20) által alkotott rendszertana szerint halakban és kétéltűekben élősködő nyálkaspórások (Myxosporea) a kevés- és soksertés férgekben élő actinospórakkal (Actinosporea) együtt alkotják a Myxozoa törzset. Az utóbbi időben azonban többen (31, 19, 30, 28) kétségbe vonták a nyálkaspórások egysejtű mivoltát, és azokat mint többsejtű élősködőket részben a csalánozókkal, részben pedig a nematodákkal rokonították.

Az első nyálkaspórást JURINE (17) említette, aki a *Coregonus fera* nevű hal izomzatában talált cisztákat. Ezeket az élősködőket előbb psorospermis névvel illették (26), a nyálkaspórás (Myxosporidia) nevet később kapták (4). SCHULMAN (29) a Myxosporidia alosztályon belül két spórahéjjal határolt, Bivalvulea és több spórahéjjal határolt, Multivalvulea rendeket különített el, ahová az általa ismert több száz nyálkaspórás számos genusba csoportosította. A nyálkaspórások közül fajokban a *Myxobolus* genus a leggazdagabb, amely legalább 450 ismert fajt tartalmaz.

A nyálkaspórások olyan kezdetleges, többsejtű szervezetek, melyek a halakban, egy hosszú vegetatív szakasz után, legalább hat sejtből álló spórát képeznek. A vegetatív fejlődési alakok általában viszonylag nagyméretű plasmódiomok, amelyek számos vegetatív magot és generatív sejtet tartalmaznak. A generatív sejtekből a fejlődés egy bizonyos fokán 6 sejtől összetett spórák fejlődnek, melyekben az esetek többségében két sejt a spóra falának két féltekéjét, két sejt a csalánozófonalat rejtő sarki tokot és két sejt az amőboid csírákat képezi (21).

Az actinosporeák első képviselőjét, egy abban az időben még fajként meghatározott triactinomyxont 1899-ben írták le oligochaetákból (32). A mindössze 40 Actinosporea-faj többségét JANISZEWSKA (15, 16), valamint MARQUES (23) írták le, és morfológiai alapon a *Triactinomyxon*, *Raabeia*, *Aurantiactinomyxon*, *Echinoactinomyxon*, *Neoactinomyxon* genusokba sorolták (15, 16, 23). Felépítésük tekintetében az actinomyxonspórák hasonlítanak a nyálkaspórások spóráira, azonban azokra a hármasszimmetria jellemző, azaz három csalánozófonalat rejtő sarki tokjuk, valamint legtöbbször három farki nyúlványuk van. Ugyanakkor a spórában lévő amőboid csírák (sporoplasmák) száma több tucat is lehet. Az actinosporea stádiumok ultrastruktúráját illetően ugyancsak történtek vizsgálatok (22).

Míg a nyálkaspórások anatómiájára, rendszertanára és halon belüli fejlődésére vonatkozóan az ismeretek az utóbbi száz évben folyamatosan gyarapodtak, a halon kívüli fejlődés és

a fertőzési mechanizmus vonatkozásában csak mintegy 15 éve történt áttörés. AUERBACH (1) úgy vélte, hogy a halak fertőzését a myxospórákból a hal belében kiszabaduló amőboid csíra indítja meg. Hetvenöt évig mindenki elfogadta a közvetlen fertőzés tényét, bár mesterséges fertőzést hiteles módon senki sem tudott kiváltani. Mivel a tavakban a halakból származó myxospórák jelenléte esetén minden esetben jelentős nyálkaspórás fertőzöttségek alakultak ki, arra gondoltak, hogy az eredményes fertőzés csak a spórák legalább 4 hónapos külvilági tartózkodása (érése) nyomán jöhet létre (37).

A nyálkaspórások halon kívüli fejlődését kísérletes vizsgálatokkal WOLF és MARKIW (39) bizonyította. A nyálkaspórások fejlődésében létezik egy fejlődési szakasz, melynek során Oligochaeta alternatív gazdáiban, történetesen a *Tubifex tubifex*-ben triactinomyxon stádiumok alakulnak ki, melyeket a kutatók korábban az Actinosporea osztályba tartozó önálló fajoknak tekintettek. Azóta bizonyították, hogy más myxosporeák is Oligochaeta alternatív gazdáiban fejlődnek. (Az alternatív gazda fogalmát azért kellett bevezetni, mert az oligochaeták nem tekinthetők köztigazdáknak, hiszen azokban a myxospórákkal egyenlő rangú stádiumok, az actinospórák fejlődnek ki.) A *Myxobolus* genust illetően sikeres kísérleteket végeztek többek között a *M. cotti* (11), a *M. paulovskii* (27), a *M. carassii* (12), a *M. arcticus* (18), a *M. cultus* (42) fajokkal. A *Hoferellus*-, *Ceratomyxa*-, *Zschokkella*-, *Myxidium*- és *Thelobanellus*-fajok, és az amerikai harcsák proliferatív kopoltyúbetegségének kórokozójának halon kívüli fejlődését illetően is többen (2, 3, 10, 14, 33, 36, 38, 40, 41) végeztek eredményes kísérleteket. Minden esetben különféle Oligochaeta-fajok (kevésertéjű férgek) bizonyultak alternatív gazdáknak. Elektronmikroszkópos felvételekkel alátámasztott kísérletes munkával azt is igazolták, hogy a halak fertőződése nem feltétlenül a bélbe került actinospórákkal történik, mivel a vízben lebegő actinospórák, a halnyálka hatására, a bőrrel vagy a kopoltyúval érintkezve, kilövelik csalánozófonalaikat, s a sejtek közé injektálják sporoplasmájukat (13). A *M. cerebralis* faj esetében a fiatal élősködő stádiumok az idegpályák mentén jutottak el a megtelepedés helyére.

A hazai Myxosporea-kutatás eredményei megerősítik az előzőekben felsorolt eredményeket (5, 6, 7, 8, 9, 24, 25, 35). Ezek alapján ma már nem kétséges, hogy minden egyes hal-élősködő Myxosporea-fajnak egy oligochaetákban fejlődő (fajnak ma már nem nevezhető) actinospóra stádium felel meg. Jelen munka

során arra a kérdésre kívántunk választ kapni, hogy vajon az egyes Myxosporaea családokhoz és nemzetségekhez tartozó nyálkaspórások fejlődése során milyen actinospóra típusok alakulnak ki.

Anyag és módszer

A munkahipotézis igazolására két irányban végeztünk vizsgálatokat. Egyrészt egy halgazdaságban és a Balatonon vizsgáltuk a különféle Oligochaeta-fajok actinospórákkal való fertőzöttségét, másrészt tizenkét nyálkaspórás fajjal (*Myxobolus bramae*, *M. dispar*, *M. drjagini*, *M. hungaricus*, *M. portucalensis*, *M. paulovskii*, *Thelobanellus nikolskii*, *T. hovorkai*, *Hoferellus carassii*, *Myxidium giardi*, *Sphaerospora renicola* és *S. molnari*) laboratóriumi kísérleteket végeztünk a fejlődési ciklusok tanulmányozására.

Az oligochaeták természetes fertőzöttségét vizsgálva, a szerológiai próbákhoz használt, ún. „cell-well-plate” lemezek mélyedéseiben tartott féregegyedeken az actinospórák ürülését tanulmányoztuk és tipizáltuk azokat (8, 9). A laboratóriumi kísérleteket 10 literes akváriumokban és kisebb műanyag edényekben végeztük. Akváriumként vegyesen néhány száz *Tubifex*-, *Limnodrilus*-, ill. *Branchiura*-fajokhoz tartozó oligochaetát tettünk az 1-2 cm vastag, előzőleg kifőzéssel sterilizált iszaprétegbe. A műanyag edényekbe ugyanezen fajoknak mintegy 100-100 példányát helyeztük. A *Tubifex*- és *Limnodrilus*-férgeseket biztosan fertőzésmentes helyről, egy hegy oldalában lévő, halat nem tartalmazó erdei kátyúból gyűjtöttük, a tógazdaságból származó *Branchiura*-egyedeket viszont 6-8 hónapos laboratóriumi tartás után vontuk be a kísérletbe, amikor már fertőzésmentesnek voltak tekinthetők. Mindkét esetben féregfajonként azonos számú kontrollegyedet is szerepeltettünk a kísérletekben. Az edényeket szellőztettük, s az oligochaeták túlélését egy kevés haltáp és baromfitrágya hozzáadásával biztosítottuk. A kísérletek időtartama alatt a kísérleti edényekben a víz hőmérséklete 19-24 °C között váltakozott. A fertőzés a halakból gyűjtött spóráknak az edények iszapjába való keverésével történt. Az adagolt spórák száma fajonként változó volt, de minden esetben meghaladta a százezret. Az oligochaeták fertőzöttségét a kísérlet során részben natív vizsgálattal, mikroszkóp alatt tanulmányoztuk, részben pedig a hetente rögzített néhány féregegyed szövettani feldolgozása után állapítottuk meg. A biztos diagnózist a férgek actinospóra stádiumok kibocsátása jelentette, melyeket sztereomikroszkópos vizsgálat-

tal, a szövettenyésztésre használt műanyag lemezek mélyedéseinek vizéből mutattunk ki. Az actinospórákat mind a természetes vízből származó kevéssertéjű férgek vizsgálata során, mind a kísérletekben a SZÉKELY (34) által ajánlott módon videoszalagra rögzítettük, majd a képernyőről való méréssel vagy IMAGO-program segítségével felvettük a méreteket, és rajzokat készítettünk. Szövettani célra hetente minden kísérletből 1-4 Oligochaetát Bouin-oldatban rögzítettünk, és a paraffinos beágyazás után készült, 4 mm vastag metszeteket hematoxilinnal és eozinnal festettük. Az esetek egy részében a két részre vágott Oligochaeta egyik felét szövettani célra tettük el, a másik felét 2%-os ozmiumtetroxidban fixáltuk, kakodilát pufferrel (pH 7,4) többször kimostuk, dehidráltuk, és Durcupán ACM gyantába ágyaztuk. Ezen anyagból üveggéssel 0,5-1 µm vastagságú félvékony metszeteket készítettünk, s azokat 0,1%-os toluidinkék-oldattal festettük.

Eredmények

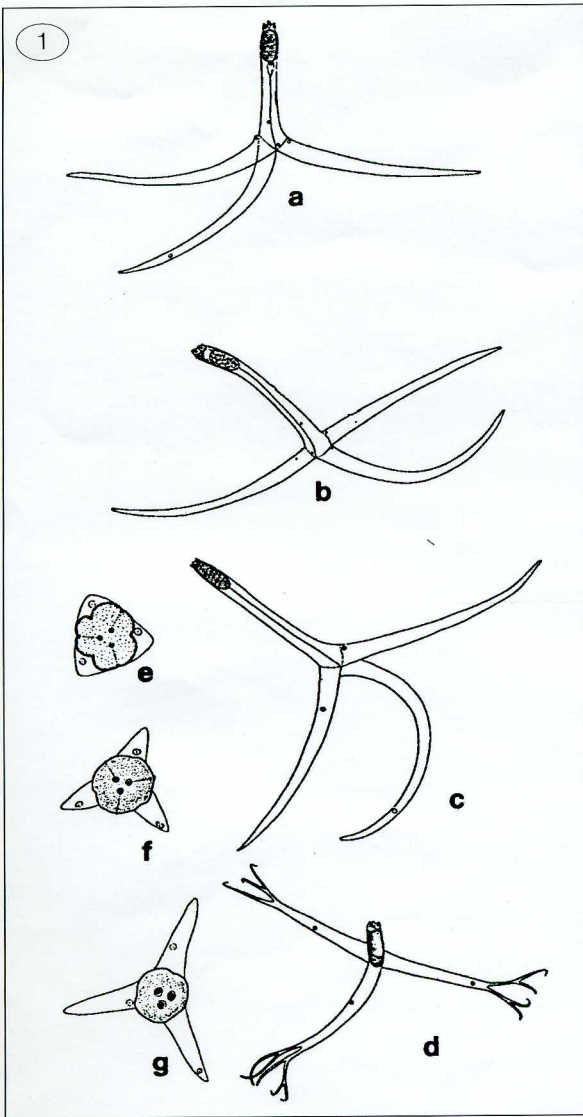
A) Felmérés jellegű vizsgálatok

A tógazdaságból és a Balatonból gyűjtött oligochaeták egyaránt nagyszámú actinospórákat ürítettek. A felmérő vizsgálatok során a tógazdaságból 29 actinospóra típus (triacinomyxon, raabeia, aurantiacinomyxon, neoactinomyxon) fordult elő. Az esetek többségében egy-egy Oligochaeta csak egyetlen actinospóra típussal volt fertőzött, de esetenként egy időben kettő, sőt három különféle típust ürítő egyedek is előfordultak. A tógazdaságból gyűjtött *Branchiura sowerbyi* egyedek 85%-a ürített raabeia, 59%-a aurantiacinomyxon, 20%-a neoactinomyxon típusú actinospórákat. A *Tubifex tubifex* példányokból raabeiák 1,2%-ban, aurantiacinomyxon típusok 0,9%-ban, triacinospórák 32%-ban ürültek. *Limnodrilus hoffmeisteri*-ben csak aurantiacinospórák voltak találhatóak, ezek viszont a vizsgált egyedek 34%-át fertőzték (8).

A Balatonból csak *Tubifex*- és *Limnodrilus*-egyedek kerültek vizsgálatra. Ezekben a triacinospórák, raabeiák és aurantiacinospórák 10 típusa volt megtalálható. A *Tubifex*-egyedek 33%-a triacinospórákkal, 1%-a raabeiaspórákkal volt fertőzött. A *Limnodrilus*-példányok 3%-a aurantiacinospórákat, 2%-a triacinospórákat, 1,4 %-a raabeiaspórákat ürített (9).

B) Kísérletes vizsgálatok

A 12 kísérleti fertőzés közül 7 eredményezte actinospórák ürülését. Ezek közül a *Myxobolus hungaricus* és *M. drjagini* esetében a *Tubifex tubifex* bizonyult alternatív gazdának, s benne



1. ábra. Különféle nyálkaspórás fajok actinospóráinak sematikus rajzai

a: *Myxobolus hungaricus* triactinospórája *Tubifex tubifex*ből; b: *Myxobolus drjagini* triactinospórája *Tubifex tubifex*ből; c: *Myxobolus portucalensis* triactinospórája *Tubifex tubifex* és *Limnodrilus hoffmeisteri* nevű kevéssertéjű férgekéből; d: *Myxobolus dispar* raabeiaspórái *Tubifex tubifex*ből; e: *Sphaerospora renicola* neoactinospórája a *Branchiura sowerbyi* kevéssertéjű féregéből; f: *Thelohanellus nikolskii* aurantiactinospórája *Tubifex tubifex*ből; g: *Thelohanellus hovorkai* *Branchiura sowerbyi*ből fejlődő aurantiactinospórája

típusos, három spóratokból, nyélből és háromosztatú nyúlványból álló triactinospórák képződtek, melyek egymástól méreteikben és az amőboid csírák (sporoplasmák) számában különböztek (1/a., 1/b. és 2. ábra). *M. portucalensis* esetében ugyancsak triactinospórák jöt-

◀ **Figure 1.** Schematic drawings of of actinospores of different myxosporean species

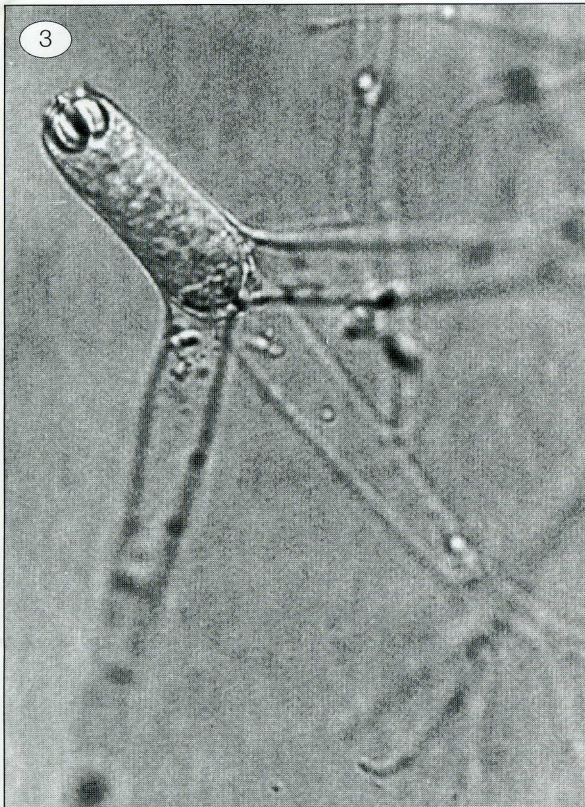
a: triactinospore of *Myxobolus hungaricus* from *Tubifex tubifex*; b: Triactinospore of *M. drjagini* from *T. tubifex*; c: Triactinospore of *M. portucalensis* from *T. tubifex* and *Limnodrilus hoffmeisteri*; d: Raabeia spore of *M. dispar* from *T. tubifex*; e: Neoactinospore of *Sphaerospora renicola* from *Branchiura sowerbyi*; f: Aurantiactinospore of *Thelohanellus nikolskii* from *T. tubifex*; g: Aurantiactinospore of *T. hovorkai* from *B. sowerbyi*



2. ábra. Dévérparazita *Myxobolus hungaricus* triactinospórái
Natív felvétel, 600X

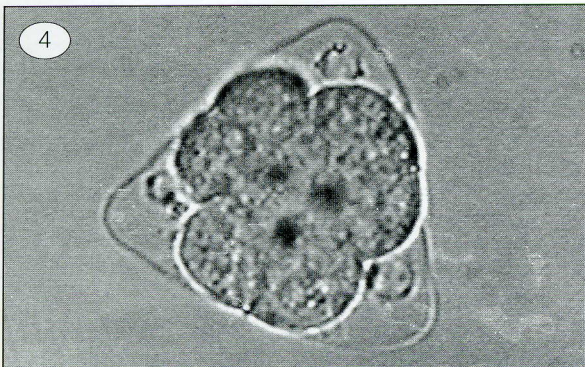
Figure 2. Triactinospores of *Myxobolus hungaricus* a parasite of the bream
600X

tek létre (1/c. ábra), azonban ezek mind *Tubifex tubifex*ben, mind pedig *Limnodrilus hoffmeisteri*ben kifejlődtek. A pontyélősködő *Myxobolus dispar* számára csak a *Tubifex* bizonyult megfelelő alternatív gazdának, s benne raabeia típusú spórák formálódtak (1/d. és 3. ábra), melyek a szakirodalomból ismert nyél nélküli raabeiáktól többszörösen osztódó farkukkal tértek el. Aurantiactinospórák (1/f., 1/g. és 5. ábra) *Thelohanellus nikolskii* és *T. hovorkai* fajokkal végzett mesterséges fertőzés nyomán jöttek létre, s az előbbi faj esetében a



3. ábra. *Pontyparazita* Myxobolus dispar *raabeiaspórája*
Natív felvétel, 1000X

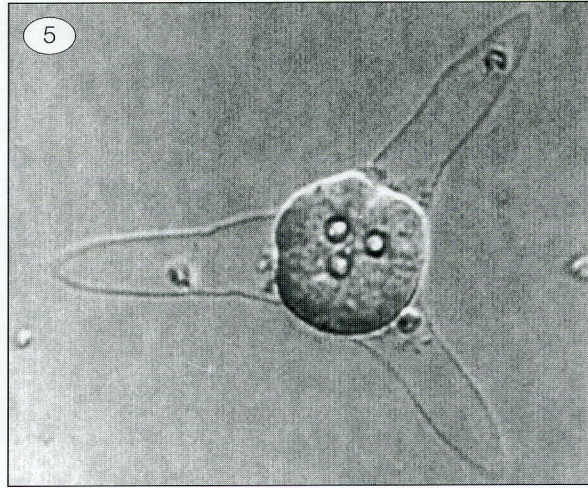
Figure 3. *Raabeia* spore of Myxobolus dispar a parasite of the common carp 1000X



4. ábra. *Pontyparazita* Sphaerospora renicola *neoactinospórája*
Natív felvétel, 1800X

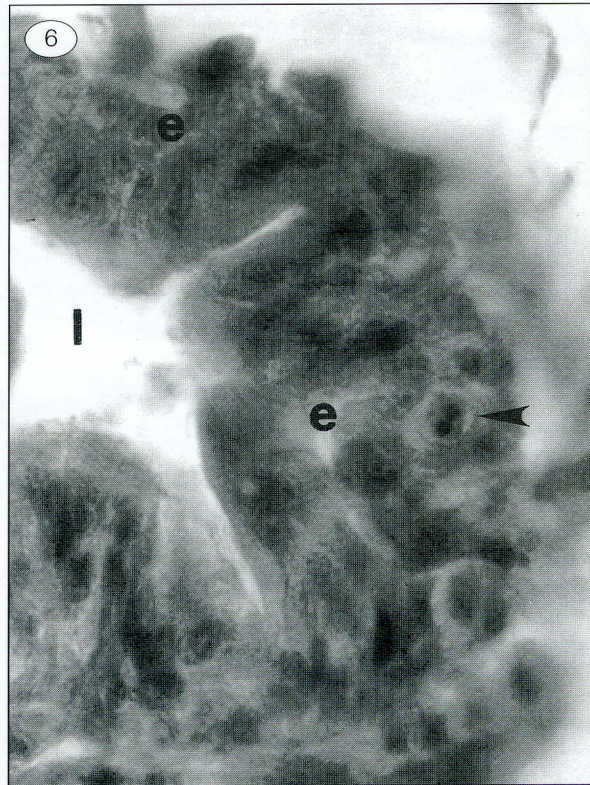
Figure 4. *Neoactinospore* of Sphaerospora renicola a parasite of the common carp 1800X

Tubifex tubifex, az utóbbi esetében a *Branchiura sowerbyi* bizonyult alternatív gazdának. A ponty úszóhólyag-gyulladásának kórokozója, a veseélősködő *Sphaerospora renicola* fejlődése *Branchiura sowerbyi* alternatív gazdáiban ment végbe, és neoactinospórák képződésében realizálódott (1/e. és 4. ábra).



5. ábra. *Pontyparazita* Thelohanellus hovorkai *aurantiactinospórája*
Natív felvétel, 1000X

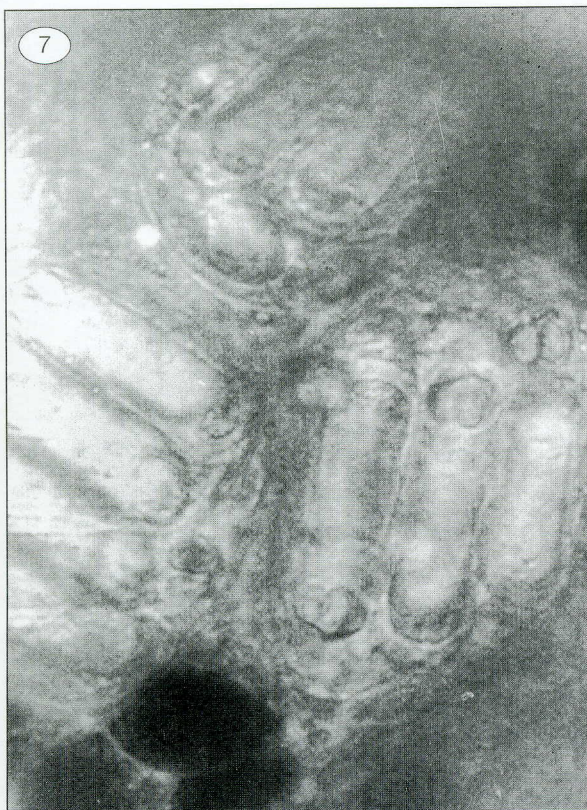
Figure 5. *Aurantiactinospore* of Thelohanellus hovorkai a parasite of the common carp 1000X



6. ábra. Myxobolus dispar *korai fejlődési alakja* (nyíl) *T. tubifex* bélhámjában (e) 21 nappal a fertőzést követően
l = bélüreg; szövettani metszet; H.-E. 1000X

Figure 6. *Early developmental stage* of Myxobolus dispar (arrow) in the intestinal epithelium of *T. tubifex* (e) 21 days after infection
l = lumen of the gut; histological section; H.-E. 1000X

Élő féreggyedek fénymikroszkópos vizsgálatakor fejlődő actinosporea stádiumok csak *T. tubifex*-ben voltak felfedezhetők. Ezekben a *M. drjagini* faj esetében már a fertőzés utáni 21. napon kimutathatóvá váltak a bélhámiban fejlődő pansporociszták. Szövetteni készítményekben a sötétre festődő, fiatal fejlődési stádiumokat minden esetben az Oligochaeta bélhámjában találtuk meg (6. ábra). A már actinospórákat tartalmazó pansporociszták *T. tubifex*-ben már natív vizsgálattal is felfedezhetők voltak (7. ábra). Ezek a pansporociszták az esetek többségében ugyancsak a hámiban foglaltak helyet (8. ábra), egyes fajoknál azonban

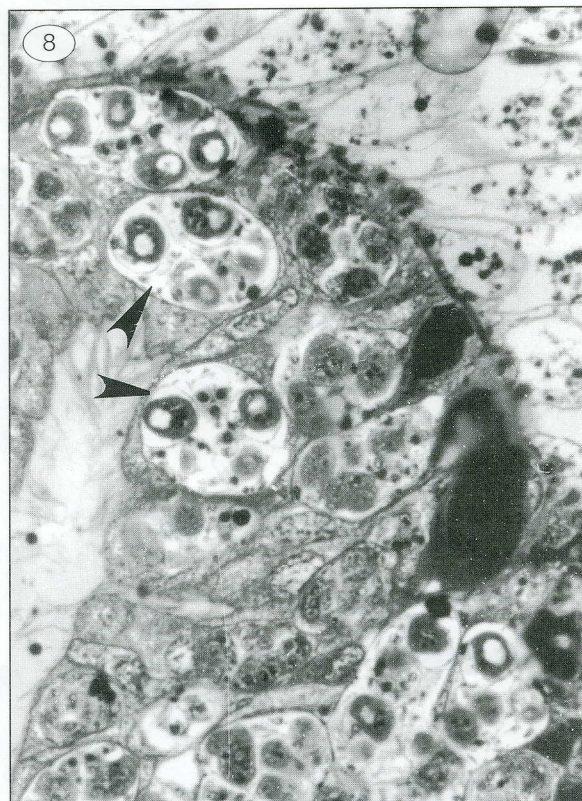


7. ábra. *Myxobolus dispar* raabeiaspórákat tartalmazó pansporocisztái *T. tubifex* bélében a fertőzést követő 199. napon
Natív felvétel, 1000X

Figure 7. Pansporocysts of *Myxobolus dispar* containing raabeia spores in the gut of *T. tubifex* 199 days after infection
1000X

a féreg haemocoeljében is megtalálhatók voltak (9. ábra).

Az actinosporea-fejlődés időtartama fajoként különbözött, és 2-5 hónapot tett ki. Az actinospórák a *M. drjagini* esetében a 91., a *M. hungaricus* esetében a 102., a *M. portucalensis* esetében a 160., a *M. dispar* esetében a 217. napon ürültek az alternatív gazdákból. A *Thelo-*



8. ábra. *Thelohanellus hovorkai* fejlődő aurantiactinospórái (nyilak) *B. sowerbyi* bélhámjában

Félvékony készítmény, 500X

Figure 8. Developing aurantiactinospores of *Thelohanellus hovorkai* (arrows) in the intestinal lumen of *B. sowerbyi*
Semithin section, 500X

hanellus hovorkai esetében a spórák kibocsátására a 101. napon, a *T. nikolskii* esetében a 60. napon (10. ábra), a *Sphaerospora renicola* esetében viszont a 98. napon került sor.

Megvitatás

A tanulmányozott tógazdaságból és a Balatonból gyűjtött Oligochaeta-fajok egyaránt magas fokban voltak actinosporea stádiumokkal fertőzve, s bennük sok, a szakirodalomból még nem ismert triactinomyxon, raabeia, aurantiactinomyxon és neoactinomyxon típus fordult elő. Ugyanezen actinospóraformákat kísérleteink során is megfigyelhettük, ugyanis a tisztázott 7 ciklusból három esetben triactinospórák, két esetben aurantiactinospórák, és egy-egy esetben raabeiaspórák, ill. neoactinospórák alakultak ki. Az eddig elvégzett külföldi és hazai kísérletes vizsgálatok eredményeképpen 10 *Myxobolus*-faj 2-2 *Thelohanellus*- és *Hoferellus*-faj és egy-egy *Myxidium*-, *Zschokkella*-, *Ceratomyxa*-, *Sphaerospora*-faj és a



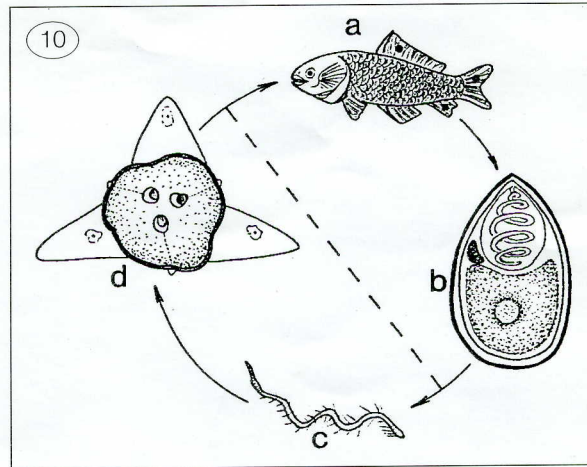
9. ábra. Myxobolus dispar spórákkal kísérletesen fertőzött *T. tubifex* keresztmetszete (199 nappal a fertőzés után). A nyilak a testüregbe kiszabadult érett spórákat tartalmazó pánsporocisztákat jelzik
Félvékony készítmény, 200X

Figure 9. Cross-section of a *T. tubifex* infected experimentally with spores of *Myxobolus dispar* (199 days after infection). Arrows indicate pansporocysts with matured spores released into the coelom of the worm

Semithin section, 200X

PGD kórokozó (feltehetően egy *Sphaerospora*-faj) fejlődési ciklusa és actinospóra stádiumai váltak ismertté (táblázat). Az adatokból úgy tűnik, hogy a myxospórák és actinospórák típusai között viszonylag szoros korreláció van. A *Myxobolus*-fajok többsége triactinomyxon típusú fejlődött, s csak kisebb részükből alakultak ki a triactinomyxonokhoz morfológiailag közel álló hexactinomyxon és raabeia típusok. Véleményünk szerint az eddigi osztályozás szerinti actinospóra típusok mellett számos átmeneti forma is létezik, s például a hexactinomyxon egy osztott nyúlványú triactinomyxonnak, a *M. dispar* actinospórája pedig egy többszörösen bifurkálódott raabeianak felel meg. Amíg azonban a triactinomyxon és raabeia típusok egyöntetűen a *Myxobolus*-fajok actinosporea stádiumainak felelnek meg, az auran-

NYÁLKASPÓRÁS PARAZITÁK



10. ábra. Pontyparazita *Thelohanellus nikolskii* fejlődésének sematikus ábrája

a: az alternatív gazda, a ponty (*Cyprinus carpio*) uszonyán fejlődnek ki a myxospórákat tartalmazó ciszták; b: a kívülvilágra ürülő myxospóra oligochaetákban fejlődik tovább; c: a fejlődés egy másik alternatív gazdában, kevéssértéjű féregben folytatódik; d: a *T. nikolskii* féregből ürülő és vízben lebegő aurantiactinospórái a halat fertőzik

Figure 10. Schematic drawing of *Thelohanellus nikolskii* a parasite of the common carp a: Plasmodia containing myxospores develop in the fins of the alternate host common carp (*Cyprinus carpio*); b: myxospores released from fish infect oligochaetes; c: development continues in oligochaetes, the other alternate hosts; d: actinospores of *T. nikolskii* released from the worms and floating in the water infect fish

tiactinomyxon típus több egymástól rendszerint eltérő nyálkaspórásnak az actinospóra alakja lehet. Aurantiactinospórákat képeznek a myxobolusokhoz közel álló *Thelohanellus*-fajok, és a myxospóra szerkezetét tekintve távol álló *Hoferellus*- és *Myxidium*-fajok. Ugyanakkor a morfológiailag különböző, de rendszerint egymáshoz közel álló *Sphaerospora*- és *Ceratomyxa*-fajok neoactinospórákat formáltak, annak ellenére, hogy az utóbbi faj nem is egy Oligochaeta, hanem a tengeri környezetben gyakoribb Polychaeta alternatív gazdában fejlődött.

Elvégzett kísérleteink további adatokat szolgáltatnak annak bizonyítására, hogy a nyálkaspórák fejlődése alternatív gazdák segítségével történik, melynek során a halakban a myxospórák, oligochaetákban (esetenként polychaetákban) pedig ugyanezen fajok actinospórái alakulnak ki (10. ábra).

Táblázat. Halakban élősködő nyálkaspórás fajok ismert actinospóra típusai
Table. Known actinospore types of fish parasitic myxosporeans

A nyálkaspórás faj neve	Actinospora stádium	Szakirodalmi forrás
<i>Myxobolus cerebralis</i>	triacinomyxon	Wolf és Markiw, 1984
<i>M. cotti</i>	triacinomyxon	El-Matbouli és Hoffmann, 1989
<i>M. arcticus</i>	triacinomyxon	Kent, Whitaker és Margolis, 1993
<i>M. carassii</i>	triacinomyxon	El-Matbouli és Hoffmann, 1993
<i>M. drjagini</i>	triacinomyxon	El-Mansy és Molnár, 1997
<i>M. hungaricus</i>	triacinomyxon	El-Mansy és Molnár, 1997
<i>M. portucalensis</i>	triacinomyxon	El-Mansy, Molnár és Székely, 1998
<i>M. pavlovskii</i>	hexactinomyxon	Ruidisch, El-Matbouli és Hoffmann, 1991
<i>M. cultus</i>	raabeia	Yokoyama, Ogawa és Wakabayashi, 1995
<i>M. dispar</i>	raabeia	Molnár, El-Mansy, Székely és Baska, 1999
<i>Thelohanellus hovorkai</i>	aurantiactinomyxon	Yokoyama, 1997
	aurantiactinomyxon	Székely, El-Mansy, Molnár és Baska, 1998
<i>T. nikolskii</i>	aurantiactinomyxon	Székely, El-Mansy, Molnár és Baska, 1998
<i>Hoferellus carassii</i>	neoactinomyxon	Yokoyama, Ogawa és Wakabayashi, 1993
	aurantiactinomyxon	Troullier, El-Matbouli és Hoffmann, 1996
<i>Hoferellus cyprini</i>	aurantiactinomyxon	Grossheider és Körting, 1992
<i>Myxidium giardi</i>	aurantiactinomyxon	Benajiba és Marques, 1993
PGD organizmus	aurantiactinomyxon	Styer és mtsai, 1991
<i>Zschokkella nova</i>	siedleckiella	Uspenskaya, 1995
<i>Ceratomyxa shasta</i>	neoactinomyxon	Bartholomew, Fryer és Rohovec, 1997
<i>Sphaerospora renicola</i>	neoactinomyxon	Molnár, El-Mansy, Székely és Baska, 1999

Köszönetnyilvánítás

A szerzők köszönetüket fejezik ki PAPP EMESÉNEK és VÁRAINÉ KIS ZSUZSÁNAK a munkában való közreműködésükért. A munka anyagi támogatását az OTKA (T. 0114648 sz. és T O20044 sz. szerződések), valamint a Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága és az FM Halgazdálkodási Alapja biztosította.

IRODALOM

- AUERBACH, M.: Die Sporenbildung von Zschokkella und das System der Myxosporidien. Zool. Anz., 1910. 35.240-256.
- BARTHOLOMEW, J. L. – WHIPPLE, M. J. et al.: The life cycle of *Ceratomyxa shasta*, a myxosporean parasite of salmonids requires a freshwater polychaete as an alternate host. J. Parasitol., 1997. 83.859-868.
- BENAJIBA, M. H. – MARQUES, A.: The alternation of actinomyxidial and myxosporidial sporal form in the development of *Myxidium giardi* (parasite of *Anguilla anguilla*) through oligochaetes. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., 1993. 13.100-103.
- BÜTSCHLI, O.: Myxosporidia in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Protozoa. Vol. 1. 1882. 590-603.
- EL-MANSY, A. – MOLNÁR, K.: Extrapiscine development of *Myxobolus drjagini* Akhmerov, 1954 (Myxosporea: Myxobolidae) in oligochaete alternative hosts. Acta Vet. Hung., 1997. 45.427-438.
- EL-MANSY, A. – MOLNÁR, K.: Development of *Myxobolus hungaricus* Jacsó, 1940 (Myxosporea: Myxobolidae) in oligochaete alternate hosts. Dis. Aquat. Org., 1997. 31.227-232.
- EL-MANSY, A. – MOLNÁR, K. – SZÉKELY, Cs.: Development of *Myxobolus portucalensis* Saraiva et Molnár, 1990 (Myxosporea: Myxobolidae) in the oligochaete *Tubifex tubifex* (Müller). Syst. Parasitol., 1998. 41.95-103.
- EL-MANSY, A. – SZÉKELY, Cs. – MOLNÁR, K.: Studies on the occurrence of actinosporean stages of fish myxosporeans in a fish farm in Hungary, with the description of triacinomyxon, raabeia, aurantiactinomyxon and neoactinomyxon types. Acta Vet. Hung., 1998. 46.259-284.
- EL-MANSY, A. – SZÉKELY, Cs. – MOLNÁR, K.: Studies on the occurrence of actinosporean stages of myxosporeans in Lake Balaton, Hungary, with the description of triacinomyxon, raabeia and aurantiactinomyxon types. Acta Vet. Hung., 1998. 46.437-450.
- EL-MATBOULI, M. – FISCHER-SCHERL, T. – HOFFMANN, R. W.: Transmission of *Hoferellus carassii* Achmerov, 1960 to goldfish *Carassius auratus* via an aquatic oligochaete. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., 1992. 12.54-56.
- EL-MATBOULI, M. – HOFFMANN, R. W.: Experimental transmission of two *Myxobolus* spp. developing bisporogeny via tubificid worms. Parasitol. Res., 1989. 75.461-464.
- EL-MATBOULI, M. – HOFFMANN, R. W.: *Myxobolus carassii* Klokacheva, 1914 also requires an aquatic oligochaete, *Tubifex tubifex* as an intermediate host in its life cycle. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., 1993. 13. 189-192.
- EL-MATBOULI, M. – HOFFMANN, R. W. – MANDOK, C.: Light and electron microscopic observations on the route of the triacinomyxon-sporoplasm of *Myxobolus cerebralis* from epidermis into rainbow trout cartilage. J. Fish Biol., 1995. 46.919-935.
- GROSSHEIDER, G. – KÖRTING, W.: First evidence that *Hoferellus cyprini* (Doflein, 1898) is transmitted by Nais sp. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., 1992. 17.17-20.
- JANISZEWSKA, J.: Actinomyxidial. Morphology, ecology, history of investigations, systematics, development. Acta Parasit. Polon., 1955. 2.405-443.
- JANISZEWSKA, J.: Actinomyxidial II. New systematics, sexual cycle, description of new genera and species. Zool. Polon., 1957. 8.3-34.
- JURINE, L. L.: Histoire des poissons du lac Leman. Mem. Soc. Phys. His. Nat., 1825. vol. 3.
- KENT, M. L. – WHITAKER, D. J. – MARGOLIS, L.: Transmission of *Myxobolus arcticus* Pugachev and Kholov, 1979, a myxosporean parasite of Pacific sal-

- mon, via a triactinomyxon from the aquatic oligochaete *Stylodrilus beringianus* (Lumbriculidae). Can. J. Zool., 1993.71.1207-1211.
19. KENT, M. L. – MARGOLIS, L. – CORLISS, J. O.: The demise of a class of protists: taxonomic and nomenclatural revisions proposed for the protist phylum Myxozoa Grassé, 1970. Can. J. Zool., 1995.72.932-937.
 20. LEVINE, N. D. – CORLISS, J. O. et al.: A newly revised classification of the Protozoa. J. Protozool., 1980.27.37-58.
 21. LOM, J. – DYKOVÁ, I.: Protozoan parasites of fishes. Elsevier. Amsterdam–London–New York–Tokyo, 1992. 159-235.
 22. LOM, J. – DYKOVÁ, I.: Ultrastructural features of the actinosporean phase of Myxosporea (Phylum Myxozoa): a comparative study. Acta Protozool., 1997.36.83-103.
 23. MARQUES, A.: Contribution a la connaissance des Actinomyxidies: ultrastructure, cycle biologique, systematique. Ph.D. Thesis, Université des Science et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 1984.
 24. MOLNÁR, K. – EL-MANSY, A. – SZÉKELY, Cs. – BASKA, F.: Development of *Myxobolus dispar* Thelohan, 1895 (Myxosporea: Myxobolidae) in an oligochaete alternate host *Tubifex tubifex* (Müller). Folia Parasitol., 1999.46.15-21.
 25. MOLNÁR, K. – EL-MANSY, A. – SZÉKELY, Cs. – BASKA, F.: Experimental identification of the actinosporean stage of *Sphaerospora renicola* Dykova and Lom 1982 (Myxosporea: Sphaerosporidae) in oligochaete alternate hosts. J. Fish Dis., 1999.22.11. 143-153.
 26. MÜLLER, J.: Über Psorospermien. Arch. Anat. Physiol. Wissensch. Med., 1941.5.477-496.
 27. RUIDISCH, S. – EL-MATBOULI, M. – HOFFMANN, R. W.: The role of tubificid worms as an intermediate host in the life cycle of *Myxobolus pavlovskii* (Akhmerov, 1954). Parasitol. Res., 1991.77.663-667.
 28. SCHLEGEL, M., – LOM, J. et al.: Phylogenetic analysis of complete small subunit ribosomal RNA coding region of *Myxidium lieberkuebni*: Evidence that Myxozoa are Metazoa and related to Bilateralia. Arch. Protistenknd., 1996.147.1-9.
 29. SCHULMAN, S. S.: Myxosporidia of the fauna of the USSR. Nauka. Moszkva-Leningrad, 1966. 1-504. (in Russian)
 30. SIDDALL, M. E. – MARTIN, D. S. et al.: The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic Cnidaria. J. Parasitol., 1995.81.961-967.
 31. SMOTHERS, J. F. – VON DOHLEN, C. D. et al.: Molecular evidence that the myxosporean protists are metazoans. Science, 1994.265.1719-1721.
 32. STOLC, A.: Actinomyxidies, nouveau groupe de Mesozoaires parent des Myxosporidies. Bull. Internat. de l'Acad. Sci. Boheme, 1899.22.1-12.
 33. STYER, E. L. – HARRISON, L. R. – BURTLE, G. J.: Experimental production of proliferative gill disease in channel catfish exposed to a myxozoan-infected oligochaete, *Dero digitata*. J. Aquat. Anim. Health, 1991.3.288-291.
 34. SZÉKELY, Cs.: Possible applications of video-technology and digital image processing in fish parasitology: morphological examination of the groups Apicomplexa and Myxosporea-Actinosporea by video-technology. Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., 1997.17.81-82.
 35. SZÉKELY, Cs. – EL-MANSY, A. – MOLNÁR, K. – BASKA, F.: Development of *Thelobanellus hovorkai* Achmerov, 1960 and *Thelobanellus nikolskii* Achmerov, 1955 (Myxosporea: Myxozoa) in oligochaete alternate hosts. Fish Pathol., 1998.33.107-114.
 36. TROUILLIER, A. – EL-MATBOULI, M. – HOFFMANN, R. W.: A new look at the life-cycle of *Hoferellus carassii* in goldfish (*Carassius auratus auratus*) and its relation to „kidney enlargement disease” (KED). Folia Parasitol., 1996.43.173-187.
 37. USPENSKAYA, A. V.: Biological features of the invasive stage of *Myxosoma cerebralis* (Myxosporidia: Myxosomatidae). Parazitologija, 1978.12.15-19. (In Russian)
 38. USPENSKAYA, A. V.: Alternation of actinosporean and myxosporean phases in the life-cycle of *Zschokkella nova* (Myxozoa). J. Eukar. Microbiol., 1995.42.665-668.
 39. WOLF, K. – MARKIW, M. E.: Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts. Science, 1984.225.1449-1452.
 40. YOKOYAMA, H.: Transmission of *Thelobanellus hovorkai* Achmerov, 1960 (Myxosporea: Myxozoa) to common carp *Cyprinus carpio* through the alternate oligochaete host. Syst. Parasitol., 1997.36.79-84.
 41. YOKOYAMA, H. – OGAWA, K. – WAKABAYASHI, H.: Involvement of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta: Annelida) in the transmission of *Hoferellus carassii* (Myxosporea: Myxozoa), the causative agent of kidney enlargement disease (KED) of goldfish *Carassius auratus*. Fish Pathol., 1993.28.135-139.
 42. YOKOYAMA, H. – OGAWA, K. – WAKABAYASHI, H.: *Myxobolus cultus* n. sp. (Myxosporea: Myxobolidae) in the goldfish *Carassius auratus* transformed from the actinosporean stage in the oligochaete *Branchiura sowerbyi*. J. Parasitol., 1995.81.446-451.

TALLÓZÁS/HAL

A hal védekezési reakciói parazitás invázió esetén. Az évszázad utolsó negyedében jelentősen előrehaladt a hal immunológiai folyamatainak megismerése. Ezek lényegében azonosak a magasabb rendű gerincesekben és az emberben megismertekkel. A celluláris védekezés egyik formája az élősködő és petéinek „eltokolása”, amelyben eosinophil, neutrophil és mac-

rophag sejtek vesznek részt. A sejtes védekezés másik alakja a phagocytosis, amelyben a granulocyták minden válfaja szerepel. Érdekessége, hogy alacsony víz-hőmérsékleten (0,5-12 °C) a folyamat erőteljesebb, mint magas (20-28 °C) víz-hőmérsékleten. A humorális védekezés mind az egy-, mind a többsejtű paraziták inváziója során az immunkompetens T- és B-lymphocyták aktivi-

tásának növekedésében nyilvánul meg. Az ellenanyagok a vérben vagy pl. a testfelületet borító nyálkában jelennek meg.

A vakcinás védekezés – az ígéretes kísérleti eredmények ellenére – a távoli jövő reménye. Hagyományos módon hatékony oltóanyag nem állítható elő. (*Medycyna Wet.*, 1998.54.579-582. –*kojā*–)