



Halélősködő nyálkaspórák intrapiscin és intraoligochaeta stádiumainak kísérletes vizsgálata

Doktori értekezés

Készítette:
Rácz Orsolya Zita

témavezető:
Dr. Molnár Kálmán

**Budapest
2004**

Szent István Egyetem
Állatorvos-tudományi Doktori Iskola

Témavezető:

.....

Dr. Molnár Kálmán
MTA Állatorvos-tudományi Kutatóintézete

Készült 8 példányban. Ez az 1. sz. példány.

.....

Rácz Orsolya Zita

TARTALOMJEGYZÉK

<u>RÖVIDÍTÉSEK</u>	4
<u>1. ÖSSZEFOGLALÁS</u>	5
<u>2. BEVEZETÉS</u>	6
2.1. Célkitűzések.....	6
<u>3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS</u>	7
3.1. Nyálkaspórások kutatásának története.....	7
3.2. Nyálkaspórások rendszertana.....	8
3.2.1. Nyálkaspórások eredete és rendszertani helyük.....	8
3.2.2. Nyálkaspórások rendszerezése.....	9
3.3. Nyálkaspórások általános jellemzése.....	11
3.3.1. Myxospórák.....	11
3.3.2. Actinospórák.....	13
3.4. Nyálkaspórások fejlődési ciklusa.....	15
3.4.1. Halon belüli (intrapiscin) fejlődés.....	17
3.4.2. Gerinctelen gazdán belüli (intraoligochaeta) fejlődés.....	20
3.5. A nyálkaspórás kutatás jelenlegi helyzete.....	21
<u>4. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK</u>	22
4.1. Fejlődési ciklus kísérletek.....	22
4.1.1. Oligochaeta alternatív gazdák kísérletes fertőzése.....	22
4.1.1.1. <i>Myxobolus macrocapsularis</i>	22
4.1.1.2. <i>Myxobolus intimus</i>	23
4.1.2. A teljes fejlődési ciklus kísérletes reprodukálása.....	25
4.1.2.1. <i>Myxobolus intimus</i>	25
4.1.2.2. <i>Myxobolus pseudodispar</i>	25
4.2. Az actinospóra termelést befolyásoló tényezők vizsgálata a nyálkaspórások fejlődési ciklusában.....	26
4.2.1. <i>Cyclops</i> spp. (kandicsrákok) actinospóra fogyasztása.....	26
4.2.2. Hőmérséklet és az oligochaeták fertőzéséhez használt myxospórák mennyisége.....	27
4.3. Oligochaetákból nyert actinospóra stádiumok vizsgálata.....	29
4.3.1. Észtországi vizek oligochaeta faunájának nyálkaspórás fertőzöttsége.....	29
4.3.2. Hazai vizsgálatok az oligochaeták nyálkaspórás fertőzöttségére.....	30
4.3.2.1. Temperáltvízű Halgazdaság, Százhalombatta.....	30
4.3.2.2. A Tisza tiszafüredi szakasza.....	31
<u>5. EREDMÉNYEK</u>	31
5.1. Fejlődési ciklus kísérletek.....	31
5.1.1. Oligochaeta alternatív gazdák kísérletes fertőzése.....	31
5.1.1.1. <i>Myxobolus macrocapsularis</i>	31
5.1.1.2. <i>Myxobolus intimus</i>	32
5.1.2. A teljes fejlődési ciklus kísérletes reprodukálása.....	34
5.1.2.1. <i>Myxobolus intimus</i>	34
5.1.2.2. <i>Myxobolus pseudodispar</i>	34
5.2. Az actinospóra termelést befolyásoló tényezők vizsgálata a nyálkaspórások fejlődési ciklusában.....	35
5.2.1. <i>Cyclops</i> spp. (kandicsrákok) actinospóra fogyasztása.....	35
5.2.2. Hőmérséklet és az oligochaeták fertőzéséhez használt myxospórák mennyisége.....	36
5.3. Oligochaetákból nyert actinospóra stádiumok vizsgálata.....	40
5.3.1. Észtországi vizek oligochaeta faunájának nyálkaspórás fertőzöttsége.....	40
5.3.2. Hazai vizsgálatok az oligochaeták nyálkaspórás fertőzöttségére.....	41
5.3.2.1. Temperáltvízű Halgazdaság, Százhalombatta.....	41
5.3.2.2. A Tisza tiszafüredi szakasza.....	45

<u>6. MEGBESZÉLÉS</u>	47
<u>6.1. Fejlődési ciklus kísérletek</u>	47
<u>6.1.1. Oligochaeta alternatív gazdák kísérletes fertőzése</u>	47
<u>6.1.1.1. Myxobolus macrocapsularis</u>	47
<u>6.1.1.2. Myxobolus intimus</u>	48
<u>6.1.2. A teljes fejlődési ciklus kísérletes reprodukálása</u>	50
<u>6.1.2.1. Myxobolus intimus</u>	50
<u>6.1.2.2. Myxobolus pseudodispar</u>	50
<u>6.2. Az actinospóra termelést befolyásoló tényezők vizsgálata a nyálkaspórások fejlődési ciklusában</u>	51
<u>6.2.1. Cyclops spp. (kandicsrákok) actinospóra fogyasztása</u>	51
<u>6.2.2. Hőmérséklet és az oligochaeták fertőzéséhez használt myxospórák mennyisége</u>	52
<u>6.3. Oligochaetákból nyert actinospóra stádiumok vizsgálata</u>	55
<u>6.3.1. Észtországi vizek oligochaeta faunájának nyálkaspórás fertőzöttsége</u>	55
<u>6.3.2. Hazai vizsgálatok az oligochaeták nyálkaspórás fertőzöttségére</u>	55
<u>6.3.2.1. Temperáltvízű Halgazdaság, Százhalombatta</u>	55
<u>6.3.2.2. A Tisza tiszafüredi szakasza</u>	56
<u>7. IRODALOM</u>	58
<u>8. A JELÖLTNEK A TÉMÁBAN MEGJELENT TUDOMÁNYOS PUBLIKÁCIÓI</u>	67
<u>9. MELLÉKLETEK</u>	68
<u>9.1. Fényképes ábrák</u>	68
<u>9.2. A világban leírt actinospóra típusok összefoglaló táblázatai</u>	77
<u>10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS</u>	109

RÖVIDÍTÉSEK

CFSE	karboxy-fluoreszcein-diacetát-szukcinimidil észter
DMSO	dimethyl-szulfoxid
EM	elektronmikroszkóp
H&E	haematoxylin és eozin
KED	kidney enlargement disease
PGD	proliferative gill disease
PKD	proliferative kidney disease
SPF	specific pathogen free (itt: nyálkaspórás fertőzéstől mentes)
SPSS	Statistical Package for Social Sciences
TAM	triacinomyxon
TEHAG	Temperáltvízű Halgazdaság
UV	ultraibolya
18S rRNS	18S riboszómális RNS

1. ÖSSZEFOGLALÁS

Doktori dolgozatomban magyarországi pontyfélék (Cyprinidae) nyálkaspórák (Myxosporea) parazitáival végeztem kísérletes fertőzéseket; az actinospóra termelést befolyásoló különböző tényezőket vizsgáltam; illetve hazai és észak-tországi vizek oligochaeta (kevéssertéjű gyűrűsféreg) állományának actinospóra fertőzöttségére gyűjtöttem adatokat.

1) Fejlődési ciklus kísérletek.

a) Kísérleteinkkel először bizonyítottuk a dévér (*Abramis brama* L.) kopoltyúparazita *Myxobolus macrocapsularis* és a bodorka (*Rutilus rutilus* L.) kopoltyúparazita *M. intimus* halon kívüli, intraoligochaeta fejlődését. A *Tubifex tubifex*-ben sikeres intraoligochaeta fejlődés mindkét faj esetében triactinomyxon típusú actinospórákat eredményezett.

b) Sikerült teljes fejlődési ciklust reprodukálnunk a bodorka izomparazita *M. pseudodispar* fajjal. A fejlődési ciklus halon belüli – intrapiscin – szakaszának laboratóriumi körülmények közötti megvalósítással, majd az így kapott myxospórákkal történő sikeres féregfertőzéssel egy további vizsgálatainkhoz is alkalmas modellfajt találtunk.

2) Az actinospóra termelést befolyásoló tényezők vizsgálata.

a) Bizonyítottuk, hogy a kandicsrákok (*Cyclops* spp.) képesek a vízben lebegő actinospórákat bekebelezni. Actinospórákat fogyasztott cyclops-okkal nem tudunk *M. pseudodispar* fertőzöttséget létrehozni bodorkákban. A cyclops és más hasonló apró vízi szervezetek alkalmasak lehetnek a nyálkaspórák fertőzöttség csökkentésére.

b) Statisztikailag is vizsgáltuk az actinospóra ürítés hőmérséklettől és a fertőzéshez használt myxospóra mennyiségtől való függését *M. pseudodispar*-ral fertőzött *T. tubifex*-ekkel. Rámutattunk, hogy a férgek actinospóra kibocsátása rövid időn belül leáll, ha a férgeket a spóraürítés kezdetén 4°C-ra helyezzük. A paraziták fejlődése, az ismételt spóraürítés csak magasabb hőmérsékleten folytatódik.

3) Oligochaetákból nyert actinospóra stádiumok vizsgálata.

a) Első alkalommal vizsgáltuk észak-tországi vizek oligochaetáinak nyálkaspórák fertőzöttségét. Három TAM típusú actinospórákat mutattunk ki. Az egyik típus morfológiai paramétereire alapján újnak tekinthető.

b) A százhalombattai TEHAG-ból 14 actinospóra típust (4 TAM-ot, 4 neoactinomyxumot, 3 aurantiactinomyxont, 1-1 guyenotiát, raabeiát és antonactinomyxont), a Tisza tiszafüredi szakaszáról pedig 4 típust (2 TAM-ot, 1 aurantiactinomyxont és 1 guyenotiát) írtunk le. A spórákat morfológiailag jellemeztük és összehasonlítottuk az irodalomban szereplő típusokkal. A talált antonactinomyxon típus világviszonylatban is ritkaság. Gyűjtőcsoportba való besorolása is kérdéses. Az actinospórákat molekuláris vizsgálatra is összegyűjtöttük.

2. BEVEZETÉS

A nyálkaspórások (*Myxosporea*) mikroszkopikus méretű metazoon paraziták. Az állatorvosi gyakorlat szempontjából, mint a halak gyakori élősködői érdemelnek kitüntetett figyelmet. A mintegy 1400 fajt számláló törzsbe olyan jelentős kórokozó képességű fajok tartoznak, mint a pisztrángok kergekórját okozó *Myxobolus cerebralis*, vagy a lazacfélék proliferatív vesebetegségét kiváltó *Tetracapsuloides bryosalmonae*. Magyarországon a nyálkaspórások okozta fertőzések közül az ismertebbek közé a pontyok *M. cyprini* által kiváltott rosszindulatú vérfogyottsága ([Molnár és Kovács-Gayer, 1985](#)), a *Sphaerospora molnari* okozta kopoltyú-sphaerosporosisa ([Molnár, 1979](#)), és a *S. renicola* által előidéztet úszóhólyag-gyulladás (Csaba, 1976; [Molnár, 1980](#); [Kovács-Gayer és mtsai, 1982](#)) tartozik. Hazánkban az utóbbi években nem figyeltek meg jelentősebb nyálkaspórás fajok által okozott gazdasági kártételt, azonban gyakori előfordulásuk és néhány külföldi (USA, Kanada, Norvégia) lazac- illetve pisztrángtelepen észlelt, nagy mortalitással járó nyálkaspórás-betegség arra figyelmeztet bennünket, hogy az általuk okozott lehetséges kártételt nem szabad figyelmen kívül hagyni, s mint potenciális állat-egészségügyi kockázati tényezőt állandóan számításba kell venni.

A kétségtelen kórtani jelentőség mellett a myxosporeák kutatásának aktualitását több tényező is adja. A paraziták fejlődési ciklusát csupán húsz éve sikerült tisztázni ([Wolf és Markiw, 1984](#)), és csak az elmúlt évtized kutatásai mutattak rá arra, hogy ezek az évtizedekig a protozoonok közé sorolt paraziták valójában primitív többsejtűek ([Smothers és mtsai, 1994](#); [Kent és mtsai, 1994](#); [Siddal és mtsai, 1995](#); [Schlegel és mtsai, 1996](#)). A fenti szerzők a nyálkaspórásokat a csalánozókkal, illetve bilateráliákkal (kétoldali részarányosak tagozatával) rokonították molekuláris biológiai analízisek alapján. Wolf és Markiw ([1984](#)) *Myxobolus cerebralis*-szal végzett vizsgálatát, melyben a nyálkaspórások fejlődési ciklusát elsőként tisztázták, később számos szerző több mint húsz fajjal megismételte ([Kent és mtsai, 2001](#)). A vizsgálatok azt bizonyították, hogy ez az élősködőcsoport két alternatív gazdával szaporodik, legtöbbször egy halgazdával és egy oligochaeta (kevésértéjű gyűrűsféreg) gazdával. A vizsgálatok azt is igazolták, hogy a halgazdában kialakuló myxospórák többnyire valamilyen oligochaeta fajt fertőznek, melyekben a korábban önálló fajoknak tekintett actinospórák alakulnak ki. Ezek az actinospórák képesek csak a hal fertőzését létrehozni. Az Actinosporea osztály tagjainak a Myxosporea osztály megfelelő tagjaival való szinonimizálása a rendszertan napjaink egyik legnagyobb méretű változását indukálta, melynek végrehajtásához az egyes Actinosporea- és Myxosporea-fajok kísérletes úton történő, vagy molekuláris szinten végzett azonosítása szükséges. Az MTA Állatorvos-tudományi Kutatóintézetének halkórtani témacsoportja, melyben munkámat elkezdtem, mindkét területen jelentős eredményeket ért el. A témacsoport a ma ismert fejlődési ciklusok csaknem felét tárta fel ([El-Mansy és Molnár, 1997a, b](#); [El-Mansy és mtsai, 1998a](#); [Székely és mtsai, 1998, 1999, 2002a](#); [Molnár és mtsai, 1999a, b](#); [Eszterbauer és mtsai, 2000](#)). Hasonló jellegű kutatásokat korábban Bajorországban végeztek, újabban Nagy-Britanniában, az USA-ban és Japánban folytatnak. Ezekben az államokban a molekuláris tanulmányok egyre inkább elsőbbséget nyernek. Hazánkban a molekuláris technika alkalmazását az elmúlt években csoportom egyik tagja (Dr. Eszterbauer Edit) kezdte el, és folytatja azóta is sikeresen ([Eszterbauer és mtsai, 2001, 2002](#); [Eszterbauer, 2002, 2004](#); [Molnár és mtsai, 2002](#)). A molekuláris és az állatkísérletekre épülő kutatások csak egymást kiegészítve nyújthatnak igazán szép eredményeket. A témacsoporton belül munkám az állatkísérletekbe való bekapcsolódás, azok végzése, illetve actinospóra stádiumok detektálása volt. Az utóbbi időkben azonban már mind a kísérletesen nyert, mind a természetes vizekből gyűjtött gazdákból származó nyálkaspórás stádiumokat molekuláris vizsgálatra is eltettük.

2.1. Célkitűzések

Miután 2000-ben bekapcsolódtam a halkórtani témacsoport munkájába, munkám és doktori témám fő célkitűzései a következőképpen körvonalazódtak:

1) Folytatni a nyálkaspórák paraziták fejlődési ciklusának reprodukálására irányuló laboratóriumi kísérleteket, ezen belül

a) különböző nyálkaspórák fajok actinospóra stádiumait kimutatni fertőzésmentes oligochaeta állományok mesterséges fertőzésével,

b) teljes fejlődési ciklusokat kísérletes körülmények között reprodukálni, vagyis fertőzésmentes halállományokat kísérletesen nyert actinospórákkal fertőzni, és ezáltal legalább egy, a laboratóriumi vizsgálatainkhoz is alkalmas modellfajt találni.

2) A fejlődési ciklust laboratóriumi (és természetes) körülmények között befolyásoló különböző tényezőknek, köztük az apró vízi szervezetek – elsősorban cyclops-ok (kandicsrákok) – actinospóra fogyasztó képességének, valamint a víz hőmérsékletnek és az oligochaeták fertőzéséhez használt myxospóra mennyiségnek az intraoligochaeta fejlődésre gyakorolt hatását vizsgálni.

3) Természetes vizek és halgazdaságok oligochaeta állományának actinospóra fertőzöttségére vonatkozó vizsgálatokat folytatni.

4) A dolgozat kiegészítéseként az eddig az irodalomban leírt actinospórák morfológiai méreteit, fő jellemzőit bemutató összefoglaló táblázatok közzétele, melyek nagymértékben segíthetik az egyes nyálkaspórák fajok kísérletesen nyert actinospóra stádiumainak differenciál diagnózisát, illetve a természetes vizekből, halgazdaságokból kimutatott actinospóráknak más, korábban már leírt spóraformákkal való összehasonlítását.

3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1. Nyálkaspórák kutatásának története

A ma már köztudottan a metazoák közé sorolt parazita életmódot folytató myxosporeák kutatása csaknem két évszázados múltra tekint vissza. Mivel sokáig nem ismerték fel, hogy a gerinces (többnyire hal) gazdában kialakuló myxospóra fejlődési stádium mellett létezik egy gerinctelen – többnyire oligochaeta vagy polychaeta (soksertéjű gyűrűsféreg) – alternatív gazdában képződő actinospóra stádium is, sőt csak [1984](#)-ben bizonyították, hogy a két stádium tulajdonképpen egy és ugyanazon fajhoz tartozó két eltérő fejlődési alak, így kezdetben a nyálkaspórák kutatásának története is kétfelé ágazott, a halban előforduló myxospórák és a gerinctelen gazdákból kimutatott actinospórák kutatására.

Myxospórák-ról elsőként [Jurine \(1825\)](#) számolt be, aki a Genfi tóból, a lazacfélék közé tartozó *Coregonus fera* (Salmoniformes: Coregonidae) hal izomzatából mutatott ki nyálkaspórák parazita által képzett cisztákat. Első elnevezésük „psorosperm” néven [Müller \(1841\)](#) nevéhez fűződik. [Dujardin \(1845\)](#) elsőként szentelt figyelmet a plazmódiumoknak, melyeket a parazita alapvető vegetatív formájának tekintett. Lieberkühn ([1854a](#), [b](#), [1855](#)) pedig először figyelte meg csuka húgyhólyagjának vizsgálata közben a sporoplazma kiszabadulását, majd további fejlődését. [Gabriel \(1878, 1880\)](#) tovább kutatta a csuka húgyhólyag parazitájának fejlődését. A „Myxosporidia” nevet [Bütschli \(1882\)](#) adta a csoportnak, ezen kívül ő írta le először a trofozoita stádiumot, ő adta első leírását a vegetatív formáknak, a sokmagvú pánsporoblasztok megjelenésének és a bennük lévő spórák kialakulási folyamatának. Spóraszerkezeten alapuló osztályozásukat Thélohan már [1892](#), [1895](#)-ben elvégezte. Az általa képzett nemzetségek nagy része máig az eredeti nevén szerepel az irodalomban. [Gurley \(1893, 1894\)](#) később tökéletesíteni próbálta rendszerezésüket. [Doflein \(1898\)](#) további információkkal szolgált a fejlődési ciklusokról és szövettanilag is vizsgálta a paraziták szerkezetét. [Auerbach 1910](#)-ben monográfiát készített róluk, melyben számos új fajt írt le. Kudo alig egy évtizeddel később ([1919](#)) összefoglaló közleményt jelentetett meg az addig leírt nyálkaspórákról, melyeket a spóraszerkezet alapján osztályozott. Az ezt követő évtizedekben számos különböző javaslat született taxonómiai rendszerezésükre vonatkozóan és hipotézisek láttak napvilágot a paraziták fejlődését, fejlődési ciklusát illetően. 1970-ben tanulmányozták először ([Grassé](#)) EM-mel a myxospórák vegetatív stádiumát. Számos szerző

végzett ultrastruktúrális és egyéb citológiai vizsgálatokat ([Noble, 1944](#); [Uspenskaya, 1955, 1984](#); [Podlipaev, 1974a, b](#); [Podlipaev és Shulman, 1978](#); [Current, 1978](#); [Current és mtsai, 1979](#)) rajtuk.

A fenti, a nyálkaspórások myxospóra alakjára vonatkozó kutatások fő állomásai mellett az **actinospórák** kutatása sokáig teljesen függetlenül zajlott. Štolc írt le először oligochaetából actinospórákat [1899](#)-ben, Csehországban. Azokat akkor még külön fajként *Triactinomyxon ignotum*-nak, *Synactinomyxon tubifices*-nek és *Hexactinomyxon psammoryctis*-nek írta le. A csoportot, melybe besorolta őket Actinomyxidiának nevezte el. Az ezt követő évtizedekben is csak kevés tanulmány született a csekély gazdasági jelentőségűnek vélt actinospórákról. [Ikeda \(1912\)](#) és [Mackinnon és Adam \(1924\)](#) tetractinomyxon valamint triactinomyxon formákat írtak le tengeri fecskendőféreg (Sipunculida) fajból, a *Petalostoma minutum*-ból, illetve édesvízi csövájó féregből (*Tubifex tubifex*-ből). A későbbiekben [Janiszewska \(1955, 1957\)](#), [Ormières \(1968\)](#), [Ormières és Frézil \(1969\)](#), valamint [Janiszewska és Krztoń \(1973\)](#) már részletes vizsgálatokat is végeztek számos actinospóra morfológiájára, ökológiájára és rendszertanára vonatkozóan. A kimutatott spóratípusokat morfológiai alapon *Triactinomyxon*, *Raabeia*, *Aurantiactinomyxon*, *Echinactinomyxon*, *Neoactinomyxon* stb. génuszokba sorolták. [Marques \(1984\)](#) volt az, aki a csoport ultrastruktúráját először tanulmányozta.

Az actinospóra-kutatás csak [1984](#)-től, Wolf és Markiw nagy jelentőségű felfedezésétől számítva vált a halparazitológia egyik divatos és fontos területévé. A két kutatónak első ízben sikerült bizonyítani a *Myxobolus cerebralis* fejlődésével, hogy az actinospórák nem egy különálló rendszertani egységbe tartoznak, hanem a halparazita nyálkaspórások fejlődési alakjai csupán. Ezután több fajjal is sikerült reprodukálni fejlődési ciklusokat, melyeknek összefoglalását Kent és mtsai (2001) munkájában találhatjuk meg (ezen munkákról a [3.4. fejezet](#)ben még részletesen lesz szó). Emellett számos kutató vizsgálta természetes vizek és halgazdaságok actinospóra-fertőzöttségét ([Burtle és mtsai, 1991](#); [Styer és mtsai, 1992](#); [Pote és Waterstrat, 1993](#); [Koller, 1994](#); [McGeorge és mtsai, 1997](#); [Roubal és mtsai, 1997](#); [El-Mansy és mtsai, 1998b, c](#); [Xiao és Dessler, 1998a, b](#); [Hallett és mtsai, 1999](#); [Hallett és Lester, 1999](#); [Székely és mtsai, 2000, 2002b, 2003](#); [El-Mansy, 2001](#); [Negredo és Mulcahy, 2001](#); [Rácz és Timm, 2002](#); [Özer és mtsai, 2002](#); valamint [Oumouna és mtsai, 2003](#)) is, de az actinospórákat már többnyire nem külön fajokként írták le, hanem a heves taxonómiai viták után kialakult, és a kutatók többsége által elfogadott nyálkaspórás nevezéktan alapján a myxospóra párjaik megtalálásáig megjelölésükre csak a típus jelzőt használták és használják napjainkban is. (Az önálló fajként leírt actinospórákat „F” betűvel jelöltük a mellékletben található actinospóra típusokat bemutató [összefoglaló táblázatokban](#).)

3.2. Nyálkaspórások rendszertana

3.2.1. Nyálkaspórások eredete és rendszertani helyük

A nyálkaspórásokat rendszertanilag hosszú ideig a protozoonok közé sorolták, bár már igen régen felmerült metazoon természetük valószínűsége. Štolc az actinospóra stádiumok alapján már [1899](#)-ben úgy vélte, hogy a metazoák közé tartoznak.

A nyálkaspórások csalánozókkal való rokonságára poláris kapszuláiknak (sarki tokjaiknak) egyes medúza fajok csalánsejtjeivel, valamint fejlődési stádiumaival való hasonlósága hívta fel a figyelmet, de a nyálkaspórások pathológiáját illetően is mutatkoznak egyezések néhány parazitikus medúzafaj kórtani hatásával. Weill már [1938](#)-ban megfigyelte, hogy a narcomedusa, *Polypodium hydriforme* és a nyálkaspórások „csalán szervei” nagyon hasonlóak. Habár időről időre előszedték ezt az elképzelést ([Dogiel, 1965](#); [Grassé és Lavette, 1978](#); [Cannon és Wagner, 2003](#)), a molekuláris technikának kellett elterjednie ahhoz, hogy ezt bizonyítani is tudják.

Először a korábbi elképzeléseket megcáfolva [Smother és mtsai \(1994\)](#) 18S rRNS gének szekvenciái alapján a metazoákon belül nem a csalánozókkal, hanem a nematodákkal (fonálférgekkel) hozták legközelebbi rokonságba a myxospórákat. Később mégiscsak sikerült a halparazita *Polypodium*-mal való rokonságot igazolni további molekuláris elemzések és a morfológiai tulajdonságok adatainak ötvözésével ([Siddal és mtsai, 1995](#)). Bár szekvencia-

elemzések alapján több kutatócsoport ([Hanelt és mtsai, 1996](#); [Anderson és mtsai, 1998](#)) a myxozoákat a csalánozók helyett a „triploblast” szervezetek közeli rokonának vélte, [Siddal és Whiting \(1999\)](#) további filogenetikai elemzései megerősítették a korábbi, csalánozó-eredetre vonatkozó elképzelést.

3.2.2. Nyálkaspórások rendszerezése

A nyálkaspórások kutatásának történetében már megismert okok miatt a rendszerezésükre vonatkozó törekvések is sokáig kettéváltak, külön a myxospórák és külön az actinospórák taxonómiájára.

[Davis \(1917\)](#) volt az, aki a nyálkaspórák paraziták rendszertanát először tanulmányozta részletesen. A Myxosporidia rendet két alrendre osztotta, az elsősorban cölizoikus (szervek üregeiben élősködő) parazitákat tartalmazó Myxosporea és a főként hisztozoikus (szöveti) parazitákat magába foglaló Cytosporea alrendre. [1926](#)-ban Wenyon Cnidosporidia néven új osztályt alkotott a Sporozoá-kon belül. [Kudo \(1933\)](#) az osztályozást négy rend (Myxosporidia, Actinomyxidia, Microsporidia és Helicosporidia) megalkotásával módosította, a Myxosporidia renden belül pedig további alrendeket (Eurysporea, Sphaerosporea és Platysporea) különített el. [Honigberg és mtsai \(1964\)](#) a Sporozoa törzsön belül a Sporozoa és a Cnidospora altörzset hozták létre, az előbbibe tartoztak a gregarinák, coccidiumok és haemosporidiumok, az utóbbiba pedig a myxosporidiák és a microsporidiák. Nem sokkal ezután [Sprague \(1969\)](#) javaslatára, kimutatható rokonság hiányában, Myxosporea illetve Microsporea altörzsként önálló taxonokként szétválasztották az utóbbi kettőt. Grassé nyomán [1970](#)-ben a Myxosporidiá-kat a közelrokonnak tartott Actinomyxidiá-kal együtt egy új, Myxozoa nevű törzsbe sorolták. [1980](#)-ban a Levine vezette „Protozoológusok Társasága Nomenklatura Bizottsága” döntést hozott arról, hogy a Myxozoa Grassé, 1970 egy külön törzs a protistákon belül. A törzsön belül két osztályt határoztak meg:

Myxosporea Bütschli, 1882 és

Actinosporea Noble, 1980.

Az előbbin belül a Bivalvulida Shulman, 1959 (ez további három alrendre oszlott) és Multivalvulida Shulman, 1959 rendeket különítették el. Az Actinosporea osztályon belül az Actinomyxia Štolc, 1899 alosztályt és Actinomyxida Štolc, 1899 rendet állapították meg.

A dolgozatban különösen nagy hangsúllyal szereplő, a myxospórákhoz képest sokáig jelentéktelennek tartott **actinospórák**at sokféleképpen rendszerezték, amíg eddig, a csalókan egy nagyon leegyszerűsített osztályozást sugalló, egy alosztállyal és egy renddel történő felosztásig eljutottak. A leírásukkor ma is használatos 14 gyűjtőcsoport (ld. a [mellékletben lévő táblázatokat](#)) az egykori génuszok alapján alakult ki, ezért is érdemes részletesen áttekinteni a rendszerezésükre vonatkozó kezdeti törekvéseket. Rendszerezésükkel legkorábban [Ikeda \(1912\)](#) próbálkozott. A tengeri fecskendőférgékből (*Petalostoma minutum*) kimutatott *Tetractinomyxon* fajok fejlődése során, a korábban leírt fajokhoz képest, különbséget talált a sporoplazmát ([2. ábra/B](#); [13. oldal](#)) körülvevő borító struktúra szerkezetében. A két *Tetractinomyxon* faj sporoplazmát borító struktúrájának külső (epispóra) részét három sejt, a belső (endospóra) részét pedig egyetlen sejt alkotja. (A többi fajnál az endospóra egy-két sejtből, az epispóra pedig hat sejtből épül fel.) Az Ikeda által leírt két *Tetractinomyxon* faj kétsejtes sporoplazmájában is különbözik a korábban leírt soksejtű sporoplazmájú fajoktól. Ikeda ezért létrehozott egy új rendszertani csoportot, a Simplicia-t, mely a *Tetractinomyxon* génuszt tartalmazta. A korábban Štolc által leírt *Hexactinomyxon*, *Synactinomyxon*, *Triactinomyxon* illetve a [Caullery és Mesnil \(1904\)](#) által leírt *Sphaeractinomyxon* génuszokat pedig a Multiplicia csoportba sorolta. [Granata 1922](#)-ben *Neoactinomyxon* néven írt le új génuszt. [1925](#)-ben Caullery és Mesnil az új génuszt is beillesztve újragondolta az actinospórák rendszerezését. A Simplicia és Multiplicia csoportokat Haploactinomyxidae és Euactinomyxidae családoknak nevezték el (ez utóbbiba besorolva a neoactinomyxonokat is). Felosztásuk tévesen az endospóra rész meglétéén (Haploactinomyxidae), illetve hiányán (Euactinomyxidae) alapult. Csak [Janiszewska \(1953\)](#) bizonyította, hogy az endospóra rész minden fajnál megtalálható. [Janiszewska 1953](#)-ban leírt egy új csoportot, a *Siedleckiellá*-kat. Megállapította, hogy az actinospórák eddigi klasszifikációja két családra nem elegendő, hiszen az például a sporoplazmák sejtszáma közötti

különbségekre se terjed ki. [1955](#)-ben Poisson mindezek ellenére csupán a két korábbi családot keresztelte át Tetractinomyxidae-vé és Synactinomyxidae-vé. Nem sokkal ezután [Janiszewska \(1957\)](#) átfogó taxonómiai revíziót hajtott végre a morfológiai karakterek, a sporoplazma mennyisége és az érett spóra kialakulásához szükséges sejtosztódások száma alapján. Érdemes az általa megalkotott csoportokat összehasonlítani a [mellékletben](#) található actinospóra gyűjtőcsoportokat bemutató összefoglaló táblázatokkal:

Osztály	Sporozoa	
Alosztály	Cnidosporidia	
Rend	Actinomyxidia Štolc, 1899	
Család	Tetractinomyxidae Poisson, 1955	
Génusz	<i>Tetractinomyxon</i> Ikeda, 1912	
Család	Sphaeractinomyxidae Caullery és Mesnil, 1904	
Génusz	<i>Sphaeractinomyxon</i> Caullery és Mesnil, 1904	
Génusz	<i>Neoactinomyxum</i> Granata, 1922	
Család	Triactinomyxidae	
Alcsalád	Triactinomyxinae	
Génusz	<i>Triactinomyxon</i> Štolc, 1899	
Génusz	<i>Guyenotia</i> Naville, 1930	
Génusz	<i>Raabeia</i> Janiszewska, 1955	
Génusz	<i>Echinactinomyxon</i> Janiszewska, 1957	
Génusz	<i>Aurantiactinomyxon</i> Janiszewska, 1952	
Alcsalád	Siedleckiellanae	
Génusz	<i>Synactinomyxon</i> Štolc, 1899	
Génusz	<i>Siedleckiella</i> Janiszewska, 1955	
Génusz	<i>Antonactinomyxon</i> Janiszewska, 1957	
Család	Polyactinomyxidae	
Génusz	<i>Hexactinomyxon</i> Štolc, 1899	

A protista csoport 1980-ban történt nagy revíziója sem érintette különösebben az Actinosporea osztályon belül kialakított Janiszewska féle felosztást. [Sprague \(1982\)](#) nem sokkal később öt családra módosította felosztásukat az epispóra rész megnyúlásának, a megnyúlás morfológiájának vagy éppen teljes hiányának, a sporoplazma és a sporoplazmában fellelhető magok számának megfelelően. A Tetractinomyxidae, Sphaeractinomyxidae és Triactinomyxidae családokat meghagyva a Siedleckiellanae alcsaládot Synactinomyxidae néven családdá léptette elő, a Polyactinomyxidae családot pedig Hexactinomyxidae-vé keresztelte át.

[1984](#)-ben Wolf és Markiw a pizstrángok kergekórját okozó *Myxobolus cerebralis* példáján bizonyította, hogy a halban betegséget kiváltó parazita fejlődési ciklusa során *Tubifex tubifex* alternatív gazdában actinospórává alakul át. Az oligochaetából kimutatott actinospóra a *Triactinomyxon* génusz tagjaival mutatott egyezést. Az első bizonyíték, hogy a halban kialakuló myxospóra fejlődési stádiumnak létezik egy actinospóra párja óriási áttörést hozott a taxonómiában is.

A felfedezett komplex, kétgazdás fejlődési ciklus miatt felmerült taxonómiai és nevezéktani probléma megoldására tettek kísérletet [Kent és mtsai \(1994\)](#), amikor javaslatukra a korábban az Actinosporea osztályba sorolt élőlényeket áthelyezték a Myxosporea osztályba, és az 1985-ös Zoológiai Nomenklátúra szabályaira hivatkozva az Actinosporea osztály génuszait „gyűjtőcsoporttá” fokozták le (kivéve a *Tetractinomyxon* génuszt). [Kent és Lom \(1999\)](#) álláspontját szem előtt tartva a nyálkaspórásokkal foglalkozó kutatók többsége azon a véleményen van, hogy a Myxosporea osztály junior szinonímájának tekintett Actinosporea osztály egyetlen génuszát sem lehet önállóan tekinteni, ezért actinospórákat (*Triactinomyxon*, *Aurantiactinomyxon*, *Raabeia* stb.) nem írnak le fajként, és megjelölésükre az aktuális Myxosporea fajjal való azonosításig csak a „típus” jelzőt használják. Mindezek ellenére néhány kutató ([Hallett és mtsai, 1998, 1999](#); [Hallett és Lester, 1999](#); [Lester és mtsai, 1998](#)) továbbra is folytatja az actinospórák önálló fajként való

leírását, ezzel fenntarva az elnevezések körül kialakult vitákat ([Kent és Lom, 1999](#); [Lester és mtsai, 1998, 1999](#)). (Ahogy korábban már említettük az önálló fajként leírt actinospórákat „F” betűvel jelöltük a [mellékletben](#) található actinospóra típusokat bemutató összefoglaló táblázatokban.)

A nyálkaspórások napjainkban is elfogadott osztályozása [Lom és Dyková \(1992\)](#) elképzelése alapján:

Törzs Myxozoa

Osztály Myxosporea

Rend Bivalvulida

Alrend Variisporina

Génusz *Ceratomyxa*, *Chloromyxum*, *Hoferellus*, *Myxidium*,
Myxobilatus, *Ortholinea*, *Parvicapsula*, *Polysporoplasma*,
Sinuolinea, *Sphaerospora*, *Zschokkella*

Alrend Platysporina

Génusz *Myxobolus*, *Henneguya*, *Thelohanellus*

Alrend Sphaeromyxina

Génusz *Sphaeromyxa*

Rend Multivalvulida

Génusz *Hexacapsula*, *Kudoa*, *Trilospora*, *Unicapsula*

Osztály Malacosporea

Rend Malacovalvulida

Génusz *Tetracapsula*

3.3. Nyálkaspórások általános jellemzése

3.3.1. Myxospórák

A myxospóra fejlődési stádium alapján napjainkig mintegy 1350 nyálkaspórás fajt írtak le halakból. A fajokat 52 génuszba sorolják.

Alternatív gazdáik: A myxospórák a nyálkaspórás paraziták gerinces alternatív gazdában kialakuló fejlődési stádiumai. A közelmúltban tovább bővült az ismert alternatív gazdák köre. Az eddig gerinces alternatív gazdaként ismert halak, ritkábban kétélűek és hüllők mellett [Friedrich és mtsai 2000](#)-ben vakondok (*Talpa europea*) agyában találtak myxozoa-szerű parazitákat.

Csoportosságuk fejlődésük alapján: A csoportra jellemző tartós képletek fejlődésük alapján lehetnek cölizoikusak, vagyis a gazda bizonyos szerveinek üregében (pl. epehólyag, húgyhólyag, vese), azok falához tapadva vagy abban szabadon úszva élősködők. Ugyanakkor lehetnek hisztoszóikus, a gazda szöveteiben, legtöbbször intercellulárisan, ritkábban intracellulárisan előforduló paraziták is.

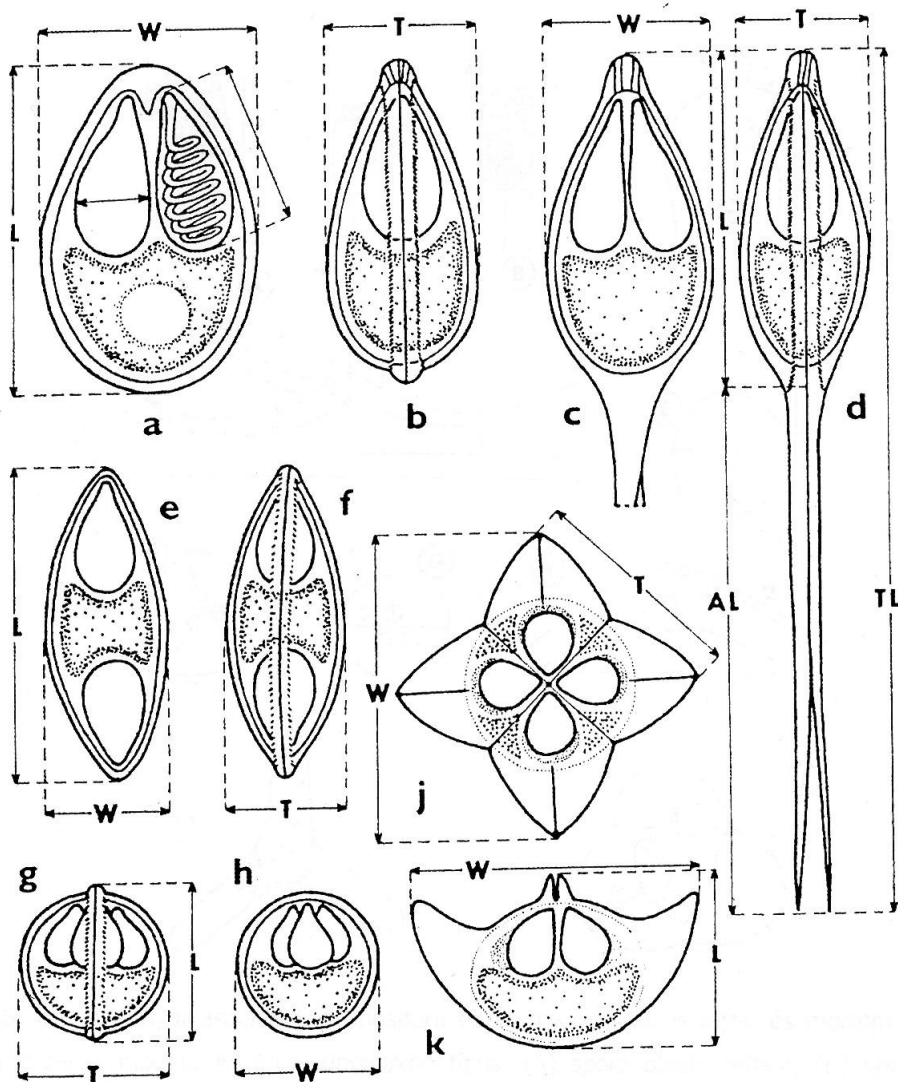
A myxospórák a gerinces gazdában történő fejlődésük végén plazmódiumokba (cisztákba) tömörülnek. A ciszták mérete változatos, 2 µm-től egészen 2 cm-ig terjedhet.

Méretük, felépítésük: A többnyire bilaterális szimmetriával bíró myxospóráknak változatos méretük (leggyakrabban 10-20 µm hosszúak, de pl. a *Myxidium giganteum* 98 µm hosszú) és struktúrájuk (az egészen egyszerűtől a komplikáltabb szerkezetig, lsd. az [1. ábrát](#)) lehet. Nemzetségtől függően az egyes spórák 2-7 spórahéjjal, 1-7 poláris kapszulával (sarki tokkal) és 1 kétmagvú vagy 2 egymagvú sporoplazmával (amöboid csírával) rendelkeznek. A spórahéjak a jellegzetes varratvonalak mentén nyílnak fel. A poláris kapszulákban spirálisan feltekeredve található a poláris filamentum. Néhány kétmagvú sporoplazmával rendelkező faj (pl. a *Myxobolus* és *Henneguya* génuszokból) határozóbélyege a sporoplazmában található ún. jodofil vakuólum, melyet azok a zárványok hoznak létre, melyekben a poliszacharidok β-glikogén formájában raktározódnak el. Ugyanígy a határozást megkönnyítő bélyeg lehet az egyes fajok myxospóráit körülvevő nyálkaburok (ld. [9. ábrát](#) a [mellékletben](#) – továbbiakban M-mel jelöljük: [M/9. ábra](#)).

Leírásuk, jellemzésük: Myxospórák leírásakor, mérésekor [Lom és Arthur \(1989\)](#) ajánlását követjük (**1. ábra**). A spóramorfológia mellett fontos fenotípusos jellemző a paraziták gazdán belüli szöveti lokációja és gazda-specificitásuk ([Molnár, 1994, 2002](#); [Molnár és Székely, 1999](#)) is.

Életképességük, fertőzőképességük: Egyes vizsgálatok ([El-Matbouli és Hoffmann, 1992](#)) szerint a *M. cerebrialis* myxospórái négy hónapos iszapban való tartás után is élet- és fertőzőképesek maradnak. A myxospórák szintén megőrizték élet- és fertőzőképességüket két hónapos -20°C -on történő fagyasztás, illetve hlevő madarak vagy halak bélsatornáján való keresztüljutás után is.

Szerkezetükre vonatkozóan számos kutató végzett *vizsgálatokat*, melyek kezdetben a fénymikroszkópos morfológiára korlátozódtak ([Thélohan, 1895](#); [Auerbach, 1910](#); [Shulman, 1966](#)), majd EM-es elemzések is történtek ([Lom és Puytorac, 1965](#); [Current és mtsai, 1979](#); [El-Matbouli és Hoffmann, 1998](#), stb.).



1. ábra: A nyálkaspórák különböző génuszaiba tartozó myxospórák sematikus rajzai, valamint útmutató a spórák fő morfometriai paramétereinek méréséhez (Lom és Arthur, 1989). *Myxobolus* elől- (a) és oldal- (b) nézetből. *Henneguya* elől- (c) és oldal- (d) nézetből. *Myxidium* elől- (e) és oldal- (f) nézetből. *Chloromyxum* oldal- (g) és elől- (h) nézetből. *Kudoa* felül- (j) és oldal- (k) nézetből. L: spóra hossza, W: spóra szélessége, az a rajzon **jelöletlen nyilakkal** jelezve a poláris kapszula hosszának és szélességének mérése, T: spóra vastagsága, AL: farki nyúlvány hossza, TL: farki nyúlvánnyal rendelkező spóra teljes hossza.

3.3.2. Actinospórák

Napjainkig mintegy 200 actinospóra típust írtak le. A típusokat 14 gyűjtőcsoportba soroljuk (Izd. a [mellékletben](#) lévő táblázatokat). Morfológiájukat számos kutató összefüggésbe hozza a Myxosporea fajok rendszertani helyével ([Kent és mtsai, 2001](#)). A Platysporina alrend *Myxobolus* génuszba tartozó fajai rendszerint TAM-okat, míg a Variisporina alrend képviselői (pl. *Ceratomyxa*, *Myxidium*, *Sphaerospora*) főként aurantiactinomyxonokat, neoactinomyxonokat vagy tetractinomyxonokat képeznek.

Alternatív gazdái: Az actinospórák a nyálkaspórák gerinctelen alternatív gazdában kialakuló spóraformái. Leggyakrabban édesvízi vagy tengeri kevésértéjű gyűrűsférgekből (oligochaetákból), ritkábban tengervízből soksertéjű gyűrűsférgekből (polychaetákból) és fecskendőférgekből (sipunculidákból) mutatnak ki actinospórákat, sőt újabban mohaállatok (bryozoák) is alkalmas gazdának bizonyultak ([Longshaw és mtsai, 1999](#); [Anderson és mtsai, 1999](#)).

Csoportosításuk fejlődésük alapján: Fejlődésük többnyire a bélhámában történik, néhány esetben azonban a cölomaüregben vagy az epidermiszben zajló fejlődést is megfigyeltek ([Janiszewska, 1957](#); [Bartholomew és mtsai, 1997](#)).

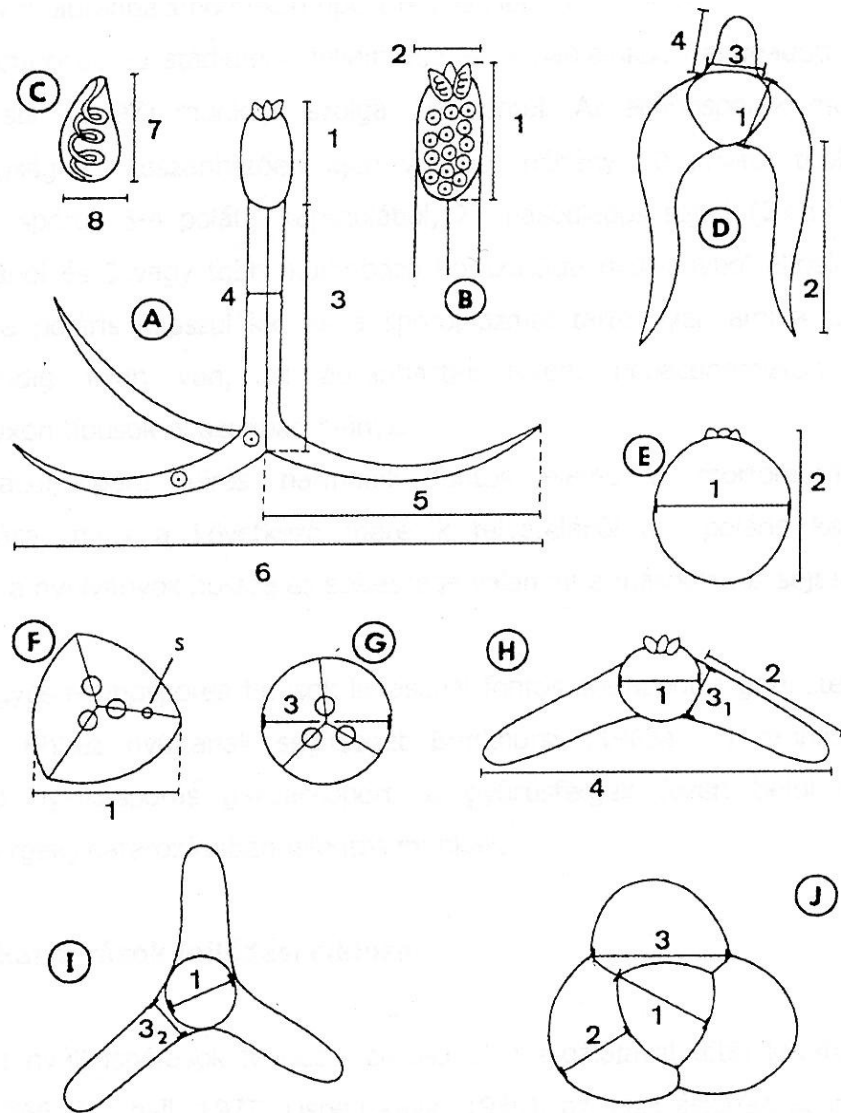
A leggyakrabban vizsgált *Myxobolus* génuszba tartozó fajok triactinomyxon típusú actinospórái nyolcasával fejlődnek a pánsporocisztákban.

Méretük, felépítésük: A 6-12 geometrikus szimmetriával bíró actinospórák mérete a pár μm -tól egészen a pár 100 μm -ig terjedhet. A 14 gyűjtőcsoport struktúrája nagymértékben különbözik egymástól (részleteket Izd. a [mellékletben](#) található táblázatoknál). A spórák génusztól függően három, ritkábban négy (*Kudoa* génusz) poláris kapszulát (sarki tokot), sporoplazmájukban 2^n ($2 < n < 7$) számú másodlagos sejtet tartalmaznak, kivéve a Tetractinomyxonokat, ahol kétséjtes a sporoplazma. Általában három nyúlvánnyal rendelkeznek, melyeket a triactinomyxonok és hexactinomyxonok esetében hosszú, a siedleckiellák esetében rövid nyél köt össze a feji résszel. Több csoportban a nyél hiánya figyelhető meg (Antonactinomyxon, Aurantiactinomyxon, Echinactinomyxon, Endocapsa, Guyenotia, Neoactinomyxon, Raabeia, Sphaeractinomyxon, Synactinomyxon, Tetractinomyxon és Tetraspóra).

Leírásuk, jellemzésük: Leírásukban, méreteik felvételében [Lom és mtsai \(1997\)](#) ajánlását követjük ([2. ábra](#)).

Életképességük, fertőzőképességük: Több vizsgálat szerint ([El-Matbouli és mtsai, 1999](#); [Xiao és Desser, 2000](#)) a férgekből kiürült vízben lebegő actinospórák kb. két hétig őrzik meg élet- és fertőzőképességüket.

Az actinospórák finom struktúrájának transzmissziós EM-mel történő vizsgálatával többen is foglalkoztak ([Marques, 1984](#); [Lom és Dyková, 1992, 1997](#); [El-Matbouli és mtsai, 1995](#); [El-Matbouli és Hoffmann, 1998](#); [Hallett és mtsai, 2003](#)), de mivel ezek a vizsgálatok csak pár típusra, illetve fajra terjedtek ki, még mindig messze vagyunk attól, hogy a struktúrális részletek minden finomságát, valamint morfogenezisük minden egyes lépését ismerjük.



2. ábra: Különböző gyűjtőcsoportokba tartozó actinospórák sematikus rajzai, illetve a fő morfometriai paraméterek felvételéhez javasolt útmutató (Lom és mtsai, 1997). **A-C:** Triactinomyxon típusú actinospóra; **A:** a teljes spóra oldalnézetből; **B:** a spóratest oldalnézetből: a sporoplazma, benne a másodlagos sejtek, tetején a három poláris kapszula; **C:** poláris kapszula oldalnézetből; **1:** spóratest hossza; **2:** spóratest szélessége; **3:** nyél hossza; **4:** nyél szélessége; **1+3:** spóra teljes hossza; **5:** caudális processus hossza (függetlenül a görbületétől); **6:** két processus csúcsa közötti legnagyobb kiterjesztés; **7, 8:** poláris kapszula hossza és szélessége; **D:** synactinomyxon egy egysége (egy spóra 8 összekapcsolódásával épül fel) felülnézetből (poláris kapszulák és varratok feltüntetése nélkül); **1, 2:** a hosszabb processus szélessége és hossza; **3, 4:** a rövidebb processus szélessége és hossza; **E-G:** Sphaeractinomyxon; **E-F:** szögletes spóra oldal- és felülnézetből; **G:** gömbölyű spóra felülnézetből; **1:** spóratest átmérője; **2:** spóratest hossza; **3:** gömbölyű spóra spóratestjének átmérője; **s:** varratvonal; **H-I:** Aurantiactinomyxon oldal- és felülnézetből; **1:** spóratest átmérője; **2, 3₁:** caudális processus hossza és szélessége oldalnézetből; **3₂:** spóratest szélessége felülnézetből; **4:** caudális processusok csúcsa közötti legnagyobb kiterjesztés; **J:** Neoactinomyxon spóra felülnézetből; **1:** spóratest szélessége; **2, 3:** caudális processusok hossza és szélessége.

3.4. Nyálkaspórások fejlődési ciklusa

Az 1984-es áttörésig is több kutató foglalkozott a nyálkaspórások fejlődésének vizsgálatával (Noble, 1944; Shulman, 1966; Mitchell, 1977; Uspenskaya, 1984). A nyálkaspórás kutatások kezdetén egyesek (pl. Auerbach, 1910; Noble, 1944) hosszú ideig úgy vélték, hogy a halak fertőzését a myxospórákból a hal belében kiszabaduló amőboid csíra indítja el. Sokáig elfogadták a közvetlen fertőzés tényét (Chepurnaya még 1992!-ben is; 51-52. oldal), bár mesterséges úton ezt senkinek sem sikerült hitelesen bizonyítani.

A tengeri nyálkaspórás fajok körében a legújabb vélemények szerint számítani lehet a közvetlen, halról halra terjedő fertőzés lehetőségével. A közelmúltban (Diamant, 1997) egy tengeri nyálkaspórás fajjal, a *Sparus aurata* belében megbetegedést előidéző *Myxidium leei*-vel bizonyították a közvetlen fertőzés tényét. Sikeresen fertőztek SPF halakat fertőzött halakkal való együttartás során, illetve amikor a megfertőzni kívánt SPF halakat beteg halaktól kontaminálódott vízzel látták el, valamint ha a fertőzni kívánt ivadékokat fertőzött bélszövetekkel etették.

Mivel a tavakban, a halakból származó myxospórák jelenlétekor, minden esetben jelentős nyálkaspórás-fertőzöttséget tapasztaltak, ezért régebben arra gondoltak, hogy eredményes fertőzés csak a spórák legalább négy hónapos külvilági tartózkodásával (érésével) alakulhat ki (Uspenskaya, 1978). Az 1984-es felfedezés után több fajjal sikerült a *M. cerebralis* példáján megismert fejlődési ciklus kísérleteket sikerre vinni. Napjainkig 25 nyálkaspórás faj fejlődési ciklusát sikerült kísérletes úton sikeresen reprodukálni (1. táblázat). Négy faj esetében nemcsak az actinospóra stádiumokat sikerült oligochaeták mesterséges fertőzésével kimutatni, hanem a teljes ciklust is sikerült reprodukálni laboratóriumi halak kísérletesen nyert actinospórákkal történő fertőzésével.

Újabban egyre inkább kíváncsi vagyok a kísérletes fertőzések sikerességének molekuláris megerősítése is. Elsőként, 1997-ben, Andree és mtsai igazolták a *M. cerebralis* vonatkozásában az actinospóra és myxospóra fejlődési stádiumok genetikai azonosságát. Ezt követően a *Ceratomyxa shasta* (Bartholomew és mtsai, 1997), a *Henneguya ictaluri* (Pote és mtsai, 2000), valamint a *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Longshaw és mtsai, 1999) fajok két fejlődési stádiumának molekuláris igazolását is elvégezték.

A *M. cerebralis* faj esetében részletesen, EM-es vizsgálatokat is alkalmazva nézték az alternatív gazdákon belül zajló fejlődést (Wolf és Markiw, 1984; El-Matbouli és mtsai, 1995; El-Matbouli és Hoffmann, 1989, 1998), melyet a következő két fejezetben ismertetünk.

1. táblázat: Kísérletesen reprodukált nyálkaspórák fejlődési ciklusok (Kent és mtsai, 2001 nyomán)

Fajnév	Halgazda	Actinospóra típus	Gerinctelen gazda	Forrás
^{*)} <i>Myxobolus cerebralis</i>	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	TAM	<i>Tubifex tubifex</i>	Wolf és Markiw, 1984
<i>Myxobolus cotti</i>	<i>Cottus gobio</i>	TAM	vegyes oligochaeta állomány	El-Matbouli és Hoffmann, 1989
<i>Myxobolus pavlovskii</i>	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	hexactinomyxon	vegyes oligochaeta állomány	Ruidisch és mtsai, 1991
<i>Myxobolus cultus</i>	<i>Carassius auratus</i>	raabeia	<i>Branchiura sowerbyi</i>	Yokoyama és mtsai, 1995
<i>Myxobolus carassii</i>	<i>Leuciscus idus</i>	TAM	<i>Tubifex tubifex</i>	El-Matbouli és Hoffmann, 1993
<i>Myxobolus arcticus</i> (Kanada)	<i>Oncorhynchus nerka</i>	TAM	<i>Stylodrilus heringianus</i>	Kent és mtsai, 1993
^{**)} <i>Myxobolus arcticus</i> (Japán)	<i>Oncorhynchus masu</i>	TAM	<i>Lumbriculus variiegatus</i>	Urawa, 1994
<i>Myxobolus drjagini</i>	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	TAM	<i>Tubifex tubifex</i>	El-Mansy és Molnár, 1997a
<i>Myxobolus portucalensis</i>	<i>Anguilla anguilla</i>	TAM	<i>Tubifex tubifex</i>	El-Mansy és mtsai, 1998a
<i>Myxobolus hungaricus</i>	<i>Abramis brama</i>	TAM	<i>Tubifex tubifex</i>	El-Mansy és Molnár, 1997b
<i>Myxobolus dispar</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	raabeia	<i>Tubifex tubifex</i>	Molnár és mtsai, 1999a
^{**)} <i>Myxobolus pseudodispar</i>	<i>Rutilus rutilus</i>	TAM	<i>T. tubifex, Limnodrilus hoffmeisteri</i>	Székely és mtsai, 1999; Székely és mtsai, 2001 ^{*)}
<i>Myxobolus bramae</i>	<i>Abramis brama</i>	TAM	<i>Tubifex tubifex</i>	Eszterbauer és mtsai, 2000
<i>Myxobolus macrocapsularis</i>	<i>Abramis brama</i>	TAM	<i>Tubifex tubifex</i>	Székely és mtsai, 2002a
<i>Myxobolus intimus</i>	<i>Rutilus rutilus</i>	TAM	<i>Tubifex tubifex</i>	Rácz és mtsai, 2004
<i>Henneguya exilis</i>	<i>Ictalurus punctatus</i>	<i>Aurantiactinomyxon janiszewskai</i>	<i>Dero digitata</i>	Lin és mtsai, 1999
<i>Henneguya ictaluri</i>	<i>Ictalurus punctatus</i>	aurantiactinomyxon	<i>Dero digitata</i>	Burtle és mtsai, 1991; Styer és mtsai, 1991
<i>Hoferellus carassii</i> (Németo.)	<i>Carassius auratus</i>	aurantiactinomyxon	vegyes oligochaeta állomány	El-Matbouli és mtsai, 1992; Trouillier és mtsai, 1996
<i>Hoferellus carassii</i> (Japán)	<i>Carassius auratus</i>	neoactinomyxon	<i>Branchiura sowerbyi</i>	Yokoyama és mtsai, 1993b
<i>Hoferellus cyprini</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	aurantiactinomyxon	<i>Nais</i> sp.	Grossheider és Körting, 1992
<i>Thelohanellus nikolskii</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	aurantiactinomyxon	<i>Branchiura sowerbyi</i>	Székely és mtsai, 1998
^{**)} <i>Thelohanellus hovorkai</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	aurantiactinomyxon	<i>Branchiura sowerbyi</i>	Yokoyama, 1997 ^{*)} ; Székely és mtsai, 1998; Anderson és mtsai, 2000
<i>Sphaerospora renicola</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	neoactinomyxon	<i>Branchiura sowerbyi</i>	Grossheider és Körting, 1993; Molnár és mtsai, 1999b
<i>Sphaerospora truttae</i>	<i>Salmo trutta</i>	echinactinomyxon	<i>Lumbriculus variiegatus</i>	Ózer és Wootten, 2000
<i>Ceratomyxa shasta</i>	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	tetractinomyxon	<i>Manyunkia speciosa</i>	Bartholomew és mtsai, 1997
<i>Zschokkella</i> sp.	<i>Carassius auratus</i>	echinactinomyxon	<i>Branchiura sowerbyi</i>	Yokoyama és mtsai, 1993
<i>Zschokkella nova</i>	<i>Carassius carassius</i>	siedleckiella	<i>Tubifex tubifex</i>	Uspenskaya, 1995
<i>Myxidium giardi</i>	<i>Anguilla anguilla</i>	aurantiactinomyxon	<i>Tubifex tubifex</i>	Benajiba és Marques, 1993
PKD	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	<i>Tetracapsuloides bryosalmonae</i>	<i>Plumatella</i> sp. és <i>Fredricella sultana</i>	Longshaw és mtsai, 1999

^{*)}Teljes ciklusok reprodukálása. Laboratóriumi körülmények közötti sikeres halfertőzések kísérletesen nyert actinospórákkal.

A magyar kutatócsoport munkái.

A doktori dolgozat részét képező munkák.

3.4.1. Halon belüli (intrapiscin) fejlődés

Már az egy perccel a kísérlet megkezdése után – onnantól számítva amikor a pisztrángokat a lebegő *M. cerebralis* TAM-okat tartalmazó vízbe helyezik – készített EM-es felvételeken is jól látszik, hogy a lebegő actinospórák összegyűlnek a pisztrángok kültakaróján, a szájüregükben és a kopoltyúhámon ([El-Matbouli és mtsai, 1995](#)). Ezután a spórák kilövellik poláris filamentumaikat, melyek a kehelysejtekbe vagy a hámsejtekbe fúródva lehorgonyozzák a TAM-okat és lehetővé teszik a sporoplazma epidermiszbe jutását.

Presporogóniás, extrasporogóniás szakasz (**3. ábra: 3-13.**): [El-Matbouli és mtsai \(1995\)](#) szerint a *M. cerebralis* TAM-ok sporoplazmái a penetrációt követő egy órában intercellulárisan vándorolnak az epidermiszben és a kopoltyúhamban, majd a sporoplazmák feldarabolódása után a bennük lévő sejtek bejutnak a halgazda hámsejtjeibe. Ezek a sejtek belső (endogén) sarjadzással (osztódással)* másodlagos (leány) sejteket hoznak létre.

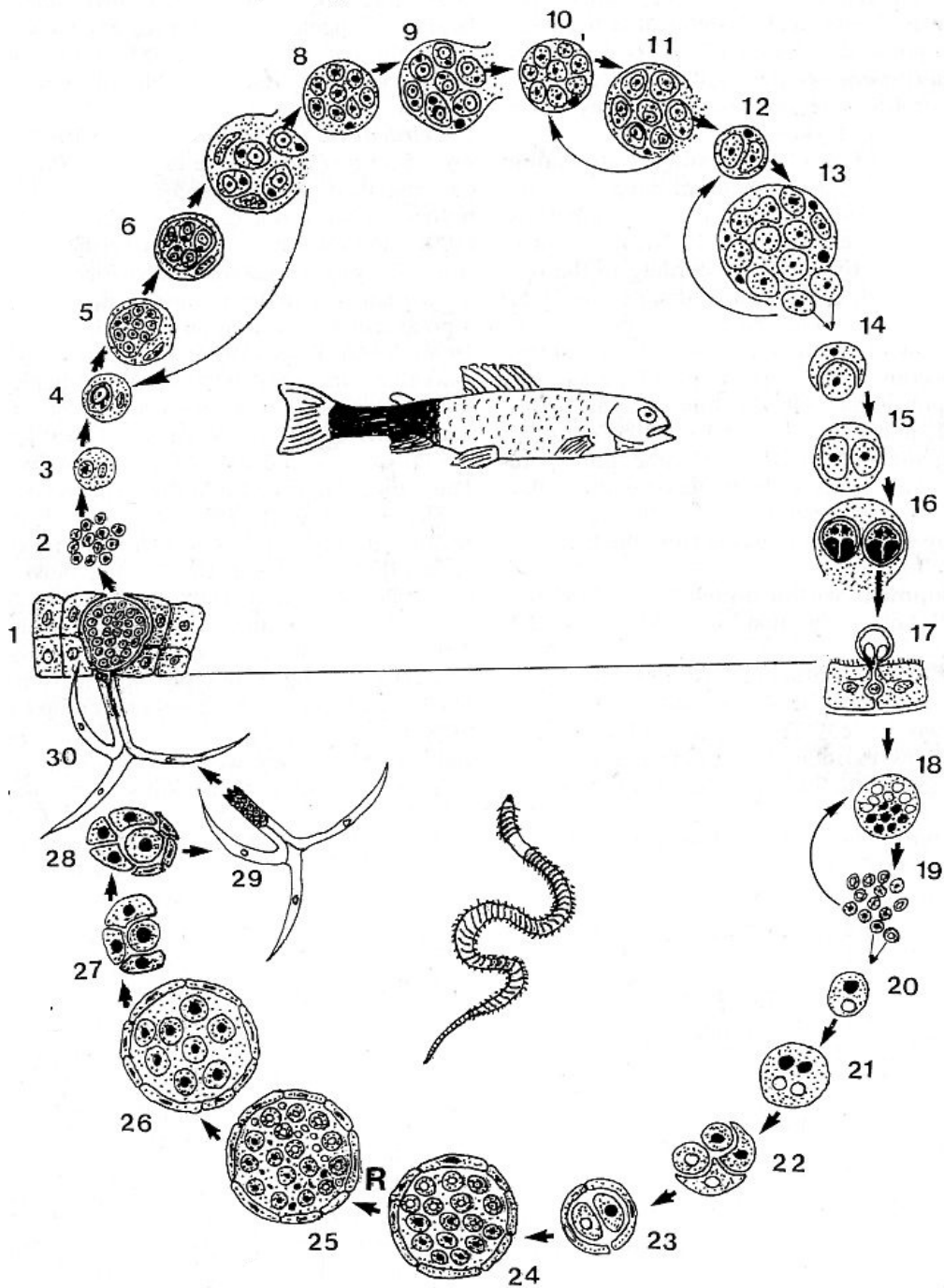
Ezekből, a másodlagos sejteket tartalmazó elsődleges sejtekből, másnéven trofozoitákból, vezethető le az összes többi későbbi stádium. A trofozoita magja, a vegetatív nukleusz, számos további magot hozhat létre. A másodlagos vagy generatív sejt szintén megsokszorozódhat. Mindig a generatív sejtek azok, melyek a következő nyálkaspórák generációt kialakítják ([Lom és Dyková, 1992](#)).

A *M. cerebralis*-nál a másodlagos sejtek gyors, szinkron zajló mitózissal proliferálódnak, melynek végeredménye, hogy a gazdasejt magja egy kis területre szorul össze a hatalmas parazita aggregátum és a sejtthártya között. A másodlagos sejtek ismételt endogén osztódással külső borító és belső (harmadlagos vagy unoka) sejt-ből álló sejt-duplikátumokat hoznak létre. Ezek a duplasejtek felszakítják az eredeti elsődleges sejtek membránját és a gazdasejt citoplazmájába lépnek. Erre az időpontra úgy tűnik, hogy néhány sejt-duplikátum megsemmisül a citoplazmában. A szabad duplasejtek a gazdasejt plazmalemmáját áttörve az extracelluláris térbe kerülnek. Ezek, a most már extracellulárisan helyeződő sejt-duplikátumok vagy a szomszédos hámsejtekbe penetrálnak, vagy az epidermisz és a szubcutis mélyebb rétegeibe vándorolnak, és ott penetrálnak a gazdasejtbe, majd előlről kezdve megismétlik az eddigi folyamatot.

A szöveti lokációt tekintve bizonyos nyálkaspórák fajok esetében eltérő a presporogóniás szakasz. Ezeknél a fajoknál megkülönböztetésül az extrasporogóniás kifejezést alkalmazzák az intrapiscin fejlődés ezen szakaszára. Néhány patogén *Sphaerospora* faj és a PKD esetében komoly szöveti károsodást is okozhat az ebben a szakaszban megfigyelhető stádiumok masszív proliferációja ([Lom és Dyková, 1992](#)).

Röviden itt foglalnánk össze a hazai szempontból is jelentős parazita, a *Sphaerospora renicola* fejlődésének extrasporogóniás szakaszát. A súlyos problémákat okozó pontyparazita un. K-formája váltja ki az úszóhólyag-gyulladást. Ennek kialakulását mindig megelőzi a nem patogén C-formák ([Csaba, 1976](#)) jelenléte a vérben. Az actinospórákból kiszabaduló sporoplazmák megfertőzik a hal epithel sejtjeit, majd a trofozoiták a kapillárisok endothel sejtjeiben folytatják fejlődésüket. Az endothel sejtekből kiszabaduló parazita alakok belső sarjadzással másodlagos sejteket hoznak létre. A *Sphaerospora* fajok további fejlődése a vérplazmában történik. Itt egy anyasejten belül nyolc leánysejt alakul ki, ezekben pedig a harmadlagos vagy unokasejtek. Az elsődleges sejtek szétszakadása után a kiszabaduló sejt-duplikátumok előlről kezdik a fázist, emellett elindul a második vérstádium kialakulása is. A kifejlődő második vérstádiumok, a K-paraziták ([Molnár, 1988a](#)), az úszóhólyag falának vérér kapillárisaiban található meg, és ezek váltják ki az úszóhólyag-gyulladást ([Molnár, 1984](#)). A második vérstádium számos (kb. 40) másodlagos sejtet hoz létre az elsődlegeseken belül. A másodlagos sejteken belül két harmadlagos – a későbbi sporoblastoknak megfelelő – sejt alakul ki. Az elsődleges sejtek szétszakadása után a másodlagos sejtek a vesetubulusokba jutnak.

*belső sarjadzás (endogén osztódás): a sejt úgy osztódik, hogy a keletkezett új sejt az „anyasejt” citoplazmájában helyezkedik el.



3. ábra: Nyálkaspórák fajok fejlődési ciklusának vázlatja a *Myxobolus cerebralis* példáján (Kent és mtsai, 2001). **1-16:** Halon belüli (intrapiscin) fejlődés. **17-30:** Kevéssertéjű férgek belüli (intraoligochaeta) fejlődés. **1:** A hal kültakarójához tapadt actinospóra sporoplazmája bejut a halba. **2:** A sporoplazma másodlagos sejtjeinek osztódása belső sarjadzással. **3-13:** Presporogóniás vagy extrasporogóniás vegetatív szaporodás. **14-16:** Sporuláció, többsejtes spórák kialakulása a plazmódiumon belül. **17:** A teljesen érett myxospórák a halból kikerülve az oligochaetába jutnak. **18-20:** Schizogónia a féreg hámsejtjeiben, a kialakuló kétmagvú (α és β) sejtek a gametogónia végére ellentétes ivarú gamétákká alakulnak. **21-26:** Gametogónia, a pánsporociszta belső sejtjei 3 mitotikus és 1 meiotikus osztódáson esnek át. **24-25:** A gaméták egyesülésével 8 zigótát tartalmazó pánsporociszta alakul ki. **27-29:** Sporogónia, kialakulnak a többsejtű, 3 héjsejtet, 3 poláris kapszulát és a sporoplazmát tartalmazó spórák. **29:** A kifejlett actinospórák a férgek bélcsatornáján keresztül kiürülnek, a hallal való találkozásukig a vízben lebegnek.

Sporogóniás szakasz (3. ábra: 13-16.): A plazmódium-fejlődés kezdetének [Shulman \(1966\)](#) az egy sejtől álló trofozoita egyenlőtlen osztódását tartja, amikor is a belső sarjadzással osztódó sejtben egy leánysejt képződik, amely generatív sejté válik, míg az anyasejtől egy buroksejt (pericita) képződik. Más kutatók, pl. [Lom és Dyková \(1992\)](#) véleménye szerint a plazmódium-fejlődés kezdetét két sejt egyesülése jelzi, amikor is az egyik sejt pericitává válik, és magába zárja a későbbi generatív sejtet.

Az ismert nyálkaspórás fajok többsége (*Myxobolus*, *Thelohanellus*, *Henneguya*, *Kudoa* fajok) viszonylag nagy, gombostűfejnyi, nagyszámú sejtől álló plazmódiumokban, kapillárisokon belül intercellulárisan, esetenként intracellulárisan – a hám-, izom- és idegsejtben intracellulárisan – fejlődik (ld. alább mint [3-as típusú fejlődés](#)). Akadnak azonban kisebb plazmódiumokat képező intracelluláris és cölizoikus fajok (ld. [2-es típusú fejlődés](#)), melyek csupán néhány tucat sejtől épülnek fel, sőt a fajok egy része (pl. *Sphaerospora* fajok) több lokációban fejlődő, néhány sejtől álló ún. pszeudo-plazmódiumokat képez csak (ld. [1-es típusú fejlődés](#)).

A plazmódium-fejlődés 1-es típusa: a nyálkaspórások *Sphaerospora* típusú fejlődése esetén plazmódium-képződésről nem lehet beszélni, ezért bevezették a pszeudo-plazmódium fogalmát. A fentebb már vázoltak alapján – a fejlődésnek feltehetően az endothelben kezdődő korai szakasza után – a vérben szabadon mozgó pszeudo-plazmódiumok jelennek meg, melyek egy anyasejtől (elsődleges sejt) és egy leánysejtől (másodlagos sejt) állnak. A leánysejt az anyasejtben belső sarjadzással képződik. A leánysejt egyszerű osztódása után nyolc új egyed jön létre, melyben újabb belső sarjadzással harmadlagos sejtek fejlődnek. Ezt a parazita egységet [Molnár \(1988b\)](#) első leírójáról ([Csaba György, 1976](#)) C-protozoonnak nevezte el. A széteső pszeudo-plazmódium újabb nyolcas egységeket produkál, majd nagyszámú sokszorozódás után egy olyan elsődleges sejt alakul ki, melyben kb. 40 másodlagos sejt (K-forma), és az utóbbiakban két-két harmadlagos sejt formálódik. Ezek a harmadlagos sejtek a későbbiekben a spóráknak felelnek majd meg. A K-formák a vesetubulusokba jutva először plazmódiumokat, majd azokban két-két spórát képeznek ([Molnár és Kovács-Gayer, 1986](#)). A sok esetben a lument teljesen kitöltő plazmódiumok és spórák fennakadást okozhatnak a veseműködésben is. [Dyková és Lom \(1988\)](#) egy, a vesecsatornák hámsejtjeiben zajló sporogóniás szakaszt is megkülönböztet a *S. renicola* fejlődésmenetében, melynek hatására disztrófia, illetve nekrozis is kialakulhat. [Molnár és Kovács-Gayer \(1986\)](#) véleménye szerint azonban ez nem a *S. renicola* fejlődéséhez kapcsolódik, hanem a *Hoferellus cyprini* trofozoitjai okozzák. Ez az egy plazmódiumon belül egy vagy két spórát létrehozó fejlődés néhány faj (pl. a *S. molnari*) esetében intercellulárisan fordul elő.

A nagyobb plazmódiumokban a spóráképzés teljes szakasza egyetlen plazmódiumon belül megy végbe. A korai presporogóniás fejlődés után egy adott szervben megtelepedett trofozoita számos endogén sarjadzás után hozza létre a nagyszámú vegetatív és generatív sejtől álló plazmódiumot.

A plazmódium-fejlődés 2-es típusa: a nyálkaspórások egyes típusainál (*Myxobolus cerebralis*, *Hoferellus*, *Myxobilatus*, *Chloromyxum* fajok) csak kisebb, néhány tucat sejtől álló plazmódium képződik, melyek bizonyos méret elérése után osztódnak, és újabb plazmódiumot formálnak. Ma még nem ismert, hogy a plazmódium-fejlődés mindig intracellulárisan indul-e meg, vagy intercellulárisan is megindulhat. Ezekben a plazmódiumokban többszörös endogén sarjadzás után csak néhány (3-10) spóra képződik. Ez a típusú fejlődés a *M. cerebralis* esetében a porcszöveten belül megy végbe ([El-Matbouli és mtsai, 1995](#)), a *Hoferellus* ([Kovács-Gayer és mtsai, 1987](#); [Molnár és mtsai, 1989](#)) és *Myxobilatus* fajok ([Molnár, 1988c](#)) esetében cölizoikusan történik. Az utóbbi esetben a vesecsatornák megtámadott hámsejtjeiben intracellulárisan, többszörös osztódás után az elsődleges parazitaegyedben másodlagos, harmadlagos, sőt negyedleges egyedek alakulnak ki. Ez a cölizoikus üregbe lökődő egység egyetlen kis plazmódiumnak felel meg, melyben a másodlagos sejtek a pánsporoblasztok magját képezik.

A plazmódium-fejlődés 3-as típusa: az ismert nyálkaspórás fajok többsége (*Myxobolus*, *Thelohanellus*, *Henneguya*, *Kudoa* fajok) nagyszámú sejtől álló plazmódiumokat képez. A buroksejt magjának sokszoros osztódásával számos vegetatív mag alakul ki a plazmódiumon belül,

a generatív sejtek osztódásával viszont további generatív sejtek képződnek. A több száz vegetatív és generatív sejtet tartalmazó plazmódiumon belül a fejlődés egy bizonyos fázisában a generatív sejtekben újabb endogén sarjadzás megy végbe, melynek során az anyasejten belül egy, kettő vagy több leánysejt képződik, azaz pánsporoblaszt formálódik. Az anyasejt a pánsporoblaszt burka lesz, a leánysejtek pedig egy-egy spórát formálnak. A leánysejtekből osztódás útján az esetek többségében hat sejt képződik, amelyekből kettő a spóra héját (valvogén sejtek), kettő a sarki kapszulákat (kapszulogén sejtek) képezi, míg a maradék kettőből két egymagvú vagy egy kétmagvú sporoplazma formálódik.

A myxospórák a halgazdából kijutva válnak képessé a gerinctelen gazdában való megtelepedésre. A halon belüli teljes fejlődés időtartama változatos, pár hét (pl. *Sphaerospora* fajok) vagy akár év (pl. *Henneguya* fajok) is lehet.

3.4.2. Gerinctelen gazdán belüli (intraoligochaeta) fejlődés

A fejlődést a *M. cerebralis* példáján mutatjuk be.

Schizogónia (3. ábra: 18-20.): A myxospórák az oligochaeták (pl. *Tubifex tubifex*) bélcsatornájába jutnak, ahol a spórák spórafonalaikat kilőve a bélhámhoz tapadnak. Azok a tényezők, melyek képesek kiváltani ezt a folyamatot, egyelőre ismeretlenek. A spóráknak a *Tubifexek* bélcsatornájába jutását öt nappal azután tudták csak igazolni (El-Matbouli és Hoffmann, 1998), hogy a myxospórákat a *Tubifexeket* tartalmazó iszapra öntötték. A varratvonalak mentén felnyíló spórahéjakból a kétmagvú sporoplazma (a *M. cerebralis* esetében) a hámsejtek közötti térbe jut. Ezután a sporoplazma magjának, magjainak többszöri osztódásával sokmagvú sejt alakul át. Ez a stádium később plazmotómiásan* osztódva számos egymagvú sejtet formál, melyek intercellulárisan vándorolnak a bélhámra. Néhányan közülük további mag-, illetve sejtosztódáson esnek át, néhányan pedig egy másikkal egyesülve kétmagvú sejtekké alakulnak át. El-Matbouli és Hoffmann (1998) részletes adatokkal alá nem támasztott megfigyelései szerint a *M. cerebralis* esetében ez a fázis több mint egy évig is eltarthat, amely különböző fejlettségű parazita-stádiumok kialakulását eredményezheti egy féregegyeden belül. A gerinctelen gazdán belüli fejlődésnek ez a szakasza tekinthető a proliferációs szakasznak. Ez a folyamat teszi lehetővé, hogy a gazdába jutott myxospórákból sokszoros mennyiségű actinospóra képződjön.

Lom és Dyková (1992) szerint még a myxospórán belül, vagy nem sokkal a sporoplazma spórából való kiszabadulása után autogámiával egyesül a két egymagvú (pl. a *M. cerebralis* esetében) vagy az egy kétmagvú sporoplazmában lévő két haploid mag. Az így létrejövő egymagvú „amoebula” sejt az egyetlen valódi „protozoa” stádium a nyálkaspórások fejlődésében, melyből a későbbi fejlődés során többsejtű stádiumok alakulnak ki.

Gametogónia (3. ábra: 21-26.): A kétmagvú sejtek osztódással négymagvúvá alakulnak, melyek további osztódásával a négysejtes korai pánsporociszta jön létre. Ez két szomatikus buroksejtet és két generatív sejtet tartalmaz (α és β). A generatív sejtek 3 mitotikus osztódásával 16 diploid gametocita alakul ki (8a és 8b), melyek további meiotikus osztódásával 16 haploid ivarsejt és 16 sarki (poláris) test képződik. A α vonalból származó ivarsejtek mindegyike egy β eredetűvel egyesül, ezáltal 8 zigóta jön létre. Az ivaros szaporodás színhelye tehát az oligochaeta gazda, ezért helytállóbb lenne a végleges gazda elnevezést alkalmazni rájuk, de megállapodás alapján az alternatív gazda kifejezés terjedt el és használatos a nyálkaspórásokkal foglalkozó kutatók körében.

Sporogónia (3. ábra: 27-29.): A gametogónia végén a pánsporocisztában a nyolc zigótát nyolc szomatikus sejt veszi körül. Mindegyik zigóta két mitotikus osztódással négysejtessé alakul át. Közülük három, periférikusan helyeződő sejt osztódással három kapszulogén és három valvogén sejtet hoz létre, az egy, centrálisan helyeződő pedig számos mitotikus osztódáson átesve belső sejteket „termel”, melyek a sporoplazma sejtjeit alkotják majd. Végül a kapszulogén sejtek és a

*plazmotómiás osztódás: olyan osztódás, amely során a sokmagvú sejt a citoplazma feldarabolódásával számos egymagvú sejt alakul át.

sporoplazma a három héj által alkotott burokba záródik. A sporoplazma mögött a valvogén sejtek megnyúlnak, összehajtogatott membránokat alkotnak, melyekből a nyél és a három nyúlvány alakul majd ki. Végző állapotában a pánsporociszta nyolc (a Tetrasporáknál négy) összehajtogatott nyúlványokkal és nyéllal rendelkező actinospórát tartalmaz. A pánsporociszták felszakadásával, kb. 2-4 hónappal a fertőzés után (az oligochaeták myxospóra fogyasztásától számítva), a férgek bélcsatornáján át kiürülnek az actinospórák és a vízbe jutnak, ahol a hallal való találkozásukig lebegnek.

Végül itt említenénk meg, hogy több kutató ([El-Matbouli és Hoffmann, 1998](#); [Stevens és mtsai, 2001](#)) szerint létezik a férgek maximális fertőzhetőségének egy küszöbértéke, amely felett már nem képesek több actinospórát termelni, mint amennyi myxospórát felvesznek. Ezen kutatók véleménye szerint minél inkább közelít a felvett myxospórák mennyisége a küszöbértékhez, annál nagyobb mértékű a proliferáció.

3.5. A nyálkaspórák kutatás jelenlegi helyzete

A nyálkaspórák 1350-es fajszámához képest eddig leírt kb. 200 actinospóra típus, a sikeresen reprodukált fejlődési ciklusok kis száma (25), és az eddig csak 4 faj esetében megvalósított teljes fejlődési ciklus-reprodukálások önmagukban is jelzik, hogy van még tennivaló a nyálkaspórák kutatásának területén.

Ahogy arról már a fejlődési ciklust bemutató fejezetben ([15. oldal](#)) szó volt, egyre inkább kíváncsi vagyok a kísérletek molekuláris ellenőrzése, annál is inkább, mert a közelmúltban több közleményben is beszámoltak olyan vizsgálatokról, melyekben egyrészt azt jelentették, hogy két, morfológiailag jelentősen különböző aurantiactinomyxon típusú actinospóra azonos genotípussal rendelkezik ([Hallett és mtsai, 2002](#)), illetve molekuláris módszereket is alkalmazva bizonyították, hogy morfológiai variáció létezik különböző *Tubifex* gazdákból származó TAM-ok között ([Hallett és mtsai, 2004](#)). Mindkét jelenség megkérdőjelezi a pusztán morfológiai karakterek alapján történő spóraleírások létjogosultságát, ugyanakkor ezek fontossága továbbra is vitathatatlan. Mindenesetre a jövőben kívánatos lesz minden kutatócsoportnak a két vizsgálati típust egymással kiegészítve végezni, és egy újnak tartott myxospóra vagy actinospóra megtalálásakor – azok morfológiai paramétereinek felvétele után – minden esetben gondolni a molekuláris vizsgálatra való összegyűjtésükre is.

A nyálkaspórák 18S rRNS génszekvenciájának vizsgálatán alapuló, elsősorban szekvencia szintű összehasonlító vizsgálatokról több kutatócsoport is beszámolt az utóbbi években. Az eredményeket [Kent és mtsai \(2001\)](#) foglalták össze.

Egy új irányt jelent a nyálkaspórák-kutatásban a jelentős mortalitással járó, elsősorban a pisztrángok kergekórját okozó *M. cerebralis* kapcsán végzett, a nyálkaspórák-megbetegedéseket esetlegesen mérséklő környezeti és egyéb tényezők hatásainak vizsgálata (részletesebb irodalmat lásd az [51. oldal](#)on).

1. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

4. 1. Fejlődési ciklus kísérletek

4.1.1. Oligochaeta alternatív gazdák kísérletes fertőzése

4.1.1.1. *Myxobolus macrocapsularis*

A *Myxobolus macrocapsularis* Reuss, 1906 myxospóráit balatoni és kis-balatoni, három-, ötéves dévérek kopoltyújáról gyűjtöttük. A spórákat nagy mennyiségben (800000 – 1000000 db myxospóra/plazmódium) tartalmazó érett, fehér plazmódiumok a kopoltyúlemezek csúcsán, a nem fertőzött lemezek csúcsain túlnyúlva helyeződnek (M/4., 5. ábra).

A plazmódiumokat a kopoltyúról leválasztottuk, majd a myxospórákat bonctű segítségével, sztereómikroszkóp alatt szabadítottuk ki belőlük. Fénymikroszkóp alatt azonosítottuk a spórákat (M/6. ábra), életképességüket pedig telített urea oldattal ellenőriztük. A tárgylemezre cseppentett spóra-szuszpenzióhoz azonos mennyiségben adtunk urea oldatot, majd az egészet lefedtük fedőlemezzel. A poláris filamentumok néhány másodpercen belül elkezdtek kilövedni a poláris kapszulából. Ha pár perccel később a filamentumok 80-90%-a kiszabadult, akkor az anyagot fertőzésre alkalmasnak ítéltük.

A fertőzési kísérletekben használt oligochaeták a Pilisi-hegység egy Pilisszentkereszt közelében fekvő erdejének időlegesen vízborította iszapvályújából származtak (M/7. ábra). A férgek, melyeket [Brinkhurst \(1963\)](#) határozókulcsa alapján *Tubifex tubifex* és *Limnodrilus hoffmeisteri* fajoknak azonosítottunk, nyálkaspórák-fertőzéstől mentesnek voltak tekinthetők, mivel a gyűjtési terület nem állt összeköttetésben halakat tartalmazó vízrendszerrel. A szállítást követően a férgeket eredeti iszapjukban, szobahőmérsékleten, 10 literes akváriumokban tároltuk és hetente egyszer szárított halelességgel tápláltuk őket. Vizüket rendszeresen ellenőriztük szűrővel, annak igazolása végett, hogy valóban nem eresztenek actinospórákat.

Három alkalommal végeztük el az oligochaeták fertőzését.

Az első kísérletben, melyet 1999. május 21-én kezdtünk, egy 100 darabból álló, *Limnodrilus hoffmeisteri*-t és *T. tubifex*-et közel azonos mennyiségben tartalmazó oligochaeta állományt helyeztünk el egy félliteres műanyag edényben, melynek alján 1-2 cm magasan csapvíz volt. A férgek kb. 100000 frissen gyűjtött spórákat öntöttünk (1000 db spóra/féreg).

A második alkalommal (2000. július 7.) az előzővel azonos módon a férgeket három érett plazmódium tartalmával fertőztük, a fertőzéshez használt spóramennyiség így a pár milliós nagyságrendet is meghaladta (legalább 30000 db spóra/féreg).

A 3. kísérlet 2000. augusztus 22-én indult, 100 féregnek kb. 3 millió spórával való fertőzésével, majd ugyanerre az állományra az első fertőzéstől számított 30. napon 800000 spórákat öntöttünk (38000 db spóra/féreg).

Negatív kontrollként a meglévő parazitamentes féregállományt szolgált.

A fertőzést követően az edények alá, a férgek, és a myxospórákat tartalmazó csapvízre 3-4 cm vastagságban hőkezeléssel sterilizált iszapot rétegeztünk. A kísérleti tálakat teljesen feltöltöttük vízzel és vizüket folyamatosan levegőztettük légpumpához csatolt porlasztókövön keresztül. Az elpárologott vizet rendszeresen pótoltuk, és hetente egy alkalommal néhány szem granulált haltápot szórtunk az iszap tetejére. A kísérletek alatt a szoba hőmérséklete 19-24°C közötti volt.

A kísérleti tálak vizét rendszeresen 21, majd 10 µm-es hálószoventen szűrtük át. Az első szűrést a fertőzés után egy hónappal hajtottuk végre, s a szűréseket hetente egyszer ismételtük. Amikor a második és harmadik kísérletben actinospórákat észleltünk, a férgeket azonnal kimostuk az iszaptól, és azokat [Yokoyama és mtsai \(1991\)](#) módszerét követve egyesével szövettenyésztő lemezek (a továbbiakban lyuklemezek) mélyedéseibe helyeztük. A lyuklemezek mélyedései a falmagasság feléig tartalmaztak kb. 2 ml tiszta vizet. A lyuklemezre, fedelének ráhelyezése előtt, tetejére műanyag fóliát feszítettünk, hogy megakadályozzuk a férgek egyik mélyedésből a másikba való átmászását. A vizsgálat időtartamára a lyuklemezeket a férgek életképességének megőrzése

céljából 4°C-on, hűtőben tartottuk. Tapasztalataink alapján alacsonyabb hőmérsékleten kevesebb vízcserével tudjuk életben tartani az oligochaetákat. Magasabb hőmérsékleten, a rendszeres vízcserére ellenére is, hirtelen elpusztulhatnak az oligochaeták, főként ha megsérülnek a vizsgálatok során. Szintén káros lehet, és az oligochaeták pusztulását okozhatja a magasabb hőmérsékleten gyorsan elszaporodó organizmusok (egysejtűek, fakultatív patogén baktériumok) hirtelen tömeges megjelenése a vízben. A férgeket táplálék nélkül tartottuk a lyuklemezeken. Az etetésükre, és mellette a víz tisztán tartására, még nem vezettünk be (illetve nem adaptáltunk külföldi) módszert (49. oldal). Azonban etetés nélkül is 2-3 hónapig életben tarthatók a férgek rendszeres vízcserével. A lyuklemezek férget tartalmazó mélyedéseinek vékony vízrétegét napi rendszerességgel ellenőriztük sztereómikroszkóp alatt, hidegfénnyel történő megvilágítást alkalmazva. Actinospórák észlelése esetén pár csepp vizet tárgylemezre csepegtetve fénymikroszkóppal folytattuk a vizsgálatot. A gyűjtött spórákról Olympus BH-2-es mikroszkópra szerelt DH-10-es digitális fotófeltét használatával képeket készítettünk, valamint videószalagra is rögzítettük azokat, egy későbbi, IMAGO[®] számítógépes-programmal való mérés érdekében (Székely, 1997). A spórákat lerajzoltuk, és méreteiket feljegyeztük. Az actinospórák morfológiai jellemzéséhez Lom és mtsai (1997) útmutatását követtük. A méretek számtani közepét és szórását EXCEL programmal számoltuk ki. A lyuklemezek mélyedéseinek vizét, amennyiben nem észleltünk actinospórákat, legalább heti egy alkalommal tiszta vízzel cseréltük le, amelyik mélyedésben actinospórákat észleltünk, azoknak a vizét a vizsgálat után azonnal tiszta vízzel helyettesítettük. Miután kb. egy hónapig nem észleltünk actinospóra kibocsátást a lyuklemezek egyetlen féregegyedénél sem, az életben maradt férgeket is kidobtuk. Erre az időpontra a táplálék nélkül, tiszta csapvízben tartott férgek közül több is elpusztult, de legalábbis a többség kondíciója nagyon leromlott.

Az actinospórákat ürítő férgek fertőzöttségének intenzitását folyamatosan ellenőriztük a vizsgálat során. Élő állapotban tárgylemezre helyeztük a férgeket, majd fénymikroszkóp alatt vizsgáltuk azokat.

A fertőzött egyedekből többet szövettani metszetek készítése céljából Bouin-oldatban fixáltunk, majd Paraplast[®]-ba ágyazva 4-8 µm vastag metszeteket készítettünk, melyeket H&E-vel festettünk meg.

A félvékony metszésre szánt fertőzött férgeket 5%-os glutáraldehid oldatban másfél órán keresztül fixáltuk, majd többszöri kakodilát-pufferes mosás után 2%-os ozmium-tetroxiddal utófixáltuk. Az ismételt pufferes mosás után dehidratálást, majd Durcupan ACM-be történő beágyazást alkalmaztunk. A blokkokból 0,5-1 µm vastag metszeteket készítettünk, melyeket 0,1%-os toluidinkék oldattal festettünk meg.

4.1.1.2. *Myxobolus intimus*

A *Myxobolus intimus* Zaika, 1965 faj myxospóráinak gyűjtése mellett a bodorkák nyálkaspórák-fertőzöttségét abban az időszakban követtük nyomon, amikor többéves korábbi tapasztalat alapján a *M. intimus* plazmódiumok fejlődése leginkább valószínű, vagyis április elejétől május végéig. 2002-ben 22, 2003-ban 17, két- és hároméves balatoni bodorka 8-17 cm közötti példányát vizsgáltuk meg.

A fertőzéshez használt *M. intimus* plazmódiumok két-, hároméves bodorkák kopoltyújának másodlagos lemezéről származtak (M/8. ábra). A fertőzött kopoltyúlemezek egy részét szövettani célra Bouin-oldatban fixáltuk, majd paraffinba ágyazva 4-5 µm vastag metszeteket készítettünk belőlük, melyeket H&E-vel festettünk meg. A plazmódiumok myxospóra (M/9., 10. ábra) tartalmának életképességét a korábbiakban leírt módon ellenőriztük (22. oldal).

A fertőzni kívánt oligochaeta állomány a korábban leírt helyről (22. oldal) származott és tartási körülményeik is megegyeztek azzal.

A *M. intimus* fajjal végzett első kísérlet 2002. ápr. 15-én kezdődött, amikor is egy körülbelül 80 *T. tubifex* egyed, valamint 20 *L. hoffmeisteri* példányt tartalmazó oligochaeta állományt helyeztünk egy 200 ml vizet tartalmazó, levegőporlasztással ellátott 500 ml-es műanyag edénybe. Hároméves tihanyi bodorkából gyűjtött plazmódiumok kb. 24000 myxospóráját öntöttük a vízbe (240 db spóra/féreg). A fertőzést követően hőkezeléssel sterilizált iszapot helyeztünk vékony

rétegben a férgekre, majd az edényt teljesen feltöltöttük vízzel. A műanyag edényeket nem temperált szobahőmérsékleten (19-24°C-on), levegő-beporlasztást biztosítva tartottuk. Az elpárologott vizet rendszeresen pótoltuk, és hetente granulált haltáp hozzáadásával dúsítottuk az iszapot a férgek táplálása céljából. Az első fertőzéstől számított 35. és 38. napon két újabb hároméves balatoni bodorka kopoltyújáról származó, mintegy 30000 érett myxospórát öntöttünk az edénybe (300 db spóra/féreg).

A *M. intimus*-szal végzett második kísérletet 2003. május 5-én, ugyancsak Balatonból származó, hároméves bodorkákról gyűjtött, 100 millió myxospórával indítottuk el (1000000 db spóra/féreg). Június 5-én egy korábban befogott és akváriumban tartott bodorkából gyűjtött 200000 spórával ráfertőzést hajtottunk végre (2000 db spóra/féreg). A féregállományt és a tartási körülményeket tekintve az első kísérlettel azonos feltételeket alkalmaztunk, bár a hőmérséklet az egy hónappal későbbi fertőzési időpont és a melegebb nyár miatt az előző évi kísérlethez képest 1-2°C-kal magasabbnak bizonyult (22-24°C). (A hőmérsékleti értékek rendszeres felvételére nem került sor.)

A kísérleti tálak vizét egy hónappal a fertőzés után elkezdtük rendszeresen – heti két alkalommal – 21 µm-es hálószöveten keresztül szűrni. Actinospórák észlelése esetén a férgeket azonnal kimostuk az iszaptól, és azokat az előzőekben részletesen ismertetett módszert követve egyesével lyuklemezek 1,5 ml-es mélyedéseibe helyeztük. A vizsgálat időtartamára a lyuklemezeket a férgek életképességének megőrzése céljából 4°C-on, hűtőben tartottuk. Az actinospórák felvételére, mérésére vonatkozó módszertani részletek megegyeztek az előző kísérletben leírtakkal ([23. oldal](#)), annyi különbséggel, hogy a *M. intimus* fajjal végzett második kísérletben az ürített actinospórák számát is megbecsültük. Amennyiben a lyuklemez egy mélyedésében csak kevés számú (kevesebb mint száz) actinospóra volt, azok hozzávetőleges mennyiségét sztereómikroszkóp alatt becsültük meg. Száznál több actinospóra esetén a féreg feletti vízből tárgylemezre cseppentettünk, a cseppekben lévő actinospórák számát fénymikroszkópos számolással állapítottuk meg, az egy mélyedésben lévő (egy féreg által kibocsátott) actinospórák össz mennyiségét pedig a teljes vízmennyiségre korrigálva kalkuláltuk ki.

Első kísérletünkben az actinospóra-ürítés megszűnése után a férgeket elhullásukig, mely kb. egy hónappal később bekövetkezett, 4°C-on, lyuklemezeken tartottuk. Második kísérletünk során azonban az actinospóra ürítés néhány napos szünetelése után a férgeket a lemezekről hőkezeléssel sterilizált iszapba, szobahőmérsékletre (19-24°C) helyeztük vissza, és etetésükről ismételt gondoskodtunk. Az iszapba helyezett oligochaeták feletti vizet hetente szűrtük lebegő actinospórák újbóli megjelenését várva. Actinospórákat észlelve a férgeket az iszaptól mosással ismételt kigyűjtöttük, és egyenként lyuklemezekre helyezve, 4°C-on (utolsó lyuklemezekre helyezéskor 16°C-on) tartottuk és vizsgáltuk őket, számoltuk a kibocsátott actinospórák mennyiségét. Néhány nappal a TAM ürítés befejezése után mindig steril iszapba, szobahőmérsékletre helyeztük őket vissza, és folytattuk vizsgálatukat, vagyis az edények vizének szűrését. A kísérlet végén, az éppen actinospórákat ürítő férgeket tartalmazó edényt bodorkák megfertőzése céljából akváriumba helyeztük. Az edény szájára 3 mm lyukbőségű szűnyoghálót feszítettünk, hogy megvédjük a férgeket a halaktól, de lehetőséget is adjunk az actinospórák edényből való elúszására. Időnként ellenőriztük az akvárium vizét, hogy vannak-e benne lebegő TAM-ok, majd az edény behelyezésétől számított 72. napon kivettük a tálát az akváriumból és szobahőmérsékleten tartottuk tovább. A tál vizét az ezt követő két hónapban hetente egyszer szűrtük. A férgek actinospóra ürítését egy éven keresztül követtük nyomon.

Félvékony metszetek készítése céljából a második kísérletből, a fertőzéstől számított 74. napon (a második fertőzéstől számított 43. napon) három, natív vizsgálatral fertőzöttnek ítélt *T. tubifex*-et fixáltunk az előző fejezetben ismertetett módon ([23. oldal](#)).

4.1.2. A teljes fejlődési ciklus kísérletes reprodukálása

4.1.2.1. *Myxobolus intimus*

A teljes fejlődési ciklus kísérletes reprodukálásának érdekében az előző bekezdésben ismertetett kísérletből származó actinosporákkal összesen négy kísérletet végeztünk parazitamentes halak fertőzésére.

A fertőzéshez használt parazitamentes halakat Balatonból gyűjtött, a folyóvízi fajokat pedig halgazdaságból kapott termékenyült ikrákból keltettük, és laboratóriumi akváriumokban neveltük fel. A parazita-mentesség megőrzése céljából kizárólag *Artemia nauplii*-vel (sóféreggel), majd granulált haltáppal etettük őket.

Az első kísérlet során, 2002-ben, öt-öt bodorka (*Rutilus rutilus*), dévér (*Abramis brama*), karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*), jászkeszeg (*Leuciscus idus*) és szilvaorrú keszeg (*Vimba vimba*) SPF, 4-7 cm méretű ivadékait fertőztük a férgek által kibocsátott actinosporákkal. A fertőzéshez az ivadékokat egy 2 literes edénybe helyeztük 4 órára, melyben a víz kb. 10000 lebegő actinosporát tartalmazott. A kis térfogatú vízben való fertőzés után a halakat végleges helyükre, 40 literes akváriumba helyeztük. A kísérlet során a víz hőmérséklet 25°C volt.

A második kísérletben, 2003-ban, 40000 *M. intimus* actinosporával tíz-tíz bodorka- és karikakeszeg-ivadékokat fertőztünk kis térfogatú vízben. A fertőzés után 6 órával a halakat nagy akváriumba helyeztük, ahol a víz hőmérsékletét 27-28°C-on tartottuk.

Szintén a második kísérlet során tíz bodorkával per os fertőzést is megkíséreltünk. A férgek halba juttatása előtt az oligochaeták fertőzöttségét élő állapotban, kíméletes módon, fénymikroszkóppal, tárgylemezen, fedőlemez alatt ellenőriztük. Az esetleges kontakt (lebegő spórákkal való) fertőzés elkerülése végett az etetés előtt a férgeket többször leöblítettük tiszta vízzel. A halivadékokat egyesével félliteres edényekben helyeztük el, majd mindegyik edénybe egy-egy erősen fertőzött *T. tubifex*-et adagoltunk, melyeket a halak negyed órán belül elfogyasztottak. Ezután a halivadékokat akváriumban tartottuk, és az előző kísérlethez hasonlóan vízmelegítővel 27-28°C-on tartottuk a víz hőmérsékletet.

Negyedik kísérletként a második féregfertőzési kísérletből származó, éppen actinosporákat ürítő férgeket tartalmazó edény akváriumba helyezésével is megkíséreltünk még bodorkákat fertőzni. A férgeket tartalmazó edény szűrletében az első fertőzéstől számított 221. napon több 1000 actinosporát fedeztünk fel. A következő nap az edény nyílását 3 mm-es lyukbőségű szűnyoghálóra lefedtük, majd azt közvetlenül a 12 SPF bodorkát tartalmazó akvárium aljára helyeztük 72 napra. Az akvárium vize 25°C-os volt a kísérlet alatt.

A kísérletben nyert lebegő triactinosporákkal kontakt módon fertőzött, illetve fertőzött férgekkel etetett halivadékokat a fertőzés utáni 2-8. hónapban folyamatosan boncoltuk fel. Ilyenkor a halak teljes kopoltyúját, a szem érhártyáját, valamint a vesét elnyomati készítményben vizsgáltuk myxospórák, illetve fejlődő vagy érett plazmódiumok jelenlétét keresve.

4.1.2.2. *Myxobolus pseudodispar*

A *Myxobolus pseudodispar* Gorbunova, 1936 myxospórái balatoni és kis-balatoni, erősen fertőzött bodorkák plazmódiumaiból származtak. A halak boncolása során apró izomdarabokat nyomtunk szét üveglapok között, majd a plazmódiumokat elválasztottuk az izomzat többi részétől és bonctű segítségével kiszabadítottuk a spórákat. A spórák életképességét az előzőekben leírt módon ellenőriztük ([22. oldal](#)).

A fertőzési kísérletben felhasznált oligochaeták a korábbiakban leírt helyről származó *T. tubifex* példányok voltak ([22. oldal](#)), melyeket az előzőekkel azonos módon tartottunk. A kísérletekhez félliteres edényekben 100 férget 50000 myxosporával fertőztünk (500 db spóra/féreg).

A fertőzéshez itt is balatoni bodorkákból laboratóriumban felnevelt parazitamentes bodorkákat használtunk.

Négy kísérletet végeztünk.

Az első és második kísérlet során egyenként 20, illetve 15 darab 3-5 cm hosszú bodorkát helyeztünk egy-egy, kb. 3000 frissen gyűjtött lebegő *M. pseudodispar* TAM-ot tartalmazó edénybe 24, illetve 20 órára. A fertőzést követő 80-254. nap közötti időszakban a fertőzött bodorkák teljes izomzatát boncolás során elnyomati készítményben, fénymikroszkópos vizsgálattal ellenőriztük. A plazmódiumokat elnyomva a spórák számának becslését is elvégeztük.

A harmadik kísérlethez a lyuklemezen vizsgált actinospóra kibocsátás alapján erősen fertőzött oligochaetákat válogattunk ki, melyeknek egy-egy példányát SPF bodorkákkal etettük meg. A halakat az orális fertőzés napjától számított 90-215. napon kiírtottuk, teljes izomzatukat és veséjükét fénymikroszkópos vizsgálattal ellenőriztük.

A negyedik kísérletben, az első kísérlet során nyert kb. 10000 myxospórával 100 *T. tubifex*-et fertőztünk (100 db spóra/féreg). Amikor a TAM-ok megjelentek a kísérleti tál vizében, 10 SPF bodorkaivadéket fertőztünk velük. A fertőzés során 24 órán keresztül tartottuk a halakat a lebegő actinospórákat tartalmazó vízben. Az ebből a kísérletből származó halakat 77 nappal a fertőzés után vizsgáltuk, plazmódiumokat illetve myxospórákat keresve bennük.

A kísérletek melletti kontrollként az SPF bodorka- és oligochaeta-állományt szolgáltuk.

Amikor az első és második kísérletből származó halak testének egyik oldalát az izomvizsgálat során intramusculáris plazmódiumokkal erősen fertőzöttnek találtuk, testük másik felét szövettanra fixáltuk Bouin-oldatban, majd paraffinba ágyazva 4-6 µm-es metszeteket készítettünk belőlük.

4.2. Az actinospóra termelést befolyásoló tényezők vizsgálata a nyálkaspórák fejlődési ciklusában

4.2.1. *Cyclops* spp. (kandicsrákok) actinospóra fogyasztása

A kísérlethez főként *M. pseudodispar* myxospórákkal fertőzött oligochaeták által termelt TAM-okat használtunk. A kísérleti edényekből az actinospórákat a víz 21 µm-es szűrőn történő átszűrésével, a fennmaradó utolsó vízcseppekben gyűjtöttük össze.

A kandicsrákok egy kacsanevelő tóból származtak. Pontos fajmeghatározásukat nem végeztük el. A kísérlet megkezdése előtt számos példány béltartalmát ellenőriztük tárgylemezen, fedőlemez alatti szétnyomással, hogy valóban mentesek-e a nyálkaspórák spóraformáitól.

Három különböző típusú kísérletet végeztünk.

Első típusú kísérleteinkben lyuklemezek 2 ml-es mélyedéseibe, meghatározott számú actinospórákat tartalmazó vízbe, cyclops-ok meghatározott számú (6-10 db) példányát helyeztük el. A lyuklemez egyes mélyedéseiben lévő víz actinospóra tartalmát (kb. 280-470 db actinospóra/mélyedésben lévő víz) néhány csepp tartalmának tárgylemezen, fénymikroszkóp alatt történő számolásával és átlagolásával, majd az egy mélyedésbe cseppentett vízcseppek számával való felszorozásával határoztuk meg. Bizonyos idő (4 és 22 óra) eltelté után a mélyedés vizéből tárgylemezre cseppentettünk, majd fénymikroszkóp alatt vizsgáltuk a vízcseppek actinospóra tartalmának változását. Kontrollként cyclops nélküli, szintén meghatározott számú actinospóraszuszpenziót tartalmazó mélyedések szolgáltak, melyeket azonos körülmények között, 13°C körüli hőmérsékleten tartottunk és vizsgáltunk. Hasonló vizsgálatokat, mely során az egy mélyedésben lévő actinospórák számát csak sztereómikroszkóp alatti becsléssel állapítottuk meg (200, 300 és 500 db) a kísérlet beállításakor és 18 óra elteltével, is végeztünk. Kontrollként ebben a vizsgálatban is cyclops nélküli mélyedések szolgáltak.

Második típusú kísérleteink során a fluoreszcens festékkel megfestett TAM-okat tartalmazó szuszpenzióba cyclops-okat helyeztünk, majd a rákokat bizonyos időközönként UV fényen vizsgáltuk mikroszkóp alatt. [Yokoyama és Urawa \(1997\)](#) módszere alapján a fluoreszcens CFSE festéket 10 mM-osra hígítottuk 100% DMSO-ban és felhasználásig 4°C-on tartottuk. Az elkészített oldatból 10 µl-t adtunk 1 ml, 2-3000 spórákat tartalmazó szuszpenzióhoz. Összeráztuk a szuszpenziót, majd 15 percig szobahőmérsékleten hagytuk. A festékszemesék eltávolítása érdekében a szuszpenziót többször átszűrtük, ioncserélt vízzel átmostuk. Ezután cyclops-okat helyeztünk bele.

Bizonyos időközönként egy-egy cyclops-ot kivettünk a szuszpenzióból, lemostuk, majd 1%-os formalinban fixáltuk. A fixált cyclops-okat tárgylemezre cseppentett glicerinbe vagy Macrogol-400 anyagba helyeztük, és azonnal UV fényel, különböző nagyításokkal, mikroszkóp alatt vizsgáltuk őket.

A spórák fluoreszcens festése mellett vitális (pl. níluskék, neutrálvörös, toluidinkék) és egyéb festékekkel (pl. Giemsa) is próbálkoztunk. A szuszpenzióban feloldatlan állapotban maradt néhány színes festékszemcsét szándékosan az oldatban hagytuk a többszöri átmosás, szűrés után is, mivel korán felismertük, hogy azok a cyclops-ok belsejében könnyen észrevehetőek a mikroszkópos vizsgálat során, így jelzik, hogy a vizsgált cyclops a szuszpenzióból szűrt e már magába anyagot. Az ilyen módon festett szuszpenzióba helyezett cyclops-okat, a szuszpenzióból kivéve, lemosva, tárgylemezen, fénymikroszkóp alatt vizsgáltuk. Óvatosan, fedőlemezzel ellapítva, tűhegygel maceráltuk a rákokat, igyekeztünk a gyomor-, béltartalmat eltávolítani belőlük.

Harmadik típusú kísérleteinkben, különböző módszereket alkalmazva, *M. pseudodispar* actinospórákkal fertőztünk fertőzésmentes bodorkaivadékokat. Öt bodorkát lebegő TAM-okkal fertőztünk, másik ötöt pedig előzetesen actinospóra-szuszenzióban tartott cyclops-okkal etettünk meg. Az első öt bodorkát hét órán keresztül tartottuk kb. 7000 actinospórával tartalmazó 2 literes kis edényben, majd onnan 10 literes akváriumba helyeztük át, és szobahőmérsékleten tartottuk (20-23°C) tovább a halakat. Az első halat a fertőzéstől számított 85., a többi egyszerre, a 138. napon boncoltuk fel. Ezzel párhuzamosan másik öt bodorkát olyan cyclops-okkal etettünk, melyeket az előzővel azonos időben gyűjtött és azonos oligochaeták által termelt actinospórákat tartalmazó szuszpenzióban – mely szintén kb. 7000 darab actinospórával tartalmazott – tartottunk 16 órán keresztül. Miután lejárt a 16 óra a spóraszuszenzió pár cseppjét fénymikroszkópos vizsgálattal is ellenőriztük, hogy lássuk, mennyi actinospórával fogyasztottak a rákok. Egy-egy bodorkával 30 cyclops-ot etettünk, előtte a cyclops-okat a maradék TAM-ok eltávolítása érdekében 250 µm-es hálót alkalmazva lemostuk. A halakat a fertőzéstől számított 138. napon boncoltuk fel.

4.2.2. Hőmérséklet és az oligochaeták fertőzéséhez használt myxospórák mennyisége

Kísérletünkben nyálkaspórák-fertőzéstől mentes *Tubifex tubifex* férgeket fertőztünk *Myxobolus pseudodispar* myxospórákkal. A fertőzéseket három különböző hőmérsékleten, két különböző myxospóra fertőzési sűrűséggel végeztük faktoriális elrendezésben.

A kísérlet megkezdése előtt a férgeket 400 ml-es műanyag edények alján lévő 1-2 dl vízbe helyeztük el. A hőmérsékleti kezeléseket úgy végeztük, hogy egy csoportot hűvös, egyet melegebb szobába helyeztünk, egynek akváriumi vízmelegítővel állítottuk be a hőmérsékletét. Az edények vizének hőmérsékletét naponta kétszer ellenőriztük. Így a fertőzéseket 19°C-os ($19,1 \pm 1,3^\circ\text{C}$; átlag \pm szórás), 23°C-os ($22,9 \pm 1,9^\circ\text{C}$) és 27°C-os ($27,4 \pm 0,9^\circ\text{C}$) hőmérsékleten végeztük. Minden fertőzési hőmérsékleten két különböző myxospóra fertőzési sűrűséget (50 myxospóra/*T. tubifex* [5000 ± 600 myxospóra/100 *T. tubifex*] és 470 myxospóra/*T. tubifex* [47000 ± 8000 myxospóra/100 *T. tubifex*]) alkalmaztunk. A hat fertőzési csoport mindegyikébe 10-10 edényt osztottunk véletlenszerűen. Minden egyes edényben 100 db *T. tubifex* volt. Minden edényt levegőbeporlással láttunk el. A korábbi kísérleteink során is alkalmazott 4°C actinospóra termelésre gyakorolt hatásának vizsgálata érdekében a *T. tubifex*-ek actinospóra kibocsátását lyuklemezekon, 4°C-os vizsgálati hőmérsékleten követtük nyomon. Az SPF férgek a már korábban ismertetett területről származtak ([22. oldal](#)), tartási körülményeik is megegyeztek ezeknek a férgeknek a tartási körülményeivel. A myxospórákat 60 darab laboratóriumi bodorkaivadék izomzatából gyűjtöttük össze. Az SPF ivadékokat 111-127 nappal a myxospórák kigyűjtése előtt fertőztük actinospórákkal. Az actinospórákat laboratóriumban, Balatonból gyűjtött bodorkák *M. pseudodispar* myxospóráival fertőzött *T. tubifex*-ek termelték. A halak izomzatából a myxospórákat úgy izoláltuk, hogy az izmokat apróra vágtuk, majd tárgylemezre tettük, fedőlemezzel ellapítottuk. A plazmódiumokban lévő myxospórák számát mikroszkópos vizsgálattal becsültük meg. A meghatározott számú myxospórákat tartalmazó izomdarabokat összegyűjtöttük, majd az edényekbe öntöttük. Az edények aljára 2-4 cm vastagságban hőkezeléssel sterilizált iszapot helyeztünk, majd vízzel feltöltöttük. A

vizsgálat ideje alatt elpárolgott vizet rendszeresen pótoltuk, az edényekbe heti egy alkalommal pár szem granulált haltápot szórtunk.

A fertőzéstől számított 30. naptól naponta szűrtük az edények vizét 21 µm-es szűrőn keresztül. Az edények vizében lebegő actinospórák jelenlétét észlelve, a férgeket egyesével 4°C-on tartott lyuklemezek 1,5 ml-es mélyedéseiben lévő kb. 1 ml vízbe helyeztük. A lyuklemezekre fóliát feszítettünk, majd saját fedelükkel befedtük. A lyuklemezeket naponta ellenőriztük.

Az actinospóra-termelés 4°C-on történő időbeni lezajlását (kezdét, időtartamát, végét) feljegyeztük. Naponta megszámláltuk az ürített actinospórákat féregegyedenként (intenzitás) és edényenként (össz TAM mennyiség), valamint kiszámítottuk a prevalenciát (az actinospórákat ürítő fertőzött férgek aránya az egy edényből származó összes féreg között). A lyuklemezek mélyedéseiben egyesével tartottuk a *T. tubifex*-eket. Az alkalmazott borítás azonban nem minden esetben akadályozta meg, hogy egyik mélyedésből a másikba másszanak át a férgek. Egyes napokon egy mélyedésbe több féreg került. Ilyenkor a féregegyedenként ürített actinospórák mennyiségét nem, csak az egy edényből származó összes féreg által ürített actinospórák mennyiségét tudtuk megállapítani. Ezekben az esetekben nem számoltunk sem prevalenciát, sem intenzitást.

A kapott adatok közül statisztikailag a megfigyelési idő alatt edényenként összesen kibocsátott actinospóra mennyiségeket (átlag ± szórás), és az actinospóra ürítés csúcspanján (az a nap, amelyen a legtöbb actinospórákat ürítette egy edény összes férgé) kapott prevalencia (a vizsgált napok közül a csúcspanon volt egyben a legmagasabb is) és intenzitási adatokat (átlagos és medián intenzitás) elemeztük. Az átlagos intenzitás a gazdapopuláció fertőzött egyedeiben jelenlévő parazita-mennyiségről tájékoztat. Érzékeny a kiugró értékekre (outlier), és kevésbé függ attól, hogy a fertőzött példányok többsége mennyire fertőzött. A medián intenzitás magyarázza az utóbbit, amely azt mutatja meg, hogy mennyire fertőzöttek a közepesen fertőzött egyedek, függetlenül attól, hogy néhány kiugróan fertőzött példány éppen bekerült-e a mintába (Rózsa és mtsai, 2000). A nyálkaspórák fajok actinospóra termelését vizsgáló eddigi kutatások csak kevés esetben foglalkoztak a férgek által kibocsátott actinospórák intenzitási adatainak összehasonlításával (Blazer és mtsai, 2003). Blazer és mtsai (2003) az actinospóra-ürítés időtartamai mellett csak a prevalenciának, a féregcsoport által összesen ürített actinospórák mennyiségének és az átlagos intenzitásoknak az összehasonlítását végezték el. Rózsa és mtsai (2000) kimutatták, hogy a prevalencia, az átlagos intenzitás és a parazita eloszlás valamilyen indexének (pl. a medián intenzitásnak) az együttes alkalmazása teszi lehetővé a parazita-fertőzések statisztikai elemzését. Mivel a 27°C-on fertőzött csoportban a tubifexek az első ellenőrzés előtt elkezdtek actinospórákat termelni, ezeket a csoportokat a későbbi elemzésekből kizártuk, kivéve az ismételt spóraürítés vizsgálatát (lásd alább). Azokat az edényeket szintén kizártuk a vizsgálatból, ahol a csúcspanon összemáztak a férgek, és így nem tudtuk az intenzitást és a prevalenciát megállapítani.

Miután a 4°C-os lyuklemezekon tartott *T. tubifex*-ek közül a 19°C-on 470 és 50 myxospóra/*T. tubifex* myxospóra fertőzési sűrűséggel fertőzöttek 8 és 16 napon keresztül, illetve a 23°C-on 470 és 50 myxospóra/*T. tubifex* myxospóra fertőzési sűrűséggel fertőzöttek 3 és 4 napon keresztül nem ürítettek actinospórákat, azokat edényekbe pakoltuk vissza, és sterilizált iszappal láttuk el őket. A 27°C-on fertőzött edények férgkeit az actinospóra ürítés 10 napos szünetelése után helyeztük vissza edényekbe. A 19°C, 23°C és 27°C-on fertőzött *T. tubifex*-ek összesen 38, 23 és 16 napot töltöttek 4°C-on. Az edényeket a továbbiakban szobahőmérsékleten (19-24°C, minimum - maximum) tartottuk, és rendszeresen granulált haltápot szórtunk a vízbe. Az ismételt spóraürítést havi 2-3 alkalommal, az egy kezelési csoportba tartozó 10 edény vizének összeöntésével, és 21µm-es hálón való átszűrésével vizsgáltuk. Az actinospórák kezelési csoportokra vonatkozó összmennyiségét a 10 edény szűrletének mikroszkópos vizsgálatával becsültük meg. A fertőzéstől számított 337. napon fejeztük be az actinospóra ürítés nyomon követését. Kezelési csoportonként meghatároztuk a proliferációt (20. oldal), vagyis azt, hogy feltételezve, hogy a fertőzéshez használt összes myxospórákat elfogyasztották a *T. tubifex*-ek, azokból hány-szoros mennyiségű actinospóra képződött és ürült a megfigyelés alatt.

A 4°C-os vizsgálati hőmérsékleten kapott, az actinospórák összmennyiségére vonatkozó adatokat SPSS 11.0 programcsomaggal elemeztük. Nem paraméteres próbákat alkalmaztunk, ugyanis adataink nem teljesítették a paraméteres próbák követelményeit, és nem voltak transzformálhatóak sem. A prevalencia és intenzitási adatokat a Quantitative Parasitology 2.0 programcsomaggal elemeztük ([Reiczigel és Rózsa, 2001](#)).

4.3. Oligochaetákból nyert actinospóra stádiumok vizsgálata

4.3.1. Észtországi vizek oligochaeta faunájának nyálkaspórák fertőzősége

2001. szeptemberének második felében két észtországi tó (Vörtsjärv és Peipsi) és egy folyó (Emajõgi) partmenti üledékéből gyűjtöttünk oligochaetákat actinospóra fertőzőségük vizsgálata céljából.

Mintáink összesen négy területről származtak. Európa negyedik legnagyobb tavából, a Peipsi-ből két területről gyűjtöttünk. Az első terület (A) a nyugati parton volt, közel Kallaste-hoz (58° 40' N, 27° 10' E), a másik terület (B) az észak-nyugati parton helyezkedett el, Lohusuu-hoz (58° 57' N, 27° 07' E) közel. A tóból eddig 33 halfaj került kimutatásra ([Pihu, 1996](#)), többek között törpelazac (*Osmerus mordax*), törpe maréna (*Coregonus albula*), csuka (*Esox lucius*), bodorka (*Rutilus rutilus*), dévér (*Abramis brama*), sügér (*Perca fluviatilis*), fogassüllő (*Sander lucioperca*) és vágódurbincs (*Gymnocephalus cernuus*). Az „A” területről összesen 30-40 *L. hoffmeisteri* és *T. tubifex* példányt vizsgáltunk meg, a „B” területről pedig 24 *L. hoffmeisteri*-t és 33 *T. tubifex*-et. A harmadik gyűjtési terület (C) a Vörtsjärv tó limnológiai intézete melletti terület volt (58° 14' N, 26° 04' E). A tó Észtország legnagyobb tava, ahonnan 35 halfajt mutattak ki eddig ([Pihu, 1998](#)), többek között fogassüllőt, angolnát (*Anguilla anguilla*), dévért és csukát, mint a legfontosabb kereskedelmi halak reprezentánsait, valamint a kevésbé jelentős sügér, bodorka, vágódurbincs és menyhal (*Lota lota*) fajokat. Összesen 21 *Potamothenix hammoniensis* és 6 *Tubifex newaensis* példányt vizsgáltunk meg erről a területről (a *T. tubifex* nem közönséges ebben a tóban). A negyedik mintavételi terület (D) az Emajõgi folyó Tartu városán belüli szakasza volt. Ez a 100 km hosszú síksági folyó a Vörtsjärv és a Peipsi tavat köti össze egymással, így az összes, az előbbieken felsorolt hal előfordulhat benne. A folyó iszapjából gyűjtött 8 *L. hoffmeisteri*, 9 *Potamothenix hammoniensis* és 34 *T. tubifex* került vizsgálatra.

A természetes vizekből származó oligochaeták mellett 15, észt laboratóriumban tartott és több éve sikeresen tenyésztett, főként észt édesvizekből származó egyéb fajt (*Potamothenix bavaricus*, *P. hammoniensis*, *P. bedoti*, *P. vej dovskyi*, *P. moldaviensis*, *Limnodrilus udekemianus*, *L. hoffmeisteri*, *Bothrioneurum vej dovskyanum*, *Aulodrilus plurisetia*, *Tubifex tubifex*, *Spirosperma ferox*, *Ilyodrilus templetoni*, *Psammoryctides barbatus*, *Lumbriculus variegatus* és *Criodrilus lacuum*) is vizsgálatainkba vontunk. Az egyes fajok állományait azonos körülmények között üvegedényekben, egy fűtetlen helységben – ahol a hőmérséklet nyáron 20°C körüli, télen pedig 5-10°C között alakul – tartják fenn, mely állományok 2-4 cm vastag iszaprétegét a Vörtsjärv tóból származó, nem sterilizált, tehát myxospóra fertőzőségeket is hordozó iszappal frissítik 3-4 havonta.

A természetes vizekből gyűjtött oligochaeták fajszintű meghatározása után, azokat gyűjtési hely és faj szerint szelektáltuk, és petri csészékbe, tiszta vízbe helyeztük őket. A szobahőmérsékleten (kb. 20°C) tartott csészék vizét a lebegő actinospórák kimutatása érdekében naponta szűrtük 10 µm-es szűrőn keresztül. Amint actinospórák jelenlétét észleltük a szűrletben, a csészéből az összes oligochaetát egyesével lyuklemezek mélyedéseibe helyeztük, majd 4°C-on tartottuk őket. A rövid észtországi, főként a gyűjtésre koncentráló munka után, a férgek vizsgálata már itthon folytatódott az összesen három hónapig tartó vizsgálati periódus alatt. A két napig tartó utazás során a férgek szállítóvizének hőmérséklete a 25°C-ot is elérte. A férgek vizsgálata, az actinospórák detektálása, mérése, az előzőekben már részletesen bemutatott módon történt ([23. oldal](#)).

4.3.2. Hazai vizsgálatok az oligochaeták nyálkaspórák fertőzöttségére

4.3.2.1. Temperáltvízű halgazdaság, Százhalombatta

A százhalombattai TEHAG-ból havonta egy, összesen hat alkalommal, 2003. áprilisa és szeptembere között gyűjtöttünk oligochaetákat actinospóra fertőzöttségük vizsgálata céljából

A gazdaságban a tavak természetes táplálék-ellátottságának minél jobb kihasználása érdekében ponty (*Cyprinus carpio*), aranyhal (*Carassius auratus auratus*) és különböző növényevő halfajok [amur (*Ctenopharyngodon idella*), fehér és pettyes busa (*Hypophthalmichthys molitrix* és *Aristichthys nobilis*)] polikultúrás tenyésztése folyik, de a tenyészperiódusban különböző ragadozó halakat [pl. harcsát (*Silurus glanis*), csukát (*Esox lucius*) és fogassüllőt (*Sander lucioperca*)] is nevelnek, a befolyó vizekkel pedig egyéb, a tavakban nem tenyésztett halak is megjelenhetnek. A vizsgálat jelentőségét tovább növelte, hogy lehetőségünk volt egy korábbi, ugyanezen a területen végzett felméréssel történő összehasonlításra is ([El-Mansy és mtsai, 1998b](#)).

A mintákat az őszi lehalászást megkönnyítő halágyakból vettük, ahová több tó vize folyik össze, így itt volt a legnagyobb esély a férgek actinospóra fertőzöttségére.

Asóval emeltük ki (maximum 50 cm-es mélységből) az iszapot, majd azt vödörökben összegyűjtve laboratóriumba szállítottuk. Az iszapot a durva részek eltávolítása érdekében 170 µm-es szűrővel átmostuk, majd a maradékát 500 ml-es műanyag edényekbe osztottuk szét. Mindegyik edénybe néhány cm vastagon rétegeztük az iszapmaradékot. Az edényeket csapvízzel töltöttük fel, és szobahőmérsékleten (19-24°C) tároltuk azokat.

A félliteres tálakba helyezett iszap fölött lévő vizet a gyűjtést követő naptól kezdve 21 µm-es szűrővel rendszeresen szűrtük. Amelyik edényben actinospórák jelenlétét észleltük, abból az oligochaetákat óvatosan kimostuk. Kevés számú féreg esetén azokat egyesével lyuklemezek mélyedéseibe pakoltuk. Amennyiben az actinospórát ürítő edények iszapja sok férget tartalmazott, azokat kimosás után kisebb csoportokban kis edényekbe osztottuk szét, és a továbbiakban ezek actinospóra ürítése alapján szelektáltuk a fertőzött férgeket. A már mikroszkópos megtekintés nélkül is könnyen felismerhető *Branchiura sowerbyi* oligochaeták példányait minden esetben egyesével helyeztük el a lyuklemezeken. A *Branchiurák* mellett talált egyéb kisebb testű oligochaeták (főként *Tubifex tubifex* és *Limnodrilus hoffmeisteri* fajok) fajszintű meghatározására már csak akkor került sor, ha azok actinospórákat ürítettek.

A lyuklemezeket, illetve a férgeket tartalmazó kis edényeket 4°C-on tároltuk, és az esetleges actinospóra-ürítést a következő mintavételig, egy hónapig vizsgáltuk. Napi rendszerességgel ellenőriztük a lyuklemezeken tartott oligochaeták vizét sztereómikroszkóp alatt. Lebegő actinospórák észlelése esetén a már ismertett módszer szerint jártunk el ([23. oldal](#)). Az első vizsgálat során actinospórákat nem ürítő, 500 ml-es edényekbe helyezett férgek vizét háromnaponként szűrtük, s ha azokban lebegő actinospórákat találtunk, a férgeket ugyancsak lyuklemezre helyeztük, s azokat az előzőekben már ismertett módszer szerint vizsgáltuk.

Az egyes actinospóra típusok morfológiai jellemzését legalább 30 példány alapján végeztük el. Néhány típusnál csak kevesebb spóra alapján tudtuk a jellemzést elkészíteni. Ezekre az esetekre utalunk az eredmények részben.

A fertőzöttségi prevalenciát is igyekeztünk megállapítani. Amennyiben az oligochaetákban fertőzöttséget észleltünk, feljegyeztük az actinospórákat nem ürítő egyedek számát is, és az adott actinospóra típusal való fertőzöttség prevalenciájára havi lebontásban, illetve a vizsgálati időtartam alatt összesen megvizsgált férgek száma alapján is következtettünk. A *Branchiura* egyedek esetében a prevalencia mérése megközelítően valós eredményt adott. A kisebb testű oligochaeták (elsősorban *Limnodrilus hoffmeisteri* és *Tubifex tubifex* fajok) esetében azonban a prevalencia csak egy hozzávetőleges eredménynek számít, mivel e példányok esetében a fajmeghatározás csak alapos mikroszkópos vizsgálattal végezhető el, s ezért a nagyszámú, nem fertőzött példány fajszintű meghatározására nem került sor.

A tisztán gyűjtött actinospórákat (értsd: a lyuklemez olyan mélyedéséből gyűjtöttük össze az actinospórákat tartalmazó vizet, melyben egy féreg morfológiailag egy típusú actinospórát ürített) eppendorf csövekben molekuláris vizsgálatra is összegyűjtöttük.

4.3.2.2. A Tisza tiszafüredi szakasza

A Tisza tiszafüredi szakaszán szintén havonta egyszer, összesen nyolc alkalommal gyűjtöttünk iszapmintát, 2002. szeptembere és novembere között, valamint 2003-ban márciustól júliusig.

A gyűjtés és az oligochaeták vizsgálata során hasonló módon jártunk el, mint a halgazdaságban. Itt is eltettünk molekuláris vizsgálatra is mintákat az actinospórákból.

5. EREDMÉNYEK

5. 1. Fejlődési ciklus kísérletek

5.1.1. Oligochaeta alternatív gazdák kísérletes fertőzése

5.1.1.1. *Myxobolus macrocapsularis*

Fénymikroszkópos elemzés: *M. macrocapsularis* actinospórák csak a kísérletesen fertőzött *T. tubifex*-ekben fejlődtek. Rajtuk kívül sem a kísérletekben szintén szereplő *L. hoffmeisteri* példányok, sem a kontroll oligochaeta állomány példányai nem ürítettek actinospórákat. A tipikus TAM típusú actinospórák a három kísérletben a fertőzéstől számított 69., 85. és 66. napon kezdtek el ürülni. A második és harmadik kísérlet féregegyedeit lyuklemezekre pakolva a 2. kísérlet életben maradt 58 *T. tubifex* példányá közül 6 (10%), a 3. kísérlet életben maradt 61 *T. tubifex*-e közül pedig 7 (11%) volt fertőzött. Az utóbbi kísérletben egy ismételt spóraürítést figyeltünk meg, mely az első fertőzéstől számított 98., a második fertőzéstől számított 68. napon kezdődött. Ekkor 15 *T. tubifex* (18%) ürített TAM-okat. A TAM-ok ürülése a három kísérletben 26, 14, illetve 9 és 16 napig tartott. Az erősen fertőzött *Tubifexek* példányait fedőlemez alatt, fénymikroszkóppal vizsgálva, a pánsporociszták jól láthatóak voltak a bélhamban; a béllumenben pedig szabad spórák is észrevehetőek voltak. A pánsporociszták ([M/11. ábra](#)) nyolc fejlődő TAM-ot tartalmaztak.

A triactinomyxon leírása: A férgekből kiszabadult, vízben lebegő actinospórák ([M/12.](#), [13. ábra](#)) három körte formájú poláris kapszulát, egy sporoplazmát, egy tömzsi nyelet és három viszonylag rövid nyúlványt viseltek. A hordó formájú sporoplazma 32 másodlagos sejttet tartalmazott. A nyúlványok kismértékben íveltek vagy egyenesek voltak, hegyes pontban végződtek. Méreteiket a [2.sz. táblázat](#) tartalmazza.

2. táblázat: *Myxobolus macrocapsularis* TAM típusú actinospórájának fő morfológiai paraméterei.

méret (µm), N=52 actinospóra alapján		átlag±SD	min.	max.
poláris kapszula	hossza	5,14 ± 0,59	4	6
	szélessége	3,80 ± 0,20	3	4
sporoplazma	hossza	20,57 ± 1,50	16	24
	szélessége	12,00 ± 0,86	10	14
spóratest	hossza	27,15 ± 1,90	23	31
	szélessége	12,00 ± 0,86	10	14
nyél	hossza	60,15 ± 3,27	53	69
	szélessége	9,47 ± 0,50	9	10
nyúlványok	hossza	116,60 ± 11,17	94	141
	szélessége	8,50 ± 0,62	8	10

Differenciál diagnózis: A *M. macrocapsularis* TAM-ja viszonylag kis méretével és jellegzetes hordó formájú sporoplazmájával jól elkülönül a többi ismert nyálkaspórák faj actinospórájától. A teljes hossz (a spóratest és a nyél hossza együtt) sokkal rövidebb, mint a *M. bramae*, *M. arcticus*, *M. cerebralis*, *M. hungaricus*, *M. portucalensis* és *M. pseudodispar* esetében.

Kis méretével leginkább a *M. cotti* actinosporájára emlékeztet, de sporoplazmájának formája élesen megkülönbözteti az erre a fajra jellemző megnyúlt sporoplazmájú TAM típustól.

Szövetten: Az erősen fertőzött, actinosporákat eresztő férgekől készített szövettani és félvékony (M/14. és 15. ábra) metszetekben a bélfal intenzíven fertőzött volt pánsporocisztákkal, melyekben nyolc actinospora fejlődött egyszerre. A harmadik kísérletből fixált egy példányban korai fejlődési stádiumú és már érett spórákat tartalmazó pánsporociszták is megfigyelhetők voltak. A pánsporocisztát csak a fertőzött hámsejtek ektoplazmájának vékony hártájára választotta el a béllumentól.

5.1.1.2. *Myxobolus intimus*

Myxobolus fajok plazmódiumainak előfordulása és fejlődése bodorkákban: *M. intimus* spórákat két-, hároméves balatoni bodorkákban találtunk. A kopolyú *M. intimus*-fertőzöttsége a megvizsgált 39 halból 28-ban volt kimutatható a vizsgálati periódus alatt. Április 8-a előtt a 4 megvizsgált bodorkából csak 1 volt fertőzött fiatal spórákat tartalmazó fejlődő plazmódiumokkal; az április közepétől május közepéig tartó periódusban már mind a 22 megvizsgált hal kopolyúján érett plazmódiumok voltak; május 15-e után viszont 13 halból már csak 5 mutatott fertőzöttséget. A *M. intimus*-fertőzés mellett a halak izomzatában a *M. pseudodispar* által okozott plazmódiumok minden esetben megfigyelhetők voltak, egy alkalommal pedig a *M. intimus* mellett a *M. rutili* Donec et Tozjakova, 1984 faj plazmódiumait is megtaláltuk a kopolyún.

Intrapiscin fejlődés szövettana: Szövettani metszetben a plazmódiumok a másodlagos lemezek kapillárisaiban helyeződtek. Az érettebb, kerek, 0,4-0,6 mm átmérőjű, 11000-18000 myxospórát tartalmazó plazmódiumok eldeformálták a légzőredőket. A szomszédos légzőredők ellaposodtak, a kopolyúlemezek felé hajlottak (M/16. ábra). A légzőlemezek közötti teret normális esetben kitöltő többrétegű hám eltűnt.

Intraoligochaeta fejlődés: A *M. intimus*-szal végzett első kísérletben a myxospórákkal történt első fertőzés utáni 58. napon észleltük először lebegő TAM-ok jelenlétét a kísérleti tál vizének szűrletében (M/17., 18., 19. és 20. ábra). A férgeket lyuklemez mélyedéseibe helyezve a 96 életben maradt oligochaeta közül 7 *T. tubifex* (7,3%) bizonyult fertőzöttnek, melyek az egyedi vizsgálat első napjától kezdve 15 napon keresztül ürítettek actinosporákat. A spóraürítés a 7 fertőzött példány esetében szinkronban zajlott le. A spóraürítés vége után kb. egy hónappal bekövetkező elhullásukig a lyuklemez mélyedéseiben tartott férgek nem ürítettek már spórákat.

A második kísérletben az első fertőzéstől számított 37. napon észleltük először lebegő TAM-ok jelenlétét a kísérleti tál vizének szűrletében (3. táblázat). A lyuklemezre helyezett és 4°C-on tartott 92 féregből 32 (35%) eresztett actinosporákat. A prevalencia a 4. napra 53%-ra (49/92) emelkedett. A kísérletbe beállított két faj közül a *L. hoffmeisteri* nem bizonyult fertőzöttnek. A spóraürítés 7 napig zajlott, ezalatt összesen körülbelül 77000 (4. táblázat) actinospora ürült, majd további 5 napig lyuklemezen tartva a férgeket nem észleltünk újabb actinospora ürítést. A per os fertőzési kísérlethez fel nem használt (lsd. 26. oldal), actinosporát már nem ürítő férgeket, és a spórákat eredetileg sem ürítő férgeket a lyuklemezről iszappal ellátott 400 ml-es edénybe visszahelyezve, – a megelőző utolsó actinospora ürítés után 23 nappal – újabb triactinomyxon kibocsátást észleltünk. Az iszapból mosással újra kigyűjtött 80 darab féregegyed ismételt lyuklemezre helyezve újra TAM-okat ürített a következők szerint: az első nap 68%-os (54/80) fertőzési prevalenciát tapasztaltunk, mely a 3. napra 71%-ra (57/80) emelkedett. Ebben az esetben is csak *T. tubifex* egyedek bizonyultak fertőzöttnek. Ez az ismételt actinospora-ürítés 27 napig tartott, s ezalatt kb. 24000 spóra ürült. Az ezt követő néhány napos actinospora-ürítés nélküli időszak után az ismételt iszapba helyezett férgek a 21. napon (az utolsó spóraürítéstől számítva) újabb TAM-okat termeltek. Az iszapból ezúttal újra kimosott (a szövettani vizsgálatra fixált egyedek számával csökkentett) maradék 53 *tubifex* egyed lyuklemezre kihelyezve az első nap 17%-os (9/53) fertőzési prevalenciát mutatott, mely érték később sem emelkedett. Ez esetben a spóraürítés 13 napig tartott, a férgek összesen kb. 8000 spórákat bocsátottak ki. Az életben maradt férgeket szobahőmérsékletre, iszapba visszahelyezve az utolsó actinospora kibocsátástól számított 43. napon újra TAM-okat észleltünk a tál vizében. Az ezúttal 16°C-on tartott lyuklemezre kipakolt 52 életben

maradt féreg közül 19 volt fertőzött (36,5%) és összesen kb. 16000 TAM-ot ürítettek a 13 napig tartó actinospóra kibocsátási időszak alatt. Az ismételten steril iszapba visszapakolt férgek az utolsó ürítéstől számított 38. napon ismét TAM-okat ürítettek. A halfertőzéshez akváriumvízbe helyeztük a férgeket. Az akvárium vizében 2 hónappal az edény behelyezése után már nem észleltünk TAM-okat, majd a tálat az akváriumba helyezéstől számított 72. napon kivettük, és vizét továbbiszűrtük. Egy hónappal az akváriumból való kivétel után, a fertőzéstől számított 11. hónap elején újra TAM-okat ürítettek a férgek (ekkor már csak 33 féreg élt).

3. táblázat: A *Myxobolus intimus* faj actinospóra ürítését vizsgáló második számú kísérlet lefolyása az időtartamok és a spóraürítés függvényében, napokban kifejezve.

az oligochaeták tartásának helye és a tartási hőmérséklet		spórákkal fertőzött iszap, 22-24°C	lyuk-lemez, 4°C	spóra-mentes iszap, 22-24°C	lyuk-lemez, 4°C	spóra-mentes iszap, 22-24°C	lyuk-lemez, 4°C	spóra-mentes iszap, 22-24°C	lyuk-lemez, 16°C	spóra-mentes iszap, 22-24°C
az iszapban, ill. lyuklemezekon tartás első és utolsó napja (az 1. fertőzés időpontjától számítva)		1-37	38-50	51-67	68-95*	96-113	114-135	136-171	172-190	191-221●
actinospórák első észlelése az iszap feletti vízből (napokban kifejezve)	az 1. fertőzés időpontjától számítva	37		67		113		171		221
	a 2. fertőzés időpontjától számítva	7		36		82		140		190
a spóraürítés időtartama			7		27		13		13	
a férgek fertőzési prevalenciája			53% (49/92)		71% (57/80)		17% (9/53)		36,5% (19/52)	

(*74. napon szövettani vizsgálathoz férgeket fixáltunk, ●az iszapos tálat halak fertőzése végett akváriumba helyeztük).

4. táblázat: A *Myxobolus intimus* faj actinospóra ürítését vizsgáló 2. számú kísérlet során 3 alkalommal 4°C-on, a 4. alkalommal 16°C-on tartott lyuklemezekre helyezett oligochaetákból kibocsátott actinospórák száma.

	1. alkalom	2. alkalom	3. alkalom	4. alkalom
az összes actinospórák ürítő féreg által termelt actinospórák száma a férgek lyuklemezekon való tartásának egyes napjain	1. nap 41 000 2. nap 35 000 3. nap 500 4. nap 50 5. nap 40 6. nap 10 7. nap 10 10. nap 0 13. nap 19. nap 22. nap 27. nap	10 000 4 000 - 1 400 - 4 000 2 200 1 200 500 200 70 5	5 000 2 000 - - 700 - - 200 20 0	100 - - - 7 500 - - 8 300 80 0
a kibocsátott actinospórák száma összesen	76610	23575	7920	15980

(-*: nem történt vizsgálat)

A triactinomyxon leírása: Mindkét kísérletben morfológiailag azonos triactinomyxonok ürültek. A *M. intimus* triactinomyxonjai a közepes méretű triactinomyxonok közé tartoznak. Nyelük meglehetősen hosszú, a processusok felé kismértékben szélesedő, inkább karcsú, mint robusztus. A caudális processusok egyenesek ill. kismértékben íveltek, meglehetősen hosszúak, fokozatosan elkeskenyedve hegyes csúcsban végződnek. Három körte formájú poláris kapszulájuk és 32 másodlagos sejtet tartalmazó henger alakú sporoplazmájuk van. Méreteiket az [5. táblázat](#) tartalmazza.

5. táblázat: A *Myxobolus intimus* faj TAM típusú actinospórájának fő morfológiai paraméterei.

méret (µm), N=41 actinospóra alapján		átlag±SD	min.	max.
poláris kapszula	hossza	5,73 ± 0,56	4,7	7,3
	szélessége	4,09 ± 0,72	2,9	5,8
sporoplazma	hossza	28,41 ± 4,31	22,1	38,8
	szélessége	10,18 ± 1,03	8,3	12,3
spóratest	hossza	33,43 ± 4,27	28,8	42,3
	szélessége	10,67 ± 1,06	8,1	12,7
nyél	hossza	158,77 ± 8,30	144,5	176,3
	szélessége	13,24 ± 1,50	11,5	17,3
nyúlványok	hossza	237,48 ± 13,94	214,5	265,6
	szélessége	13,06 ± 1,38	10,5	15,8

Differenciál diagnózis: A féregből kirajzó triactinomyxonok morfológiai bélyegeiket tekintve különböznek a pontyfélékről származó ismert fajok actinospóráitól. A *M. intimus* triactinomyxonjának a nyele lényegesen hosszabb (158,77 ± 8,30 µm), mint a *M. bramae* actinospórájáé (102,50 ± 3,90 µm), a *M. macrocapsularis* actinospórájáéhoz képest (60,15 ± 3,27 µm) pedig annak többszöröse. A *M. intimus* esetében a caudális processusok lényegesen hosszabbak (237,48 ± 13,94 µm), mint a *M. hungaricus* actinospórájáé (196,70 µm), és kétszer olyan hosszúak, mint a *M. macrocapsularis* actinospórájáé (116,61 ± 11,17 µm). A *M. hungaricus* actinospórájának poláris kapszulája (7,70 µm) és sporoplazmája (38,9 µm) is lényegesen eltér a *M. intimus*-éhoz képest (5,73 µm és 28,41 µm), ráadásul a *M. hungaricus* sporoplazmája 18 másodlagos sejtet tartalmaz csak, szemben a *M. intimus* 32 másodlagos sejtjével.

Szövevtan: A fejlődő spórástádiumok a *Tubifexek* bélhámjában voltak megfigyelhetők a félvékony metszetekben. A hám proliferálódott, számos korai fejlődési stádiumot és néhány érett actinospórákat tartalmazó pánsporocisztát hordozott ([M/21.](#) és [22. ábra](#)).

5.1.2. A teljes fejlődési ciklus kísérletes reprodukálása

5.1.2.1. *Myxobolus intimus*

Az első három kísérlet során sem a lebegő TAM-okkal fertőzött bodorkák, sem a fertőzött *Tubifexekkel* etetettek nem bizonyultak fertőzöttnek. Az egyéb fertőzött pontyfélékben sem észleltünk plazmódium-fejlődést. A negyedik kísérlet alkalmával a közvetlenül az akvárium vizébe helyezett férgek által termelt actinospórákkal szintén nem sikerült SPF bodorkákat megfertőznünk.

5.1.2.2. *Myxobolus pseudodispar*

Az első kísérletben a fertőzött *Tubifexek* a fertőzéstől számított 77. napon kezdtek el TAM-okat kibocsátani. Az actinospóra ürítés növekvő tendenciáját figyeltük meg a 95. napig, ezt követően a 120. napig fokozatosan csökkent a kibocsátott TAM-ok száma, majd abbamaradt a termelésük. A halakat a 90. napon termelt actinospórákkal fertőztük. *M. pseudodispar* faj által okozott plazmódiumok a fertőzött halak 55%-ában alakultak ki. A TAM-okkal történt fertőzés utáni 80. napon észleltünk először fejlődési alakokkal teli fiatal plazmódiumokat a fertőzött bodorkákban ([M/23. ábra](#)). Egy esetben az ugyanilyen korú plazmódiumok néhány fiatal spórárt is tartalmaztak

már. A fertőzéstől számított 170. napon már jóval fejlettebb plazmódiumokat észleltünk ([M/24. és 25. ábra](#)). Ezeknek a plazmódiumoknak a többsége átlagosan 50-120 x 20-40 µm-es volt és körülbelül 20-400 darab myxospórát tartalmazott. Az idő előrehaladtával a plazmódiumok számának és méretének a növekedését észleltük, akár a 300 x 50 µm-es nagyságot is elérhették. A fertőzéstől számított 170. napon megvizsgált halakban 1-11 plazmódium volt átlagosan megfigyelhető, habár egy esetben 20 fejlődő plazmódiumot számoltunk meg. Az utolsó halakat a fertőzéstől számított 8. hónapban, a 239. napon vizsgáltuk meg. Erre az időre a plazmódiumok könnyen észrevehetővé váltak, nyomás hatására a fajra jellemző aszimmetrikus, érett spórák távoztak belőlük ([M/26. ábra](#)). A vesékben elszórva sem találtunk spórákat.

A második kísérletben (mely az actinospórák kibocsátásának idejét és a halak fertőzésének időpontját tekintve az első kísérlettel azonos volt) a bodorkákat csak a 254. napon vizsgáltuk meg. Ebben az időpontban már csak érett plazmódiumok voltak megfigyelhetőek. A fertőzési prevalencia 62%-nak bizonyult.

A harmadik kísérlet *Tubifex*ekkel etetett bodorkáit az orális fertőzéstől számított 90-215. napon felboncolva nem észleltük fertőzöttséget.

A negyedik kísérlet 10 hala közül a fertőzéstől számított 77. napon 7 bizonyult fertőzöttnek. A kísérlet során konrtollként kezelt állomány halai fertőzésmentesek voltak.

5.2. Az actinospóra termelést befolyásoló tényezők vizsgálata a nyálkaspórások fejlődési ciklusában

5.2.1. *Cyclops* spp. (kandicsrákok) actinospóra fogyasztása

Az első típusú kísérletben ([6. táblázat, A](#)) a spóraszuszpenzióknak a cyclops-ok behelyezése után 22 órával történő fénymikroszkópos vizsgálata során a cseppek 15 %-ában 1-1 actinospórát, fennmaradó részükben pedig egyet se találtunk. A kontroll szuszpenziót ugyanebben az időpontban vizsgálva a TAM-ok száma a kiindulási átlagosan 26 db TAM/cseppről 15 db TAM/cseppre csökkent. Egy esetben a cyclops-ok behelyezése után 4 órával is ellenőriztük a cseppeket, melyeknek TAM tartalma a kiindulási átlag 31 darabról 0, 2, 3, 3 és 5 darabra csökkent egy-egy cseppet megvizsgálva. Sztereómikroszkópos vizsgálatunkban ([6. táblázat, B](#)) a kontroll lyuklemez-mélyedések egyikében sem észleltük a TAM-ok számának csökkenését. Ugyanígy vizsgálattal a cyclops-ok behelyezése után 18 órával az 5 lyuklemez-mélyedés közül csak egyben észleltünk pár darab actinospórát, míg a többiben egyet sem.

6. táblázat: Kandicsrákok (*Cyclops* spp.) actinospóra fogyasztása lyuklemezek 2 ml-es mélyedéseiben, 13°C-on, melyekben a víz atinospóra tartalmát fénymikroszkópos vizsgálattal, a vízcseppek actinospóra tartalma alapján (A), illetve a mélyedés vizének sztereómikroszkópos vizsgálatával (B) becsültük meg.

(A)

egy vízcsepp actinospóra tartalma átlagban	lyuklemez mélyedésében lévő víz össz. actinospóra tartalma	cyclops-ok száma a lyuklemez mélyedésében	vízcseppben lévő actinospórák száma	
			4	22
óra elteltével				
31	279	6	1-1 cseppben: 5, 3, 0, 3, 2	7 cseppben :0 1 cseppben: 1
26	286	10	*	6 cseppben: 0 1 cseppben: 1
"	286	7	*	7 cseppben: 0 2 cseppben: 1
"	312	8	*	9 cseppben: 0 1 cseppben: 1
"	312	8	*	0
"	468	10	*	0
"	312	0	*	átlag 15
"	468	0	*	átlag 15

(B)

lyuklemez mélyedésében lévő víz össz. actinospóra tartalma	cyclops-ok száma a lyuklemez mélyedésében	lyuklemez actinospóra tartalma 18 óra elteltével
500	20	0
500	0	500
200	20	0
200	20	0
200	0	200
300	20	pár darab
300	20	0
300	0	300

*nem történt vizsgálat

Második típusú kísérleteink során a CFSE-vel megfestett TAM-ok a rákok szűrőkészülékénél 1-1,5 órával (M/27. és 28. ábra), a kinyomódott gyomortalomban pedig 4 és fél órával (M/29. ábra) a rákok spóraszuszpenzióba helyezése után már láthatóak voltak. Giemsa festékkel megfestett, festékszemeseket is tartalmazó spóraszuszpenzióba helyezve a cyclops-okat, azok belsejében a festékszemesek már 2,5 órával később jól észrevehetőek voltak (M/30. ábra), a kinyomódott gyomortartalomban pedig könnyen felismerhetőek a TAM-ok feji részei, legfőképpen a poláris kapszulák a kilövellt fonalakkal és az összegyűrt processusok (M/31. ábra).

A harmadik típusú kísérletekben az etetéses kísérlethez használt cyclops-okat tartalmazó spóraszuszpenziót 16 óra után ellenőrizve (M/32. ábra), a kontrollhoz (M/33. ábra) képest a TAM-ok számának jelentős csökkenését tapasztaltuk. A megmaradt néhány TAM többségének is sérültek és gyűrtek voltak a nyúlványai, a legtöbb spórának a feji része is hiányzott. A lebegő TAM-okkal fertőzött bodorkák közül a 85. napon felboncolt bodorka még nyálkaspórák fertőzéstől mentesnek bizonyult, a másik négy hal viszont a 138. napra mind fertőzött volt *M. pseudodispar* spórákat tartalmazó plazmódiumokkal. Ugyanebben az időpontban ellenőrizve a cyclops-okkal etetett bodorkák izomzatát, azokban nem találtunk plazmódiumokat.

5.2.2. Hőmérséklet és az oligochaeták fertőzéséhez használt myxospórák mennyisége

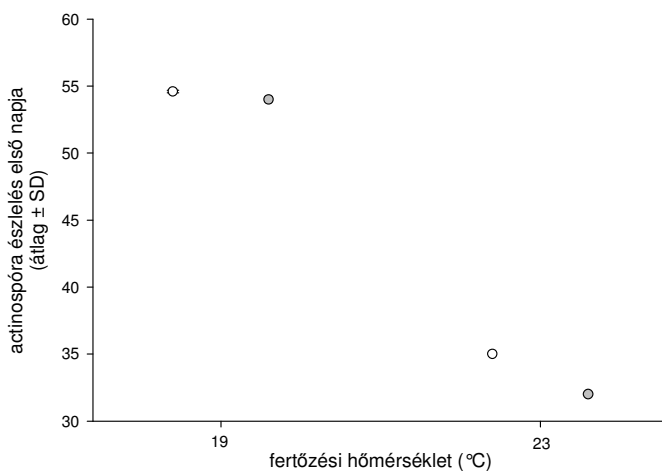
Az első actinospórákat, mindkét fertőzési sűrűség esetében, később észleltük 19°C-on, mint 23°C-on. A 27°C-os fertőzési hőmérsékleten később végeztük az első ellenőrzést ahhoz, hogy az actinospóra-kibocsátás kezdetét megállapíthassuk, ami korábban történt, mint 23°C-on. 23°C-os fertőzési hőmérsékleten az alacsonyabb fertőzési sűrűséggel kezelt csoportban a férgek később kezdtek el actinospórákat üríteni a magasabb sűrűséggel kezeltéknél, és ez a tendencia 19°C-on is érvényesült, bár itt a különbség elenyésző volt (7. táblázat; 34. ábra). Az actinospóra-ürítés a 19°C-os fertőzési hőmérsékletű csoportokban hosszabb ideig tartott, mint 23°C-on. A 19°C-os fertőzési hőmérsékletű csoportokban a myxospóra fertőzési sűrűség hatásában nagy különbséget találtunk a magasabb fertőzési hőmérsékletre képest; a magasabb fertőzési sűrűséggel kezelt férgek hosszabb ideig ürítettek actinospórákat, mint az alacsonyabb sűrűséggel fertőzöttek. 23°C-on a fertőzési sűrűség szerint kicsi volt a különbség, de a magasabb fertőzési sűrűségnél ebben az esetben is tovább tartott az ürítés. (7. táblázat; 35. ábra).

7. táblázat: *Tubifex tubifex*-ek által kibocsátott *Myxobolus pseudodispar* actinospórák első észlelése (fertőzéstől eltelt napok száma; átlag ± szórás), az actinospóra ürítés időtartama (nap; átlag ± szórás) és a fertőzés és az utolsó actinospóra észlelés időpontja között eltelt napok száma (átlag ± szórás) különböző myxospóra fertőzési sűrűségek és fertőzési hőmérséklet mellett. A fertőzéseket csoportonként 10 edényben 100-100 féreggel végeztük.

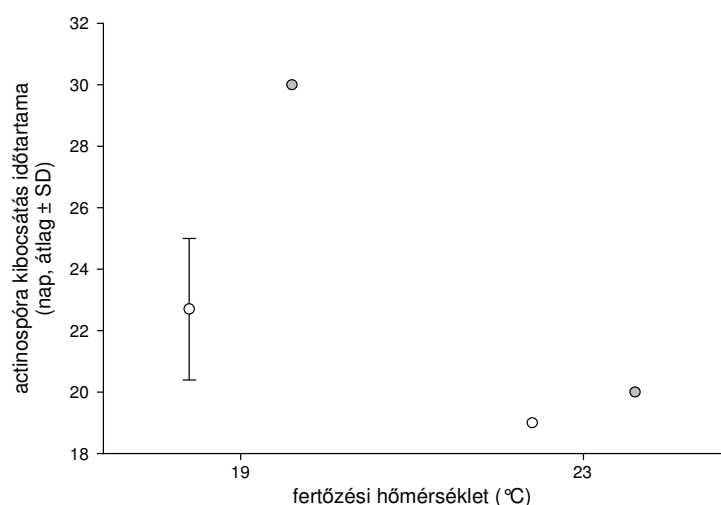
myxospóra fertőzési sűrűség (db myxospóra/ <i>T. tubifex</i>)	fertőzési hőmérséklet (°C)			
	19	23	27	
50	a fertőzés és az első actinospóra észlelés között eltelt napok száma	54,6 ± 0,1	35,0 ± 0,0	<30,0*
	az actinospóra-ürítés időtartama	22,7 ± 2,3	19,0 ± 0,0	>6,0 [•]
	a fertőzés és az utolsó actinospóra kibocsátás között eltelt napok száma	77,3 ± 1,8	54,0 ± 0,0	40,0 ± 0,0
470	a fertőzés és az első actinospóra észlelés között eltelt napok száma	54,0 ± 0,0	32,0 ± 0,0	<30,0*
	az actinospóra-ürítés időtartama	30,0 ± 0,0	20,0 ± 0,0	>6,0 [•]
	a fertőzés és az utolsó actinospóra kibocsátás között eltelt napok száma	84,0 ± 0,0	52,0 ± 0,0	42,0 ± 0,0

* Az edények vizét első alkalommal a fertőzéstől számított 30. napon szűrve már actinospórákat észleltünk. Az első actinospórák kibocsátása 30 napnál korábban következett be.

• A 4°C-os lyuklemezeken a férgek még legalább 6 napig ürítettek actinospórákat. Az actinospóra kibocsátás pontos kezdetét nem ismerjük.



34. ábra: *T. tubifex*-ek *Myxobolus pseudodispar* actinospóra kibocsátásának első napja a myxospóra fertőzési sűrűség és a fertőzési hőmérséklet szerint. (A fehér körök 50 myxospóra/*T. tubifex*, a szürkék 470 myxospóra/*T. tubifex* fertőzési sűrűséget, a szakaszok a szórást jelölik.)



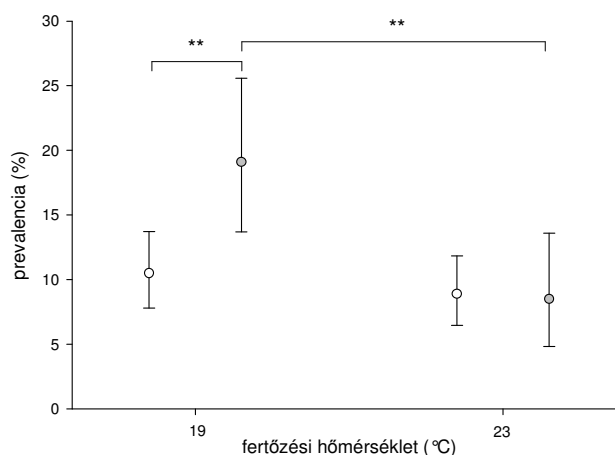
35. ábra: *T. tubifex*-ek *Myxobolus pseudodispar* actinospóra kibocsátásának időtartama 4°C-on a myxospóra fertőzési sűrűség és a fertőzési hőmérséklet szerint. (A fehér körök 50 myxospóra/*T. tubifex*, a szürkék 470 myxospóra/*T. tubifex* fertőzési sűrűséget, a szakaszok a szórást jelölik.)

Az actinospórák össz mennyiségében nem találtunk szignifikáns különbséget a myxospóra fertőzési sűrűség és hőmérséklet hatására a fertőzött csoportok között ($X_3^2=2,412$; $p=0,491$ Kruskal-Wallis teszt; [8. táblázat](#)). A TAM-ok össz mennyiségében nem találtunk különbséget akkor sem, amikor a két különböző myxospóra sűrűséggel fertőzött csoportokat a fertőzési hőmérséklet figyelembevétele nélkül vizsgáltuk ($z=-1,407$; $p=0,16$; $n=40$ edény Mann-Whitney U -teszt). Nem volt szignifikáns különbség az actinospórák össz mennyiségében a 19°C és 23°C-on fertőzött csoportok között sem, amikor a myxospóra fertőzési sűrűséget hagytuk figyelmen kívül ($z=-0,649$; $p=0,516$; $n=40$ edény Mann-Whitney U -teszt).

8. táblázat: *Tubifex tubifex*-ek által 4°C-on kibocsátott *Myxobolus pseudodispar* actinospórák száma (átlag \pm szórás/100 *T. tubifex*) különböző myxospóra fertőzési sűrűségek és fertőzési hőmérséklet mellett. A fertőzéseket csoportonként 10 edényben 100-100 féreggel végeztük.

myxospóra fertőzési sűrűség (db myxospóra/ <i>T. tubifex</i>)	fertőzési hőmérséklet (°C)		
	19	23	27
50	2900 \pm 3000	3900 \pm 3600	nincs adat
470	3700 \pm 2000	3400 \pm 750	nincs adat

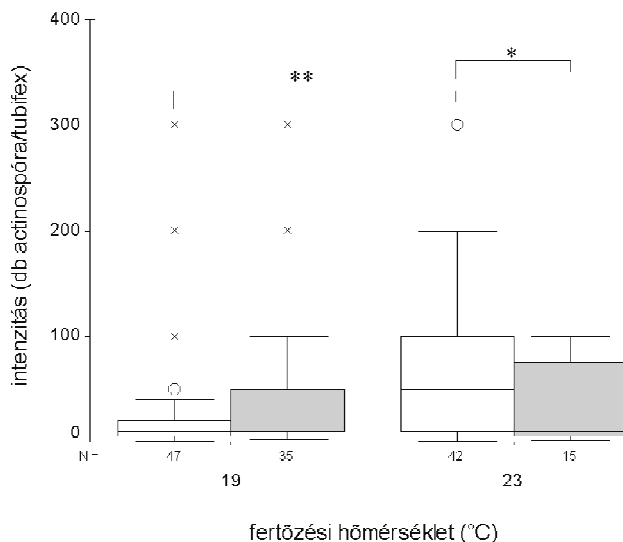
A prevalencia a 19°C-os fertőzési hőmérsékletű csoportokban a csúcsonapon nagyobb volt a magasabb spórasűrűséggel fertőztek között, mint az alacsonyabb spórasűrűséggel fertőztekben ($p=0,004$; $n=360$ *Tubifex*, Fisher exakt teszt), míg 23°C-on fertőzve a fertőzési sűrűség szerint nem volt szignifikáns különbség a fertőződés mértékében ($p=1,00$; $n=649$ *tubifex*, Fisher exakt teszt). Alacsonyabb spórasűrűséggel fertőzve a fertőzött *T. tubifex*-ek arányában nem volt szignifikáns különbség a 19°C és 23°C-on történt fertőzések között ($p=0,436$; $n=920$ *tubifex*, Fisher exakt teszt), míg magasabb spórasűrűséggel fertőzve magasabb volt a sikeresen megfertőzött férgek aránya 19°C-on, mint 23°C-on ($p=0,006$; $n=631$ *Tubifex*, Fisher exakt teszt; [36. ábra](#)).



36. ábra: *T. tubifex*-ek fertőzöttségi aránya a *Myxobolus pseudodispar* myxospóra fertőzési sűrűsége és a fertőzési hőmérséklet szerint. A prevalencia értékek a 4°C-on vizsgált actinospóra-ürítés csúcsonapjára vonatkoznak. (A fehér körök 50 myxospóra/*T. tubifex*, a szürkék 470 myxospóra/*T. tubifex* fertőzési sűrűséget, a szakaszok 95%-os konfidencia intervallumot jelölnek. ** $P < 0,01$)

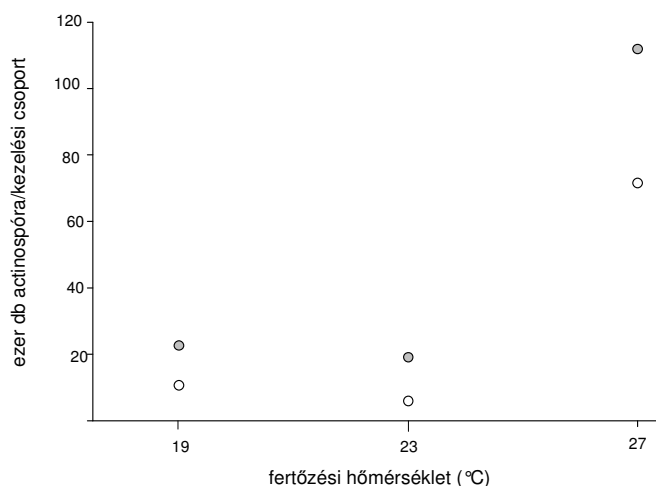
Az alacsonyabb hőmérsékleten, két különböző myxospóra fertőzési sűrűséggel fertőzött *T. tubifex*-ek actinospóra ürítése nem különbözött szignifikánsan (átlagos intenzitás: $p=0,3030$; $t=1,043$; $n=82$ *Tubifex*, kétmintás t -próba bootstrap; medián intenzitás: $p=0,365$ Mood medián teszt) a csúcsonapon. A magasabb fertőzési hőmérsékleten alacsonyabb spórasűrűséggel fertőzött *T. tubifex*-ek valamivel több actinospórát ürítettek, mint a magas spórasűrűséggel fertőztek, de a különbség nem volt szignifikáns (átlagos intenzitás: $p=0,0815$; $t=-1,840$; $n=57$ *Tubifex*, kétmintás t -

próba, bootstrap; medián intenzitás: $p=0,230$ Mood medián teszt). Az alacsony myxospóra sűrűséggel fertőzött férgek közül több actinospórát ürítettek az actinospóra ürítés csúcspanján a 23°C-os hőmérsékleten fertőzöttek, mint a 19°C-on fertőzöttek (átlagos intenzitás: $p=0,005$; $t=-2,816$; $n=89$ *Tubifex*, kétmintás t -próba bootstrap; medián intenzitás: $p=0,035$ Mood medián teszt), míg a magasabb myxospóra sűrűséggel fertőzött férgek actinospóra ürítésében nem volt különbség a két hőmérsékleten (átlagos intenzitás: $p=0,813$; $t=-0,245$; $n=50$ *Tubifex*, kétmintás t -próba bootstrap; medián intenzitás: $p=0,367$ Mood medián teszt; [37. ábra](#)).



37. ábra: *Tubifex tubifex* férgek egyedenkénti *Myxobolus pseudodispar* actinospóra ürítése a myxospóra fertőzési sűrűség és a fertőzési hőmérséklet szerint (db actinospóra/fertőzött féreg). Az ábrán a vonalak a mediánt, a dobozok alsó és felső élei az alsó és felső kvartilist, a szakaszok a nem kiugró értékek tartományát, a körök a kiugró értékeket (a doboz alsó élétől lefelé, illetve felső élétől felfelé 1,5 és 3 dobozhossznyi távolság között elhelyezkedő értékek), az x-ek az extrém értékeket (a doboz alsó élétől lefelé, illetve felső élétől felfelé 3 dobozhossznyi távolságon túl elhelyezkedő értékek) jelzik. Az intenzitás értékek a 4°C-on vizsgált actinospóra ürítés csúcspanjára vonatkoznak. (A fehér dobozok 50 myxospóra/*T. tubifex*, a szürkék 470 myxospóra/*T. tubifex* fertőzési sűrűséget jelölnek. ** $P < 0,01$; * $0,05 < P < 0,10$)

A 4°C-os lyuklemezokről szobahőmérsékletre, iszapba visszahelyezett férgek 18, 26 és 22 nap múlva (a 19°C, 23°C és 27°C-os fertőzési hőmérsékletek sorrendjében) kezdtek el újra actinospórákat üríteni. Az azonos hőmérsékleten magasabb myxospóra sűrűséggel fertőzött férgek mindhárom esetben több actinospórát ürítettek a vizsgálat alatt (22600, 19000 és 111900 db actinospóra/kezelési csoport; a fertőzési hőmérsékletek sorrendjében), mint az alacsony myxospóra sűrűséggel fertőzött *T. tubifex*-ek (10650, 5900 és 71500 db actinospóra/kezelési csoport; [38. ábra](#)). A 27°C-on fertőzött edények *T. tubifex*-ei bocsátották ki a legtöbb actinospórát.



38. ábra: *Tubifex tubifex*-ek által az ismételt spóraürítés alkalmával kibocsátott, a fertőzéstől számított 337. napig számolt, *Myxobolus pseudodispar* actinospórák mennyisége a myxospóra fertőzési sűrűség és fertőzési hőmérséklet szerint (db actinospóra/kezelési csoport). A fertőzéseket kezelési csoportonként 10 edényben 100-100 féreggel végeztük. (A fehér körök 50 myxospóra/*T. tubifex*, a szürkék a 470 myxospóra/*T. tubifex* fertőzési sűrűséget jelölnek.)

Az ismételt spóraürítés során, a fertőzéstől számított 337. napon befejeződő vizsgálatban, az összes fertőzési csoport férgei kisebb megszakításokkal folyamatosan ürítettek actinospórákat.

Proliferációt a 27°C-on alacsony myxospóra sűrűséggel fertőzött féregknél tapasztaltunk csak, de itt is csak alacsony mértékűt (feltételezve, hogy valamennyi myxospórát felvették a férgek 1,43-szor annyi actinospóra ürült, mint amennyi myxospórát a fertőzéshez használtunk).

5.3. Oligochaetákból nyert actinospóra stádiumok vizsgálata

A fejezetben előforduló, a vizsgálataink során kimutatott actinospórák pontos méretére vonatkozó adatokat, a mellékletben megtalálható [táblázatok](#) megfelelő gyűjtőcsoportra vonatkozó részében „D” betűvel jelöltük.

5.3.1. Észtországi vizek oligochaeta faunájának nyálkaspórák fertőzöttsége

Az „A” területről gyűjtött oligochaeták a három hónapig tartó megfigyelési periódus alatt nem eresztettek actinospórákat.

A „B” területről származó *L. hoffmeisteri*-k sem az észtországi megfigyelés alatt, sem a hazánkban folytatódó vizsgálat során nem ürítettek actinospórákat. Ezzel szemben a *T. tubifex* példányok Észtországból még nem ürítettek, majd itthon a 33 példány közül 1 TAM típusú actinospórákat kezdett kibocsátani. A kimutatott TAM-ra jellemző a cylinder formájú, nyolc másodlagos sejttel tartalmazó sporoplazma, a viszonylag hosszú nyél és a nyúlványok egyenetlensége (a három közül egy rövidebb volt). A nyúlványok kismértékben hajlottak, a végük felé fokozatosan elkeskenyedve hegyes pontban végződnek ([M/39. ábra](#)). Az irodalomból ismert TAM-okkal összehasonlítva morfológiailag szinte kétséget kizáróan azonos a *M. pseudodispar* faj actinospórájával ([Székely és mtsai, 1999, 2001](#)).

A „C” területről gyűjtött *P. hammoniensis* és *T. newaensis* példányok között nem észleltünk actinospórával való fertőzöttséget.

A „D” gyűjtési területről származó *L. hoffmeisteri*-k és *P. hammoniensis*-ek sem voltak fertőzöttek, a 34 *T. tubifex* közül viszont 8 (23,5%) is. A fertőzött példányok szintén TAM típusú actinospórákat ürítettek ([M/40. ábra](#)). Az actinospórákra jellemző a hordó formájú sporoplazma, mely 32 másodlagos sejttel tartalmaz (a frissen kibocsátott spórák 16-ot), a tömzsi nyél és a viszonylag rövid nyúlványok. A nyúlványok kismértékben hajlottak, melyek fokozatosan elkeskenyedve hegyes pontban végződnek. Morfológiailag alapon – a méretek, a megjelenés és a

másodlagos sejtek száma alapján is – legjobban a *M. macrocapsularis* spóráira hasonlítanak (Székely és mtsai, 2002a). Csak a méreteiket és a másodlagos sejtek számát tekintve ez az actinospóra szintén hasonlít a Xiao és Desser által (1998a) a kanadai Sasajewun tóból leírt 'B' típusú TAM-ra, de ami a megjelenést illeti már nem tekinthetőek azonosnak. A kanadai típusnak a nyele közepén ugyanis jelentősen beszűkül. A két terület halfaunája közötti különbség szintén nem támogatja a két spóratípus esetleges egyezését.

A laboratóriumban tenyésztett 15 különböző fajú oligochaeta állomány közül csak a Közép-Ázsiából (Frunze, Kirghiztan) származó 1974-es *T. tubifex* állomány példányai bocsátottak ki actinospórákat. A TAM-ra (M/41. és 42. ábra) a cylinder formájú, 24 másodlagos sejtet tartalmazó sporoplazma, a mérsékelt hosszú nyél és a kismértékben hajlott, hegyes pontban végződő nyúlványok jellemzőek. A nyél a nyúlványok irányában fokozatosan, de csak kismértékben kiszélesedik. A talált TAM típus nem hasonlít egyetlen, az irodalomból eddig ismert TAM-ra sem.

5.3.2. Hazai vizsgálatok az oligochaeták nyálkaspórák fertőzöttségére

5.3.2.1. Temperáltvízű halgazdaság, Százhalombatta

A felmérés alatt 14 különböző actinospórákat találtunk, melyek közül 4 triactinomyxon, 4 neoactinomyxon, 3 aurantiactinomyxon és 1-1 guyenotia, raabeia és antonactinomyxon típusúnak bizonyult.

***Triactinomyxon* típusok**

Az oligochaeták által kibocsátott TAM típusok (M/43-46. ábrák) mindegyike három poláris kapszulával, egy sporoplazmával, nyéllel, és három nyúlvánnyal jellemezhető.

Triactinomyxon 'A' (M/43a, b ábra és betét)

Leírás: A cylinder formájú spóratest sporoplazmája 24 másodlagos sejtet tartalmaz. A mérsékelt hosszú nyél a nyúlványok felé kiszélesedik. A nyúlványok kismértékben felfelé íveltek, a nyéltől kiindulva fokozatosan, majd a végük előtt 12 µm-rel nagymértékben elkeskenyedve hegyes pontban végződnek.

Gazda: *Tubifex tubifex*

Kimutatás időpontja: április

Férgek fertőzési prevalenciája (*Tubifex+Limnodrilus* állomány): 1/655 (0,15%) áprilisban és 1/2924 (0,03%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: TAM típusunk méreteit tekintve hasonlít az Oumouna és mtsai (2003) által bajorországi halgazdaságból leírt 4-es TAM típusra. Az általuk megállapított másodlagos sejtsszám (24-32) szintén támogatja az egyezést.

Triactinomyxon 'B' (M/44a, b ábra és betét)

Leírás: A cylinder formájú spóratest sporoplazmája 8 másodlagos sejtet tartalmaz. A mérsékelt hosszú nyél a nyúlványok irányába jelentősen kiszélesedik. A felfelé ívelt nyúlványok a csúcsuk felé fokozatosan elkeskenyedve tompa hegyben végződnek.

Gazda: *Tubifex tubifex*

Kimutatás időpontja: május

Férgek fertőzési prevalenciája (*Tubifex+Limnodrilus* állomány): 1/1214 (0,08%) májusban és 1/2924 (0,03%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Ez az actinospóra az Oumouna és mtsai (2003) által bajor halgazdaságból leírt 1-es típusú TAM-ra emlékeztet a leginkább. A méretek egyezésén kívül a mindkét típusra jellemző kiszélesedő nyél és a másodlagos sejtek száma is támogatja a két típus azonosságát. A nyúlványok a bajor típusnál azonban hegyes pontban végződnek.

Triactinomyxon 'C' (M/45a, b ábra)

Leírás (kevés és rossz minőségű spóra alapján készült): A közepesen befűződő spóratest (lehetséges, hogy a spórák rossz állapotának volt csak köszönhető ez a befűződés) sporoplazmája kevés számú, talán 8 másodlagos sejtet tartalmaz. A közepesen hosszú nyél szintén befűződést

mutat középtájékon (talán az előbb említett ok miatt). A viszonylag hosszú nyúlványok hegyes pontban végződnek, sok esetben azonban visszahajlott állapotban voltak csak megfigyelhetőek.

Gazda: *Tubifex tubifex*

Kimutatás időpontja: július

Férgek fertőzési prevalenciája (*Tubifex+Limnodrilus* állomány): 1/335 (0,3%) júliusban és 1/2924 (0,03%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Az összehasonlítást a spórák kis száma és rossz minősége nehezítette. Csak a méretek alapján emlékeztet a *M. pseudodispar* ([Székely és mtsai, 1999](#)) faj actinospórájára. Triactinomyxon 'D' ([M/46a, b ábra és betét](#))

Leírás (10 actinospóra alapján): A hengeres spóratest sporoplazmája kevés számú (8 vagy 16) másodlagos sejtet tartalmaz. A különösen hosszú nyél csak kismértékben szélesedik ki a nyúlványok felé. A nyélhez képest rövidnek tekinthető nyúlványok kismértékben felfelé ívelve hegyes pontban végződnek.

Gazda: *Tubifex tubifex*

Kimutatás időpontja: szeptember

Férgek fertőzési prevalenciája (*Tubifex+Limnodrilus* állomány): 2/98 (2%) szeptemberben és 2/2924 (0,07%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: A kirívóan hosszú nyél ezt a típust az összes, eddig az irodalomban leírt típustól megkülönbözteti. Leginkább talán egy egyiptomi típusra emlékeztet ([El-Mansy, 2001](#)), de ennek a típusnak jóval szélesebb a nyele, és a nyúlványai is.

***Neoactinomyxum* típusok**

A neoactinomyxum típusoknál ([M/49-52. ábrák](#)) a nyél nélküli spóratestből kiinduló kis nyúlványok teljesen körül fogják a felülnézetből többnyire kör vagy háromlevelű lóhere formájú sporoplazmát. Ugyanebből a nézetből a spóratest az ízesülő nyúlványokkal együtt háromszögletű formát képez.

Neoactinomyxum 'A' ([M/49a, b ábra és betét](#))

Leírás: Az oldalnézetből a nyúlványok miatt ellipszis alakú spórák spórateste csaknem tökéletes gömböt formál. A sporoplazma kb. 16 másodlagos sejtet tartalmaz. A három poláris kapszula csepp formájú.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: április és június

Férgek fertőzési prevalenciája: 1/12 (8,3%) áprilisban, 2/31 (6,5%) júniusban és 3/109 (2,8%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Ez a típus nem hasonlít egyetlen, korábban leírt actinospóra típusra sem.

Neoactinomyxum 'B' ([M/50a, b ábra és betét](#))

Leírás: A spóra oldalnézetből ellipszis formájú, a spóratest felülnézetből pedig csaknem szabályos kör alakú. A poláris kapszulák gömb formájúak. A másodlagos sejtek száma megközelítően 32.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: május, június, július, augusztus és szeptember

Férgek fertőzési prevalenciája: 2/20 (10%) májusban, 3/31 (9,7%) júniusban, 2/8 (25%) júliusban, 2/27 (7,4%) augusztusban, 3/11 (27,3%) szeptemberben és 12/109 (11%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Ez a típus sem emlékeztetett egyetlen, eddig az irodalomban leírt típusra sem.

Neoactinomyxum 'C' ([M/51a, b ábra](#))

Leírás: Felülnézetből a spóratest tipikus háromlevelű lóhere képet mutat. A spóratestet körülölelő nyúlványok apró, lekerekített csúcsú háromszögekre emlékeztetnek. A másodlagos sejtek számát nem sikerült meghatározni.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: június és július

Férgek fertőzési prevalenciája: 1/31 (3,2%) júniusban, 1/8 (12,5%) júliusban és 2/109 (1,8%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: A formája és a méretei alapján is legjobban a pontyvese nyálkaspórák parazitákjára, a *Sphaerospora renicola*-ra emlékeztet ([Molnár és mtsai, 1999b](#)). Szintén nagy hasonlóságot mutatott a korábban ugyanezen a területen végzett felmérésből kimutatott 7-es neoactinomyxon típusal ([El-Mansy és mtsai, 1998b](#)).

Neoactinomyxon 'D' ([M/52a, b ábra](#))

Leírás: Felülnézetből a spóratest itt is tipikus háromlevelű lóhere formájú, az ezt körülölelő nyúlványok viszont erőteljesen lekerekített csúcsúak. A másodlagos sejtek számát itt sem sikerült megállapítani.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: augusztus

Férgek fertőzési prevalenciája: 1/27 (3,7%) augusztusban és 1/109 (0,9%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Formája és méretei alapján a korábbi felmérésből származó 1-es és 4-es típusú ([El-Mansy és mtsai, 1998b](#)) neoactinomyxummal is hasonlóságot mutat. A poláris kapszulák mérete alapján az 1-es típusal való hasonlóság a valószínűbb.

***Aurantiactinomyxon* típusok**

Az aurantiactinomyxon típusú spórák ([M/53-55. ábrák](#)) esetében három megnyúlt, egyenlő hosszú nyúlvány veszi körül a spóratestet, melyek alapjai a spóratestet csaknem teljesen körülölelik. Aurantiactinomyxon 'A' ([M/53a, b ábra és betét](#))

Leírás: Az összes itt bemutatott aurantiactinomyxon típus közül ez volt a legnagyobb. A rendkívül hosszú, keskeny és megnyúlt processzusok merevek, egyenesek és hegyes pontban végződnek. A felülnézetből kör alakú spóratestben lévő másodlagos sejtek száma nem került megállapításra.

Gazda: *T. tubifex*

Kimutatás időpontja: április

Férgek fertőzési prevalenciája (*Tubifex*+*Limnodrilus* állomány): 1/655 (0,15%) áprilisban és 1/2924 (0,03%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Ez a típus merev, egyenes, hosszú nyúlványaival hasonlóságot mutat az echinactinomyxon gyűjtőcsoport tagjaival is, habár a nyúlványok sugárszerű, egymáshoz képest 120°-ban való kiágazása a spóratestből az aurantiactinomyxon csoportra jellemző. Az echinactinomyxon gyűjtőcsoport tagjainál mindhárom nyúlvány a spóratest alsó részéből ered. Típusunk méreteit tekintve hasonlít a *Tubifex* sp.-ből [Marques \(1984\)](#) által kimutatott *Aurantiactinomyxon stellans*-ra, különböznek azonban abban, hogy az *A. stellans* nyúlványaira és a spóratestjére is a háromszögletű forma a jellemző. A korábban végzett felmérésből ([El-Mansy és mtsai, 1998b](#)) származó aurantiactinomyxon típusokkal (2-es, 3-as és 4-es) csak a nyúlványok mérete mutat közelítő egyezést, de ezek mindegyikénél a spóratest lényegesen nagyobb, amely a típusok közötti egyezésnek ellentmond.

Aurantiactinomyxon 'B' ([M/54a, b ábra](#))

Leírás: A spóratestet körülölelő nyúlványok háromszögletűek, lekerekítettek vagy kismértékben hegyes csúcsban végződnek, melyek enyhén lefelé hajlottak. Felülnézetből a spóratest csaknem szabályos kör alakú. Ezt a szabályos formát a nyúlványok alapjánál megfigyelhető kismértékű befűződés torzítja csak el. A másodlagos sejtek száma nem került megállapításra.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: június és augusztus

Férgek fertőzési prevalenciája: 3/31 (9,7%) júniusban, 2/27 (7,4%) augusztusban és 5/109 (4,6%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Formája és méretei alapján ez a típus nagyon emlékeztet a ponty kötőszöveti nyálkaspórák parazitákjára, a *Thelohanellus hovorkai*-ra ([Yokoyama, 1997](#); [Székely és mtsai, 1998](#)), habár mi hosszabbnak mértük a poláris kapszulákat és a nyúlványokat, mint korábban [Székely és mtsai \(1998\)](#). Egyértelmű egyezés állapítható meg a korábbi felmérés alkalmával ([El-Mansy és mtsai, 1998b](#)) kimutatott 7-es aurantiactinomyxonnal.

Aurantiactinomyxon 'C' ([M/55a, b ábra és betétek](#))

Leírás: Az egyenes, merev, enyhén lekerekített, majdnem hegyes pontban végződő nyúlványok kifejezetten hosszúak. A spóratest felülnézetből és oldalnézetből is szabályos kör alakot formál. A csepp formájú poláris kapszulák nagyon közel helyeződnek egymáshoz. 32 másodlagos sejtet számoltunk.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: június és augusztus

Férgek fertőzési prevalenciája: 3/31 (9,7%) júniusban, 1/27 (3,7%) augusztusban és 4/109 (3,7%) a teljes vizsgálat alatt.

Észtervételek: Formája, méretei és a másodlagos sejtek száma alapján is a [Marques \(1984\)](#) által *Tubifex* sp.-ből kimutott *Aurantiactinomyxon trifolium*-ra emlékeztet. Szintén hasonlít a korábbi felmérés során ([El-Mansy és mtsai, 1998b](#)) innen kimutatott 4-es, és a Balatonból leírt ([El-Mansy és mtsai, 1998c](#)) 1-es aurantiactinomyxon típusra.

Guyenotia típus ([M/57a, b ábra és betét](#))

Leírás: A spóra nyúlványai ujszerűek, lekerekített végűek és kismértékben lefelé hajlóak. Oldalnézetből a nyúlványok csak az alsó felét ölelik körül a csaknem gömb alakú spóratestnek. A három csepp formájú poláris kapszula közel helyeződik egymáshoz.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: május, június, július és szeptember

Férgek fertőzési prevalenciája: 1/20 (5%) májusban, 3/31 (9,7%) júniusban, 2/27 (7,4%) augusztusban, 2/11 (18,2%) szeptemberben és 8/109 (7,3%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Méretei – eltekintve a poláris kapszulák fele akkorának mért hosszértékeitől – alapján típusunk nagymértékben emlékeztet a [Xiao és Desser \(1998b\)](#) által a kanadai Sasajewun tóból, *Lumbriculus variegatus*-ból leírt *Guyenotia* típusra. Szintén emlékeztet az általunk vizsgált gazdaságból és a Balatonból ([El-Mansy és mtsai, 1998b, c](#)) korábban leírt 5-ös és 3-as aurantiactinomyxon típusra. Típusunk nagy hasonlóságot mutat a [Yokoyama és mtsai \(1993b\)](#) által egy KED enzooticus japán aranyhalas tóból, *B. sowerbyi*-ből leírt aurantiactinomyxon sp. 1 típusal. A japán szerzők méreteket nem közöltek, de a spóra fényképe és a méretarányt kifejező vonal alapján a két típus közötti hasonlóság nagyfokú.

Raabeia típus ([M/58a, b ábra és betét](#))

Leírás: A három, relatíve hosszú, kismértékben felfelé ívelt, fokozatosan elkeskenyedő, éles pontban végződő processus közvetlenül, vagyis nyél megléte nélkül kapcsolódik a hordó formájú spóratesthez. A poláris kapszulák körte formájúak. A másodlagos sejtek számát nem sikerült pontosan megállapítani, legvalószínűbben 16.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: május

Férgek fertőzési prevalenciája: 1/20 (5%) májusban és 1/109 (0,9%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Talált típusunk minden mérete jó egyezést mutat a [Yokoyama és mtsai \(1995\)](#) által *B. sowerbyi*-ből kimutatott *M. cultus* n. sp. *raabeia* típusával, bár a japán típusnál a rajzok alapján a spóratest inkább henger formájú volt. *Raabeia* típusunk méretei megközelítőleg egyezők a [Xiao és Desser \(1998a\)](#) által *T. tubifex*-ből, a kanadai Sasajewun tóból kimutatott 'E' típusú *raabeia*-éval. Az általuk számolt 12 másodlagos sejt szintén nem mond ellent az esetleges egyezésüknek. Típusunk szintén emlékeztet a [McGeorge és mtsai \(1997\)](#) által skót lazackeltetőből kimutatott típusra. A poláris kapszulák mérete azonban eltérő a két típusnál. A skót kutatók a poláris kapszulák és a sporoplazma között egy nagy, üresnek látszó területet mutattak ki, amely szintén nem volt megfigyelhető a mi típusunknál. Típusunk hasonlít az általunk is vizsgált halgazdaságból korábban kimutatott 4-es és a Balatonból leírt 2-es típusra ([El-Mansy és mtsai, 1998b, c](#)). Ez utóbbi két típusnál csak a poláris kapszulák mérete különbözött a mi típusunkétól.

Antonactinomyxon típus (M/59a, b ábra és betét)

Leírás: A típus nyolc nyél nélküli spóra összekapcsolódásával kialakuló dupla-kocka alakzat. Egy spóraegységnek, vagyis a dupla-kocka egy alkotóelemének, három ujjszerű nyúlványa és gömb alakú spóratestje van, melyben a három, csepp formájú poláris kapszula nagyon közel helyeződik egymáshoz. Mindegyik spóraegység egy-egy nyúlványa két másik spóraegység egy-egy nyúlványával ízesül. Négy spóraegység összekapcsolódása alkot egy szabályos kockát. A két kocka pedig a nyúlványok keresztezésével kapcsolódik egybe, ezáltal kialakítva a dupla-kockát. Nagyon ritkán a két kocka elszakadt egymástól, ilyenkor csak a négy spóra által alkotott egyszerű kockaalakzatot láttuk a vízben lebegni.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: május

Férgek fertőzési prevalenciája: 2/20 (10%) májusban és 2/109 (1,8%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Két antonactinomyxon típus ismert eddig az irodalomból. Az első típust [Janiszewska \(1955\)](#) *Limnodrilus claparèdeanus* oligochaetából *Siedleckiella antonii*-ként írta le, melyet később *Antonactinomyxon antonii*-vá nevezett át. A másik eddig ismert típust [Xiao és Dessler \(1998b\)](#) írta le a kanadai Sasajewun tó *T. tubifex*-éből. A mi típusunk mindkét fent említett típustól különbözik abban, hogy az ennél a két típusnál megfigyelt kapcsolódási mód helyett (egy spóraegység egy-egy nyúlványa három különböző spóraegység egy-egy nyúlványával kapcsolódik) mindegyik spóraegység egy-egy nyúlványa két másik spóraegység egy-egy nyúlványával ízesül (ld. a mellékletben, az antonactinomyxon gyűjtőcsoportot bemutató táblázat feletti rajzokat). A kapcsolódások közötti különbség alapján még a típusunk helyes gyűjtőcsoportba való besorolása is kérdéses is lehet.

Általános észrevételek az actinospóra stádiumok előfordulása kapcsán:

Havi lebontásban a halgazdaságból megvizsgált *Branchiurák* közül áprilisban 12-ből 1 (8,3%), májusban 20-ből 6 (30%), júniusban 31-ből 15 (48,4%), júliusban 8-ből 3 (37,5%), augusztusban 27-ből 8 (29,6%) és szeptemberben 11 közül 5 (45,5%) volt fertőzött actinospórákkal.

Az áprilisi fertőzöttségüket a neoactinomyxon A (NEO A); a májusit a NEO B (2 *Branchiura*), a raabeia, a guyenotia és az antonactinomyxon (2 *Branchiura*); a júniusit a NEO A (2 *Branchiura*), B (3 *Branchiura*), C, az aurantiactinomyxon B (AUR B) (3 *Branchiura*), C (3 *Branchiura*) és a guyenotia (3 *Branchiura*); a júliusit a NEO B (2 *Branchiura*) és C; az augusztusit a NEO B (2 *Branchiura*), D, az AUR B (2 *Branchiura*), C és a guyenotia (2 *Branchiura*); végül a szeptemberit a NEO B (3 *Branchiura*) és a guyenotia (2 *Branchiura*) okozta. A teljes felmérés alatt összesen megvizsgált 109 *Branchiurából* 38 (35%) bizonyult fertőzöttnek.

A *Limnodrilus-Tubifex* csoportban júniusban és augusztusban nem találtunk fertőzött példányokat, míg áprilisban 655-ből 2 (0,3%), májusban 1214-ből 1 (0,08%), júliusban 335-ből 1 (0,3%) és szeptemberben 98-ből 2 (2%) volt fertőzött.

Az áprilisi fertőzöttséget a TAM A és az AUR A, a májusit a TAM B, a júliusit a TAM C és a szeptemberit a TAM D (2 *Tubifex*) okozta. A felmérés ideje alatt, azokban a hónapokban amikor találtunk actinospórákat ürítő férgeket, a összesen megvizsgált 2302 *Limnodrilus* és *Tubifex* példányból mindössze 6 volt fertőzött (0,26%).

5.3.2.2. A Tisza tiszafüredi szakasza

A felmérés alatt összesen 4 típust, 2 triactinomyxont, 1 aurantiactinomyxont és 1 guyenotiát mutattunk ki.

Triactinomyxon 'E' (M/47a, b ábra és betét)

Leírás: A hengeres spóratest sporoplazmája 8 másodlagos sejtet tartalmaz. A rendkívül hosszú nyél fokozatosan kiszélesedik a nyúlványok irányába. A nyélhez képest rövid nyúlványok kismértékben felfelé íveltek és hegyes pontban végződnek.

Gazda: *Tubifex newaensis*

Kimutatás időpontja: május

Férgek fertőzési prevalenciája (*Tubifex*+*Limnodrilus* állomány): 1/40 (2,5%) májusban és 1/117 (0,85%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Rendkívül hosszú nyele és az ehhez képest rövid nyúlványai alapján az összes, eddig az irodalomban leírt típustól különbözik.

Triactinomyxon 'F' ([M/48a, b ábra](#))

Leírás (10 spóra alapján): A spóratest hengeres, a poláris kapszulák körte formájúak. A sporoplazma másodlagos sejtjeinek számát nem sikerült megállapítani. A nyél jól láthatóan kiszélesedik a nyúlványok felé. A nyúlványok hossz méretére vonatkozó adatok a kisszámú mérés és a sokszor begyűrődött, visszahajlott végek miatt csak nagy óvatossággal kezelhető.

Gazda: *T. tubifex*

Kimutatás időpontja: július

Férgek fertőzési prevalenciája (*Tubifex*+*Limnodrilus* állomány): 1/77 (1,3%) júliusban és 1/117 (0,85%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: A kevés számú mérés és a másodlagos sejtszám ismeretének hiányában nem kíséreltük meg az összehasonlítást az irodalomból ismert adatokkal.

Aurantiactinomyxon 'D' ([M/56a, b ábra és betét](#))

Leírás: A három egyenlő hosszú, lekerekített végű háromszög formájú nyúlvány felülnézetből kismértékben háromlevelű lóherére emlékeztető spóratestet ölel körül. Oldalsó nézetből a spóratest csaknem szabályos gömb, a poláris kapszulák felőli oldalon megfigyelhető befűződésekkkel.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: június

Férgek fertőzési prevalenciája: 1/163 (0,61%) júniusban és 1/338 (0,3%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Alakja és méretei alapján a ponty pikkelyének és uszonyának nyálkaspórák parazitákjára, a *Thelohanellus nikolskii*-ra ([Székely és mtsai, 1998](#)) emlékeztet.

Guyenotia típus ([M/57a, b ábra és betét](#))

Leírás: Az innen kimutatott guyenotia típus azonos a halgazdaságból leírt típussal.

Gazda: *B. sowerbyi*

Kimutatás időpontja: szeptember

Férgek fertőzési prevalenciája: 1/41 (2,4%) szeptemberben és 1/338 (0,3%) a teljes vizsgálat alatt.

Észrevételek: Lsd. a halgazdaságból kimutatott típusnál ([44. oldal](#)).

Általános észrevételek az actinospóra stádiumok előfordulása kapcsán:

A Tiszán a *Branchiurák* között csak szeptemberben, júniusban és júliusban (az ebben a hónapban észlelt típus nem került leírásra) észleltünk fertőzöttséget. Októberben, novemberben, áprilisban és májusban nem.

A szeptemberben megvizsgált 41-ből 1-nek (2,4%) a fertőzöttségét a guyenotia, a júniusi megvizsgált 163-ból egynek (0,61%) a fertőzöttségét az AUR D és a júliusi 128-ból egynek (0,8%) a fertőzöttségét egy leírásra nem került aurantiactinomyxon típus okozta. A felmérés alatt összesen megvizsgált 332 példány közül 3 volt összesen fertőzött (0,9%).

A Tiszán megvizsgált *Tubifex* és *Limnodrilus* példányok között csak májusban és júliusban észleltünk fertőzöttséget.

Májusban a megvizsgált 40 példány közül 1 *Tubifex newaensis* ürítette a TAM E, júliusban pedig a vizsgált 77 féreg közül 1 *T. tubifex* a TAM F actinospórákat. A felmérés alatt fertőzést mutató hónapokban összesen megvizsgált 117 példány közül tehát 2 (1,7%) volt fertőzött.

6. MEGBESZÉLÉS

6. 1. Fejlődési ciklus kísérletek

Napjainkig 25 különböző halparazita nyálkaspórák faj intraoligochaeta fejlődését sikerült laboratóriumi körülmények között sikeresen reprodukálni. Tekintettel a nyálkaspórák paraziták nagy fajgazdagságára, és arra, hogy halon kívüli, intraoligochaeta fejlődésük első kísérletes bizonyítása már 1984-ben megtörtént ([Wolf és Markiw, 1984](#)), ez nem is tekinthető nagy számnak.

A halgazdából gyűjtött myxospórák és az oligochaetákból kísérletesen nyert actinospórák DNS szintű egyezésének bizonyítása ma már alapvető követelmény a fejlődési ciklus kísérleteknél. Az itt tárgyalt kísérleteink egy részét még azelőtt végeztük el, hogy ez általánosan elterjedt volna.

6.1.1. Oligochaeta alternatív gazdák kísérletes fertőzése

A fejlődési ciklus-reprodukálások intraoligochaeta részére vonatkozó sikertelenségek egyik oka az lehet, hogy laboratóriumban csak kevés Oligochaeta fajjal, leggyakrabban *Tubifex tubifex*-szel, *Limnodrilus hoffmeisteri*-vel, *Branchiura sowerbyi*-vel próbálkoznak, s csak ritkábban vannak be a kísérletekbe kistestű fajokat, például *Nais*-okat vagy *Dero digitata*-t. Ugyanakkor az is elképzelhető, hogy oligochaeták helyett teljesen más fajok is szerepet játszhatnak bizonyos fajok fejlődési ciklusában, mint ahogy mohaállatok bizonyultak megfelelő alternatív gazdának a PKD kórokozója számára ([Longshaw és mtsai, 1999](#); [Anderson és mtsai, 1999](#)). Emellett azonban számos más, eddig nem kellően vagy egyáltalán nem tisztázott tényező is szerepet játszhat a kísérletek sikertelenségében. Ilyen lehet például a fertőzéssel szemben rezisztens oligochaeta állományok használata a kísérletek során, illetve technikai nehézségek miatt fel sem ismert, különböző okok miatt abortálódott vagy megrekedt fejlődési stádiumok kialakulása az oligochaetákban. De akár olyan egyszerű kísérleti körülmények is megakadályozhatják a sikeres fertőzéseket, mint nem megfelelő fejlettségű myxospórák használata, nem megfelelő hőmérsékleti viszonyok, vagy csak egyszerűen az, hogy a megfertőzni kívánt állatok nem veszik fel a spórákat, vagy amire azokat egy későbbi időpontban (pl. a túl nagy térfogaton végzett kísérletek esetében) felveszik, azok már egyszerűen nem fertőzőképesek (bár ez kevéssé elképzelhető, ha figyelembe vesszük a *M. cerebralis* esetében kimutatott négy hónapos iszapban tartás utáni túlélést és fertőzőképesség-megőrzést; [12. oldal](#)).

6.1.1.1. *Myxobolus macrocapsularis*

A dévér kopoltyúparazita *M. macrocapsularis* közönséges előfordulása ellenére viszonylag kevéssé tanulmányozott nyálkaspórák faj. Intrapiscin fejlődéséről és szövetspecifitására [Molnár és Székely \(1999\)](#) számoltak be. Kísérleteinkkel először bizonyítottuk halon kívüli, intraoligochaeta fejlődését. A kísérletesen kapott TAM típusú actinospóráknak kizárólag *T. tubifex*-ekből való ürülése azt bizonyította, hogy a tesztelt két lehetséges alternatív gazda közül ez, a több kísérletben eddig is sikeresen szereplő faj a megfelelő.

Az egyes kísérletekben kapott különböző fertőzési prevalenciák (10%, 11% majd 18%) és a fertőzéshez használt myxospórák mennyisége között nem volt korreláció. A prevalencia értékek nem érték el a korábban más fajokkal [pl. 43,3% a *M. hungaricus* ([El-Mansy és Molnár, 1997b](#)) és 52,5% a *M. portucalensis* ([El-Mansy és mtsai, 1998a](#)) esetében] kapott jóval magasabb értékeket. A myxospórák fertőzőképességének kísérletes megelőző vizsgálata tükrében mindkét megfigyelés nehezen magyarázható. Csak az intraoligochaeta fejlődést befolyásoló, eddig nem ismert körülményekre hivatkozhatunk.

Az actinospóráknak a myxospórákkal történő fertőzés napjától számított 66., 69. és 85. napon való megjelenése a szűrletben, a többi fajhoz képest átlagosnak mondható. Az actinospóra fejlődés prepatens idejét ugyanis különböző szerzők általában 2 és 4 hónap közé helyezik. [El-Matbouli és Hoffmann \(1989, 1993\)](#) a *M. cerebralis*, *M. cotti* és *M. carassii* fajok intraoligochaeta fejlődését 80 és 120 nap közöttinek írták le, de például [Székely és mtsai \(1998\)](#) a *Thelohanellus nikolskii* esetében 60 napot, míg [Molnár és mtsai \(1999a\)](#) a *M. dispar* esetében 217 napot tapasztaltak. A kísérleti felépítés sajátos jellege miatt sajnos nem lehet messzemenő

következtetéseket levonni, hiszen a myxospóráknak az oligochaeták tápcsatornájába jutása akár heteket is igénybe vehet. Tehát a konvencionálisan a fertőzés napjának megjelölt időpont nem jelenti azt, hogy valóban ekkor történik a fertőzés.

A harmadik kísérlet során egy ráfertőzés után megjelenő második TAM generáció újabb bizonyítékát adta az oligochaeta gazdák újrafertőzhetőségének. Mivel a második kísérlet során – melyet azonos módon vizsgáltunk – nem észleltünk a szinkron zajló, kb. két hétig tartó TAM kibocsátás után új ürítést, biztosak lehetünk benne, hogy valóban a ráfertőzés sikerét erősítette meg a harmadik kísérlet, és nem az aszinkron actinospóra-fejlődés eredményét bizonyította.

A szövettani vizsgálatok ez esetben is igazolták, hogy a korai stádiumok a bélhámsejtekben fejlődnek, s mivel a kültakaró sértetlennek bizonyult, valószínűsíthető a bélcsatornán keresztül történő spóraürítés.

6.1.1.2. *Myxobolus intimus*

Az intraoligochaeta fejlődés mindkét kísérlet során *T. tubifex* egyedekben bizonyult sikeresnek. A *M. intimus* is TAM típusú actinospórákat képzett intraoligochaeta fejlődése során.

Bár kísérleteink alapvető célja a *M. intimus* faj actinospóra stádiumainak megismerése és a fejlődési ciklus reprodukálása volt csak, a vizsgálati módszer miatt mégis több, a későbbiekben ismertetett érdekes következtetésre jutottunk.

Az oligochaetákban való fejlődés prepatens idejének pontos meghatározását és a fertőzöttségi folyamat nyomon követését a többi kísérlethez hasonlóan legalább két tényező nehezítette itt is. Egyrészt nem tudható pontosan, hogy a myxospórák mikor jutottak be az oligochaeták tápcsatornájába, másrészt a ráfertőzések is nehezítették a folyamat nyomon követését. A fajjal végzett második kísérlet során, a 37 nappal az első fertőzésnek nevezett időpont után megjelenő actinospórák alapján egy, az optimális hőfokon rendkívül rövid idő alatt lezajló prepatens periódust állapítottunk meg.

Bár az első kísérletben az actinospóra ürítés csak az 58. napon kezdődött, feltételezzük, hogy mindkét esetben már az első fertőzés is eredményes volt. Amennyiben csak a ráfertőzések lettek volna sikeresek, úgy az első actinospórák vízben való megjelenéséig eltelt 21-24 nap az első, és 7 nap ([3. táblázat](#)) a második kísérlet esetében, extrém rövidnek bizonyultak volna.

A második évi kísérlet prepatens idejének lerövidülését az előző évinél 1-2°C-kal magasabb hőmérsékleten végbemenő gyorsabb intraoligochaeta fejlődés is eredményezhette.

Arra már nem tudunk egyértelmű feleletet adni, hogy a második számú kísérlet során az oligochaeták steril iszapba, szobahőmérsékletre való visszahelyezése után mutatkozó ismételt spóraürítés és a fertőzöttség prevalenciájának első ízben való növekedése, majd fluktuációja ([3. táblázat](#)) vajon a másodszori ráfertőzésnek tulajdonítható-e, vagy pedig az első fertőzés nyomán kialakult fejlődési alakok produkáltak egy megkésett actinospóra generációt. Az a tény, hogy az oligochaeták a negyedik iszapba helyezés után, az első fertőzés utáni 221. napon még ürítettek actinospórákat, valamint az, hogy az addig zajló négy ürítés alatt a fertőzöttségi prevalenciák nagymértékben különböztek, arra utal, hogy az oligochaeták között sem szinkronban zajlott le az intraoligochaeta fejlődés. Az egy féregegyeden belül sem szinkronban zajló fejlődést a bélhám előforduló legkülönbözőbb fejlettségi fokú actinospóra stádiumok jelenléte erősítette meg félvékony metszeteinkben (bár a ráfertőzés következményeként is kialakulhattak különböző fejlettségi fokú stádiumok). Ismételt ráfertőzés nélkül is hasonló jelenséget tapasztalt [El-Matbouli és Hoffmann \(1998\)](#), akik a *M. cerebralis* fajjal végzett kísérletük során, egy évvel a fertőzés után is különböző fejlettségű parazita-stádiumokat találtak egy *Tubifex* belül. Ők ezt a jelenséget az intraoligochaeta fejlődés során a proliferatív fázist képviselő elhúzódó schizogóniás szakasszal magyarázták ([20. oldal](#)).

A hőmérséklet hatása az actinospórák fejlődésére régen ismert. A kérdést [El-Matbouli és mtsai \(1999\)](#) részletesen is tanulmányozták. A szerzők a *M. cerebralis*-fertőzöttség vizsgálata során arra a következtetésre jutottak, hogy a *Tubifex* fertőzésre optimális (10-15°C) vízhőmérsékleten alul (5-10°C-on) az actinospórák fejlődése az oligochaetákban lelassul, magasabb hőmérsékleten (15-20°C) gyorsul, de a 20°C feletti vízhőmérséklet az actinospóra stádiumokra gátló, illetve letális

hatással bír. Nyilvánvaló, hogy a vegetációs nyári időszakban magasabb hőtartományt igénylő cyprinidákban elősködő myxosporeák fejlődése számára az alacsonyabb hőfok kedvezőtlen, s ezért szüntették be spórákibocsátásukat 4°C-on a *Tubifex*ekben. Ugyanakkor kísérleteink azt is bizonyítják, hogy a korai actinospóra stádiumok az oligochaetákban nem pusztulnak el kedvezőtlen hőmérsékleti körülmények között, csupán fejlődésüket szüneteltetik, lassítják, s a kedvező hőmérsékleti tényezők visszatérése esetén ismét fejlődni kezdenek, az actinospórák kibocsátása ismételtelen felgyorsul.

A kísérleti elrendezés különbözősége, csakúgy mint az általános ismeretek hiánya a TAM kibocsátás dinamikájára vonatkozóan, korrekt összehasonlításra nem nyújtanak lehetőséget. [El-Matbouli és mtsai \(1999\)](#) a *M. cerebralis* actinospórákat kibocsátó férgeket az actinospóra fejlődéshez optimális 15°C-ról 5°C-ra helyezve a vizsgálat végéig, azaz 64 napon keresztül TAM ürítést tapasztaltak. Saját vizsgálatunk során a szobahőmérsékletre 4°C-ra helyezett férgek esetében 7-27 nap után megállt az actinospóra kibocsátás, s ez akkor sem folytatódott, ha a férgeket hosszabb ideig (az első kísérlet alkalmával több mint három hónapig) tartottuk 4°C-on, lyuklemezen. Úgy véljük, hogy a pontyfélék *Myxobolus* fajait illetően a tartós 4°C-os hőmérsékleti tartomány a fejlődés teljes leállását eredményezheti, vagy legalábbis jelentősen gátolhatja, késleltetheti azt. Azonban amikor a férgeket utolsó alkalommal 4°C helyett 16°C-on tartott lyuklemezre helyeztük a szobahőmérsékletű iszaphól, nem észleltünk hosszabb ideig tartó actinospóra kibocsátást, ahogy az esetleg várható lett volna, ha feltételezzük a 4°C-os hőmérséklet valóban nagyon kedvezőtlen hatását az actinospóra kibocsátásra.

A 2. kísérlet 74. napján (a második fertőzéstől számított 43. napon) fixált férgek szövettani készítményében látható nagyszámú korai fejlődési stádium jelenléte utalhat ugyan a második fertőzés sikerességére, de jelezhet egy, az iszaphól később felvett myxospórákkal történő fertőzést, sőt az eredeti fertőzés aszinkron lefolyását is. Ez utóbbi lehetőségre utal [Gilbert és Granath \(2001\)](#) vizsgálata is, akik arra hívták fel a figyelmet, hogy a *M. cerebralis* faj vonatkozásában az alternatív gazda féreg egész életére fertőzött marad, és képes actinospórákat kibocsátani majd két évvel a myxospórákkal történt fertőzés után is.

Jelen kísérleteink, elsősorban a 2. számú kísérlet, arra is rámutattak, hogy a most, illetve korábbi vizsgálataink során alkalmazott technika hibás következtetések levonásához vezethet. A lyuklemezre helyezés előnye, hogy nagyszámú oligochaeta actinospóra kibocsátásának egyedenkénti nyomon követését teszi lehetővé, a 4°C-on való tartás következtében pedig az oligochaeták tovább maradnak életben, mintha szobahőmérsékleten tartott lyuklemezeket használnánk. Ugyanakkor az actinospóra-képzés folyamatának kedvezőtlené válása miatt a fenti megoldás a tényleges fertőzöttség megbecslésére kevésbé alkalmas, inkább csak az érett, már éppen ürülő spórákkal való fertőzöttség meghatározása végezhető el így. A módszer rövid távon ugyan megnöveli az actinospóra-ürítést, melyet mi a kezelés okozta stresszel (iszaphól történő kimosás, hirtelen történő hőmérséklet-változás) magyaráztunk, hasonlóképpen mint azt a spóraürítés-növekedést, mely az oligochaeták szállítása során a „szállítási stressz” több faktorú hatására lép fel ([Székely és mtsai, 2000, 2002 b](#); [Rácz és Timm, 2002](#)), a fejlődési folyamat megakasztása miatt viszont hibás. Ugyanakkor felmerül az alacsony hőmérséklet járványtanilag kedvező hatása is, tudniillik a téli hónapoknak nagy szerepe lehet a nyálkaspórák fertőzés korlátozásában.

Az oligochaeták lyuklemezeken, alacsony hőmérsékleten való tartásának kiváltására, s a kísérleti oligochaeták életképességének megőrzésére a jövőben alternatív megoldásnak tűnik [Gilbert és Granath \(2001\)](#) megoldása, akik az oligochaetákat spirulina-disk-vel táplálták, illetve [El-Matbouli és mtsai \(1999\)](#) módszere, akik a lyuklemezre helyezett oligochaeták alatt is megfelelő szubsztrátot biztosítottak.

6.1.2. A teljes fejlődési ciklus kísérletes reprodukálása

A fejlődési ciklusokból eddig mindössze négy faj esetében sikerült a teljes fejlődési ciklust, vagyis annak intrapiscin szakaszát is kísérletesen létrehozni, és lehet ennek ismeretében azóta is sikeresen reprodukálni laboratóriumban. A halak actinospórákkal való fertőzése a *M. cerebralis* esetében rutin feladatnak tűnik ([Wolf és Markiw, 1984](#); [Kent és mtsai, 2001](#)), s hasonlóképpen biztosan végrehajtható a *Thelohanellus hovorkai*, *M. arcticus* és a következőkben ismertetett *M. pseudodispar* fajjal történő fertőzés is ([Yokoyama, 1997](#); [Kent és mtsai, 1993](#); [Urawa, 1994](#); [Székely és mtsai, 2001](#)). A teljes ciklusok reprodukálásának fő akadálya a laboratóriumokban használható fertőzésmentes halivadékok hiánya lehet. Ugyanakkor ezek birtokában is sok esetben sikertelen marad még a legközönségesebb nyálkaspórások fejlődésének nyomonkövetése is. A nagyszámú eredménytelen próbálkozásnak több oka is lehet, ezek azonban még pontosan nem ismertek. Feltételezhető, hogy sok hosszú, esetleg szezonális fejlődésű faj esetében a halban való fejlődés elnyúlik, és ahhoz speciális változó hőmérsékleti tényezők kellenek (fokozatos lehülés, hideghatás, felmelegedés stb.). Az sem zárható ki, hogy a természetben sokszor csak egy kései, esetleg áttelelt actinospóra nemzedék okoz fertőzöttséget. De olyan egyszerű tényező is akadályozó lehet, mint a kísérletben használt halak nem megfelelő kora, mérete.

6.1.2.1. *Myxobolus intimus*

Kísérleteink sikertelenségének legkézenfekvőbb oka az lehet, hogy a vizsgált balatoni bodorka-állományban is csak kétéves vagy idősebb halak esetében észleltünk *M. intimus* fertőzöttséget. Nem lehetetlen ezért, hogy a fejlődés az általunk kísérleteknél használt ivadék helyett csak a fejlettebb halakban lehet eredményes. Az esetleges abortív fejlődésre vagy a feltételezett „alvó” stádiumok létrejöttére csak tervezett molekuláris biológiai vizsgálataink, elsősorban az *in situ* hibridizáció adhatnak majd feleletet.

6.1.2.2. *Myxobolus pseudodispar*

Kísérleteink során a már korábban sikeresen fertőzött *T. tubifex*-ek mellett első ízben sikerült a fejlődési ciklust továbbvinni laboratóriumi SPF bodorkaivadékokon. Ezáltal egy laboratóriumi körülmények között is biztosan működő modellfajt találtunk.

A tény, hogy csak lebegő TAM-okkal sikerült a fertőzést a halakra továbbvinnünk megegyezik több külföldi szerző más fajokon (pl. *M. cerebralis*, *M. cotti*) nyert tapasztalatával ([Wolf és Markiw, 1984](#); [El-Matbouli és Hoffmann, 1989](#); [El-Matbouli és mtsai, 1998](#)), de ellene mond [Yokoyama \(1997\)](#) megfigyeléseinek, aki actinospórákkal fertőzött *Branchiurák* etetésével sikeresen produkált *Thelohanellus hovorkai* fertőzést pontyban. Mindenesetre leszögezhető, hogy a *M. pseudodispar* actinospóráinak fertőző sejtjei a halbőrön vagy a kopoltyún keresztül törnek be a halba, de semmi esetre sem a bélfalon át, majd végső fejlődési helyüket, a vázizomzatot, az ezt követő vándorlással érik el.

Továbbra is nyitott marad a kérdés, hogy miért nem sikerült 100%-os fertőzöttséget létrehozunk, mi akadályozhatja a sikeres fejlődési folyamatot egyes, azonos módon tartott és kezelt halak esetében, és ugyanígy miért van különbség egyes példányok fertőzési intenzitásában.

Különböző tubifex törzsek *M. cerebralis* fertőzéssel szembeni fogékonyságát tanulmányozva [El-Matbouli és mtsai \(1998\)](#) különbséget állapítottak meg egyes törzsek között. Az általunk az egyes példányok között megfigyelhető különbségek csak egyéni okokra lehetnének visszavezethetőek, hiszen mind az oligochaeta-, mind a halállományaink azonos biotópból származtak.

Kétségtelen, hogy az oligochaeták és a halak sikeres fertőzéséhez is bizonyos spóramennyiség szükséges, mindazonáltal nem volt számottevő különbség a természetes halfertőzésből gyűjtött nagyszámú és a kísérletes fertőzésből származó kisszámú myxospórákkal végzett fertőzések között. Utóbbi esetben a relatíve kis plazmódiumok 20, néhány 100, de legfeljebb 1000 myxospórát tartalmaztak csak, de az ezekkel, a 4. kísérletben továbbvitt halfertőzés rendkívül sikeres volt. Lehetséges magyarázatul szolgálhat, hogy a fiatal spórák fertőzőképessége a

gazdareakció következtében még nem csökkent, míg az a természetes fertőzésekből gyűjtött, idősebb, kötőszövetes tokjaikból is kiszabadult spórák esetében nagyon is előfordulhat.

Nem találtunk a vese melanomakrofa centrumába zárt spórákat a kísérlet során, annak ellenére, hogy ez a jelenség a természetes módon fertőzött halak között általános (Baska, 1987). Baska szerint a spórák a sérült izomsejtek szétszakadása következtében az intermusculáris térbe jutnak, majd a fejlett plazmódiumokat a véráram a vesébe szállítja. A jelenség hiányát kísérleteinkben a spórák fiatal kora, és a kisméretű plazmódiumok alacsony spóraszámuk okozhatta.

6.2. Az actinospóra termelést befolyásoló tényezők vizsgálata a nyálkaspórások fejlődési ciklusában

Talán a fejlődési ciklusok nehéz kivitelezhetősége miatt is, de a pisztrángok kergekórjával szembeni esetleges védekezési stratégiák kidolgozása okán is, egyre több olyan vizsgálat történik a világban, melyekben a jól ismert *M. cerebralis*-t modellfajként használva különböző, az intraoligochaeta fejlődésre hatással bíró tényezőt vizsgálnak. Ezek a vizsgálatok vonatkozhatnak például a víz hőmérsékletnek, a szubsztrátnak (Blazer és mtsai, 2003; El-Matbouli és mtsai, 1999), valamint a fertőző myxospóra mennyiségnek (Stevens és mtsai, 2001) az intraoligochaeta fejlődésre gyakorolt hatására, de irányulhatnak az eltérő geográfiai régiókból származó Oligochaeta törzsek (Stevens és mtsai, 2001) nyálkaspórás fertőzés iránti fogékonyságára, illetve a fertőződéssel szembeni rezisztenciára is. A *M. cerebralis* mellett a laboratóriumban szintén jól működő *Thelohanellus hovorkai*-val is folynak már ilyen jellegű – a hőmérséklet és a fertőzéshez használt myxospóra denzitás hatására irányuló – kutatások (Liyanage és mtsai, 2003). Annak felismerése, hogy a *M. pseudodispar* is egy jól működő modellfaj, hasonló jellegű kísérletek elindítására sarkallt bennünket. Meg akartuk vizsgálni a korábbi kísérleteinkben alkalmazott 4°C actinospóra-ürítésre gyakorolt hatását is.

6.2.1. *Cyclops* spp. (kandicsrákok) actinospóra fogyasztása

Eddig egyetlen közlemény született (Chepurnaya, 1992) a myxosporea fajok spóráinak gerinctelen vízi lények általi eliminálása kapcsán. A szerző a fehér és pettyes busa kopoltyúparazitájával, a *M. pavlovskii*-val végzett vizsgálatokat. Chepurnaya még nem tudta, hogy a *M. pavlovskii*-nak is létezik egy alternatív gazdában kialakuló actinospóra stádiuma, úgy vélte, hogy a halak közvetlenül a myxospórák elfogyasztásával fertőződnek. A *Tubifex* csak a nyálkaspórás faj terjedését elősegítő gazdának tekintette, amely képes a myxospórákat az alsóbb üledékrétegekből fentebb juttatni, ezáltal azok hal általi elfogyasztását megkönnyíteni. Mégis ez a vizsgálat volt az első, amely nyálkaspórások vonatkozásában nézte a gerinctelen vízi lények esetleges szerepét a spórák eliminálása kapcsán. A szerző kerekcső (Rotatoria), ágascsapú rák (Cladocera), evezőlábú rák (Copepoda; pl. *Cyclops colensis* faj), kagylórák (Ostracoda) és puhatestű (Mollusca) fajok myxospóra fogyasztását vizsgálta. Két csigafaj vizsgálata után elvetette, hogy a csigák képesek lennének a myxospórák számának, így a fertőzés kialakulásának csökkentésére, hiszen a spórák épségben, intakt, fel nem nyílt héjjal, fonalaikat ki nem lött állapotban távoztak belőlük, csakúgy mint vizsgálataiban a *Tubifex*ekből, amely megfigyelés a mai ismeretek birtokában erősen megkérdőjelezhető. A fent felsorolt egyéb vízi lényekben – köztük a számunkra érdekes cyclops-okban is – a spórák kilövellték a fonalaikat, több esetben héjuk is szétnyílt. Saját vizsgálataink során a cyclops-okban az actinospórák elfogyasztása után már két és fél órával kilőtt spórafonalakat láttunk. Chepurnaya két órával a myxospórák elfogyasztása után szintén kilőtt fonalakat figyelt meg.

Azt, hogy kísérleteinkben a *M. pseudodispar* fertőzést nem sikerült actinospórákat fogyasztott cyclops-ok megetetésével halakra továbbvinnünk, két tényező is magyarázhatja. Lehetséges, hogy az actinospórák fertőzésre alkalmatlanná válnak, ha cyclops-ok fogyasztják el azokat, de újabb bizonyítékát is adhatja, hogy e nyálkaspórás faj támadási pontja valóban nem a halgazda belében van (50. oldal).

Chepurnaya természetes viszonyok között vizsgálta két eltérő zooplankton biomassa (9,28 és 0,2 g zooplankton/m³ víz) mellett a *M. pavlovskii* fertőzöttséget fehér busa ivadékoknál. Az előbbi denzitásértéknél kapott alacsonyabb (15-30 ciszta/kopolyúív), és az utóbbinál kapott jóval magasabb (több mint 100 ciszta/kopolyúív) fertőzöttségi ráta közötti különbséget az alacsony zooplankton denzitás mellett a halivadékoknál jelentkező detrituszzevéssel, így a myxospórák nagyobb arányú fogyasztásával magyarázta. Valójában a magas zooplankton denzitás mellett a vízi lények intenzívebb actinospóra fogyasztása miatt jelentkező alacsonyabb fertőzöttséggel találkozhatott.

Egy esetleges védekezési stratégiaként már Chepurnaya is felvetette a *Tubifex* állomány csökkentését a halastavakban, pl. pontyok betelepítésével, bár ő ezzel még nem a nyálkaspórák faj alternatív gazdáinak eltávolítását, ezáltal a fejlődési ciklus megszakítását célozta meg, csupán a *Tubifexek* fent említett fertőzést elősegítő, azt megkönnyítő szerepét kívánta kiküszöbölni. Szintén téves következtetésből kiindulva, a myxospórák eliminálása okán vetette fel a zooplankton sűrűség növelését a tavakban.

Az ötletet a mi vizsgálatainkhoz csupán az adta, hogy kísérleti edényeinkben több alkalommal – a főzéssel sterilizált iszap használata ellenére is – vízi lények elszaporodását tapasztaltuk (pl. cyclops-okét, rotatoria-két, ostracoda-két), és sok esetben sérült, összegyűrt nyúlványú, és a kísérleti beállításnak ellentmondóan nagyon kisszámú actinospórákat észleltünk csak az edények vizének szűrletében. Az actinospórák cyclops-ok (és nagy valószínűséggel más hasonló vízi lények) általi elfogyasztása azonban a laboratóriumi kísérleteken túlmutatóan akár a természetben is hasznosítható lehetőségeket rejthet magában. Így például bizonyos nyálkaspórák fajok okozta halfertőzések csökkentését magas zooplankton biomassa fenntartásával lehetne elérni halgazdászági tavakban.

Abban a kísérletünkben, amelyben az actinospórák számának csökkenését lyuklemezeken vizsgáltuk, a cyclops-okat nem tartalmazó kontroll mélyedésekben is az actinospórák számának csökkenését (26 TAM/csepp vízről 15 TAM/csepp vízre) tapasztaltuk 22 óra elteltével ([6. táblázat, A](#)). A spórák leülepedése és a műanyag lyuklemez falához való „tapadásuk” okozhatta a csökkent mennyiségű actinospóra észlelést a kontroll mélyedésekben. De egy nap után a spórák egy része már akár természetes úton is elbomolhatott a vízben.

6.2.2. Hőmérséklet és az oligochaeták fertőzéséhez használt myxospórák mennyisége

A fertőzési hőmérséklet növekedésével egyre rövidebb ideig tartott az intraoligochaeta fejlődés a *M. pseudodispar*-nál. A legmagasabb fertőzési hőmérsékleten a 30 napnál korábban kezdődő actinospóra kibocsátás rendkívül rövid intraoligochaeta fejlődést mutat. Az intraoligochaeta fejlődés időtartamát a legtöbb szerző 2-4 hónapra teszi ([47. oldal](#)). A *M. cerebralis*-szal végzett kísérletes vizsgálatokban tudomásunk szerint a legrövidebb időtartam 74 nap ([Gilbert és Granath, 2001](#)), saját kísérleteinkben a *M. intimus* fajnál 37, illetve 58 nap ([Rácz és mtsai, 2004](#)) volt. [Blazer és mtsai \(2003\)](#) a *M. cerebralis*, [Liyange és mtsai \(2003\)](#) a *Thelohanellus hovorkai* esetében állapították meg, hogy az actinospóra stádiumok fejlődéséhez a vizsgált vízhőmérsékleti tartományon belül magasabb hőmérsékleten rövidebb idő szükséges, és korábban jelennek meg a vízben az actinospórák.

A spóraürítés a 23°C-on fertőzött férgéknél rövidebb ideig tartott, mint a 19°C-on fertőzötteknél ([35. ábra](#)). Ennek két magyarázata lehetséges. Egyrészt a fertőzési hőmérséklet magában is okozhat különbséget a spóraürítés időtartamában: egy *M. cerebralis*-szal végzett kísérletben a hőmérséklet emelkedésével az actinospórák kibocsátása rövidebb ideig tartott ([Blazer és mtsai, 2003](#)). Másrészt a 4°C-ra helyezéssel fellépő hőstressz szintén a spóraürítési időtartamok különbségéhez vezethet. Egy *M. cerebralis*-szal végzett kísérletben a faj fejlődéséhez 15°C-os (optimális) vízhőmérsékletet alkalmaztak ([El-Matbouli és mtsai, 1999](#)) a fertőzéshez. Az actinospóra ürítést magasabb hőmérsékleten (20-30°C) vizsgálva az ürítés gyorsan megszűnt (4-15 nap), alacsonyabb hőmérsékleten (5-10°C) a vizsgálat végéig (64 napig) folytatódott ([El-Matbouli és mtsai, 1999](#)). E faj esetében a 4°C-os hőmérséklet valószínűleg nem jelentős hőstressz. A *M.*

pseudodispar intraoligochaeta fejlődésének hőmérsékleti optimuma pontosan nem ismert, de feltételezéseink szerint magasabb, mint a hűvösebb vizekben élő *M. cerebralis*-é. A *M. cerebralis* myxospórákkal fertőzött *T. tubifex*-ekből 20°C-os hőmérsékleten nem tudtak actinospóra termelést kimutatni, illetve a 20°C feletti vízhőmérséklet az actinospóra stádiumok fejlődését gátolta, egyes esetekben letális hatású volt (Blazer és mtsai, 2003; El-Matbouli és mtsai, 1999). A *M. intimus*-szal végzett kísérletünkben (48-49. oldal; Rácz és mtsai, 2004) az alacsony hőmérséklet actinospóra-kibocsátást gátló/késleltető hatását tapasztaltuk. Mivel a különböző kezelési hőmérsékletek esetében a 4°C-os hőstressz különböző ideig tartott, ezért nem tudtuk szétválasztani a fertőzési és a 4°C-os vizsgálati hőmérséklet hatását az actinospórák kibocsátásának időtartamára, így eredményeinket mind a két tényező befolyásolhatta.

Az azonos fertőzési hőmérsékleten fertőzött férgek alacsonyabb myxospóra fertőzési sűrűséggel fertőzve később kezdtek el actinospórákat üríteni. Alacsonyabb hőmérsékleten fertőzve jelentősen kisebb különbséget találtunk a fertőzési sűrűség szerint az első actinospóra megjelenés idejében, mint magas hőmérsékleten fertőzve (34. ábra). Az actinospóra-kibocsátás időtartama éppen ellentétesen függött a fertőzési sűrűségektől (35. ábra): a nagyobb myxospóra sűrűséggel azonos hőmérsékleten fertőzött férgek tovább ürítették az actinospórákat. Magasabb fertőzési hőmérsékleten volt kisebb a különbség a két sűrűséggel fertőzött férgek actinospóra ürítésének időtartamában. Feltételezéseink szerint alacsonyabb hőmérsékleten fertőzve a nyálkaspórák fejlődése lassabban indul meg és tovább zajlik, mint magasabb hőmérsékleten. Elképzelhetőnek tartjuk, hogy a magasabb fertőzési sűrűséggel kezelt csoportban a myxospórák fejlődése a férgekben kevésbé szinkronizált. Ennek egyik magyarázata lehet, hogy a magas myxospóra sűrűségen fertőzött férgek hamarabb találkozhatnak myxospórákkal, és vehetik azokat fel, mint az alacsony sűrűségen fertőzöttek. A korán felvett myxospórákból gyorsabban alakulhatnak ki az első actinospórák. A magas fertőzési sűrűség miatt ugyanakkor jóval később is találhatnak még és vehetnek fel myxospórákat, szemben az alacsonyabb sűrűségű myxospórákkal fertőzött férgekkel. A később felvett spórák csak később indulnak fejlődésnek, így az actinospóra-ürítés időben elhúzódhat. Magasabb hőmérsékleten gyorsabban zajlik az intraoligochaeta fejlődés. Ezt az actinospórák korábbi megjelenése is jelzi. Az intraoligochaeta fejlődés korábban léphet a proliferációs szakaszba (20. oldal). Alacsonyabb fertőzési sűrűségen a kevesebb spóra nagyobb mértékű proliferációt (fertőzési küszöbérték, 21. oldal) mutathat, mint a magas myxospóra sűrűségen fertőzöttekbe bejutott sok spóra. A több, érett állapotba jutott actinospórának hosszabb ideig tarthat a kibocsátása is. Magasabb fertőzési hőmérsékleten a két fertőzési sűrűséggel fertőzött *Tubifexek* actinospóra ürítésének időtartama közötti különbség valószínűleg azért csökkenhetett, mert alacsony spórasűrűségen a proliferáció következtében képződött nagyobb számú spóra kibocsátásához hosszabb idő szükséges.

A prevalencia, az átlagos és a medián intenzitás együttes vizsgálatát első alkalommal használtuk *T. tubifex* férgek nyálkaspórák fertőzöttségének tanulmányozására. Mindhárom változót azon a napon mértük, amelyen kezelési csoportonként a férgek a legtöbb actinospórákat eresztették. Az 19°C-os fertőzési hőmérsékleten fertőzött *T. tubifex*-ek közül a magas myxospóra sűrűséggel fertőzöttek között nagyobb volt az actinospórák eresztő férgek aránya, mint az alacsony sűrűséggel fertőzöttek között (36. ábra). 23°C-os fertőzési hőmérsékletet alkalmazva nem volt szignifikáns különbség a két fertőzési sűrűségen fertőzött férgek között. Az alacsony myxospóra sűrűséggel fertőzött férgek prevalenciája nem különbözött a két fertőzési hőmérsékleten. A magas myxospóra sűrűséggel fertőzött *T. tubifex*-ek közül nagyobb volt az actinospórák eresztő férgek aránya azok között, melyeket alacsonyabb fertőzési hőmérsékleten fertőztünk. A kísérleti elrendezés okozhatta azt, hogy a magasabb fertőzési hőmérsékleten fertőzött férgek esetében nem látszódtott, hogy nagyobb myxospóra fertőzési sűrűség mellett, a spórák sűrűbb előfordulása miatt, több féreg képes megfertőződni. A 23°C-ról 4°C-ra helyezéssel valószínűleg nagyobb hőstresszt szenvedtek el a férgek, mint a 19°C-ról 4°C-ra helyezéssel. A nagyobb hőstressz miatt több, már korábban fertőződött és érett actinospórákat hordozó féreg szüntethette be az actinospóra ürítését a csúcsnapig, szemben a 19°C-on fertőzött, kisebb hőstresszt elszenvedő férgekkel.

Az alacsony fertőzési hőmérsékleten két myxospóra sűrűséggel fertőzött férgek actinospóra kibocsátása nem különbözött a csúcsonapon ([37. ábra](#)). Ugyanakkor a 23°C-on fertőzött férgek közül az alacsonyabb myxospóra sűrűséggel fertőzöttek több actinospórát ürítettek, mint a magas myxospóra sűrűséggel fertőzöttek (csak marginális szignifikanciát kaptunk az átlagos intenzitások közötti különbségre, melyet az egy kiugró érték is okozhatott). Az alacsony myxospóra sűrűséggel 23°C-on fertőzött *T. tubifex* egyedek az actinospóra ürítés csúcspanján szignifikánsan több actinospórát bocsátottak ki, mint a 19°C-on fertőzöttek, mind az átlagos, mind a medián intenzitás magasabb volt. A magas myxospóra sűrűséggel fertőzött férgek között nem tapasztaltunk különbséget a két fertőzési hőmérséklet szerint. Tehát a magasabb hőmérsékleten kisebb myxospóra sűrűséggel fertőzött féreggyedekben az actinospóra fejlődési alakok közül több jutott el abba a stádiumba, amely ki tudott ürülni a csúcsonapon. Ezt okozhatta a magasabb hőmérsékleten való gyorsabb intraoligochaeta fejlődés önmagában is. Az intraoligochaeta fejlődés magasabb fertőzési hőmérsékleten való gyorsulását az actinospórák korábbi megjelenése is jelezte. Az intenzitások mégis csak az alacsony myxospóra sűrűséggel fertőzött férgek esetében különböztek a két fertőzési hőmérsékleten. Ennek egy lehetséges magyarázata, hogy az actinospóra fejlődés folyamata magasabb hőmérsékleten a felgyorsult fejlődés miatt korábban lépett az intraoligochaeta fejlődés schizogóniás („proliferációs”) szakaszába ([20. oldal](#)), amely nagyobb számú actinospóra kialakulását eredményezte egy féreggyeden belül. A fertőzés során használt alacsonyabb spórasűrűség a fertőzési küszöbérték közelében lehetett ([21. oldal](#)) és proliferálódni volt képes, szemben a magas myxospóra sűrűségen fertőzött férgek által felvett spórákkal. Alacsonyabb hőmérsékleten annyira lelassulhatott az intraoligochaeta fejlődés folyamata, hogy a proliferációig már nem jutott el, illetve annak hatása már nem érvényesülhetett, így ezen a hőmérsékleten a férgek actinospóra-ürítésében nem volt különbség.

A 4°C-os vizsgálati hőmérsékleten az actinospórák összemennyiségére vonatkozó adatok nem mutattak különbséget sem a két fertőzési hőmérséklet, sem a két myxospóra fertőzési sűrűség szerint ([38. oldal](#)). A prevalenciákban és intenzitásokban a 4°C-os vizsgálati hőmérsékleten is találtunk különbséget, ami jó példa arra, hogy önmagában az actinospórák összemennyiségéből nehéz bármilyen következtetést levonni.

Az actinospórák kezelési csoportonként ürített összemennyiségére vonatkozó vizsgálatokat szobahőmérsékleten folytatva már jelentős különbségeket tapasztaltunk. Az azonos hőmérsékleten magasabb myxospóra sűrűséggel fertőzött *T. tubifex*-ek az alacsony spórasűrűséggel fertőzött férgekhez képest 1,5-3-szor több actinospórát bocsátottak ki ([38. ábra](#)). [Liyanae és mtsai \(2003\)](#) *Thelohanelles hovorkai*-val végzett kísérletükben az azonos hőfokon magasabb myxospóra sűrűséggel fertőzött *B. sowerbyi* féregből szintén több actinospórát mutattak ki. Azonos myxospóra sűrűség mellett pedig magasabb hőmérsékleten észleltek több actinospórát. Mi szintén a legmagasabb fertőzési hőmérsékleten (27°C-on) tapasztaltuk a legtöbb actinospórát.

[Blazer és mtsai \(2003\)](#) a *M. cerebralis* esetében azonos myxospóra sűrűséggel fertőzött férgek közül 13°C-on szignifikánsan magasabb actinospóra mennyiséget állapítottak meg, mint 9°C és 17°C-on. Korábbi vizsgálatok alapján ([Wolf és Markiw, 1984](#); [El-Matbouli és Hoffmann, 1989](#)) már jól ismert volt a *M. cerebralis* faj *T. tubifex* fertőzésének hőmérsékleti optimuma (kb. 15°C). A 13°C mellett kapott legmagasabb actinospóra mennyiség arra utalhat, hogy az actinospórák fejlődéséhez a három hőmérsékleti érték közül ez volt a legkedvezőbb.

A mi kísérletünkben a 27°C-on fertőzött *T. tubifex*-ek ürítették a legtöbb actinospórát, amely utalhat arra, hogy ez a hőmérséklet volt a fertőzéshez a legkedvezőbb. Mivel az ezen a hőfokon fertőzött férgek voltak a legrövidebb ideig 4°C-on is (16 napig, szemben a 19°C-on fertőzöttek 38 és a 23°C-on fertőzöttek 23 napjával), az is lehet, hogy ezeknek a férgeknek az actinospóra fejlődése károsodott a legkevésbé, illetve regenerálódott a legkorábban, és ezért ürítették ők a legtöbb actinospórát a megfigyelés alatt. A 27°C-on fertőzött edényeknél egy jelentős spóraürítési csúcst is megfigyeltünk az ismételt spóraürítés legelején. Ezt a csúcst magyarázhatjuk azzal, hogy a kísérletünkben a legrövidebb ideig tartó hőstresszből felszabadult férgek hirtelen kiürítették azokat az actinospórákat, melyek alacsony hőfokon bennük rekedtek.

[Stevens és mtsai \(2001\)](#) *M. cerebralis*-szal végzett kísérletükben, az egy geográfiai régióból származó *Tubifex*-állományoknál nem állapítottak meg összefüggést az 50, 500 és 1000 myxospóra/*T. tubifex* fertőzési sűrűség és az ürített actinospórák száma között. Ezt azzal magyarázták, hogy az általuk alkalmazott legalacsonyabb myxospóra fertőzési sűrűség is a férgek maximális fertőzhetőségének küszöbértéke felett lehetett ([21. oldal](#)). Az egyik féregpopulációnál 45-szörös proliferációt tapasztaltak a fertőzés után 199 nappal befejeződő megfigyelésük során. Feltételezték, hogy ez még magasabb lehetett volna alacsonyabb fertőzési myxospóra sűrűséget alkalmazva. Kísérletüket végig azonos hőfokon (13-17°C-on) végezték.

Kísérletünk során – a legmagasabb hőmérsékleten alacsony spórasűrűséggel fertőzött kezelési csoport férgeinek alacsony értékű (1,43) proliferációját leszámítva – nem tapasztaltunk proliferációt. Ennek több oka is lehet: nem tudjuk, hogy mennyi myxospórát vettek fel a férgek ténylegesen; mennyi volt képes közülük fejlődésnek indulni; nem ismerjük a hőstressz pontos hatását az actinospóra fejlődésre; az actinospóra kibocsátást nem a férgek teljes élettartama alatt, hanem 337 napig követtük nyomon. Attól, hogy a proliferációs értékek nem utaltak proliferációra, az minden bizonnyal lezajlott ([El-matbouli és mtsai, 1998](#)), de legalábbis elkezdődött a *T. tubifex*-ekben. A 4°C-os vizsgálati hőmérsékleten kapott eredményeinket több ízben is az alacsony myxospóra fertőzési sűrűség mellett meginduló proliferációval indokoltuk. Az ismételt spóraürítést vizsgálva éppen egy alacsony myxospóra sűrűséggel fertőzött kezelési csoportban találtunk proliferációt. Véleményünk szerint a hőstressz negatív hatást fejtett ki az actinospóra-képződés folyamatára, mely az ismételt spóraürítés során mutatkozott csak meg, ezért nem észleltünk proliferációt minden csoportban.

A jövőben, az ilyen típusú vizsgálatok miatt lényeges lenne megoldani, hogy pontosan tudjuk, hogy mennyi myxospóra jutott be a férgekbe.

6.3. Oligochaetákból nyert actinospóra stádiumok vizsgálata

6.3.1. Észtországi vizek oligochaeta faunájának nyálkaspórák fertőzöttsége

Az észtországi vizekből kimutatott két, morfológiailag a *M. pseudodispar* és *M. macrocapsularis* fajok actinospóra stádiumára hasonlító típus mellett a harmadik, méreteiben az irodalomban eddig leírt típusoktól különböző TAM külön is érdekes volt. Az azonos körülmények között tartott, egy tó ugyanazon területéről származó, tehát ugyanazokkal a myxospórákkal szennyezett iszappal ellátott 15 oligochaeta faj közül ugyanis csak a *T. tubifex*-ek ürítették ezt a típusú TAM-ot. Valószínűleg a többi faj nem alkalmas alternatív gazdája a tó nyálkaspórák parazitájának.

Észtországból ([Tassa, 1966](#); [Tell, 1966, 1974, 1978](#)) 17, a *Chloromyxum*, *Henneguya*, *Myxidium* és *Myxobolus* génuszokba tartozó nyálkaspórák fajt mutattak ki. A *M. macrocapsularis* és *M. pseudodispar* nem volt közöttük, mégsem zárható ki talált típusaink ezekkel való azonossága, hiszen a szomszédos Oroszországból már leírásra kerültek korábban ([Shulman, 1966](#)) ezek a fajok.

Vizsgálatunk ismételt bizonyítékul szolgált a szállítás során jelentkező, elsősorban a hőmérséklet-változással kiváltott stresszhatás létezésére ([Szekely és mtsai, 2000, 2002b](#)). Miután férgeink a rövid észtországi vizsgálati idő alatt nem, vagy csak alig ürítettek spórákat, a szállításuk után hirtelen elkezdtek, illetve fokozták actinospóra kibocsátásukat.

6.3.2. Hazai vizsgálatok az oligochaeták nyálkaspórák fertőzöttségére

6.3.2.1. Temperáltvízű halgazdaság, Százhalombatta

A legtöbb hasonló jellegű, így a külföldi felmérések többsége is a gyűjtött férgek egyszeri és rövid idejű vizsgálatára épült ([Xiao és Desser, 1998a, b, c](#)), más vizsgálatokban a gyűjtött oligochaeták spóraürítésének hosszabb idejű megfigyelésére került sor ([El-Mansy és mtsai, 1998b](#),

c). A mi vizsgálatunkhoz hasonlóan a gyűjtött férgeket szintén négy héten keresztül vizsgálta [Xiao és Desser \(1998a, b, c\)](#) a kanadai Sasajewun tóból, és egy-egy általunk is talált actinospóra típus, a neoactinomyxon, az aurantiactinomyxon és az antonactinomyxon esetében 0,03, 0,02 és 0,14%-os prevalenciát állapítottak meg. [Özer és mtsai \(2002\)](#) egy észak-skóciai lazacfarmon két éven át vizsgálták a fertőzöttséget, és összességében 2,9%-os értéket tapasztaltak, amely azonban egy-egy actinospóra típusra szétbontva csupán 0,001-0,9% közötti értéknek felelt meg.

Az általunk vizsgált halgazdaság, mely egy halparazitológiai szempontból meglehetősen jól tanulmányozott gazdaságnak tekinthető, lehetőséget nyújtott a talált actinospóra stádiumoknak egy korábbi ([El-Mansy és mtsai, 1998b](#)) felmérés alkalmával leírt stádiumokkal való összehasonlítására, és alapot nyújt a már ismert myxospóra stádiumokkal való összevetésére. [El-Mansy és mtsai \(1998b\)](#) vizsgálatuk során rendkívül magas prevalenciákat állapítottak meg. Így például a *Branchiurák* raabeia fertőzöttsége az adott év bizonyos szakaszában a 98%-ot is elérte. A fenti szerzők azonban a begyűjtött oligochaetákat, szemben a mi egy hónapos megfigyelésünkkel, három hónapig folyamatosan vizsgálták. A halgazdaságból gyűjtött *Branchiurák* júniusban mért 48,4%-os fertőzöttsége a korábban felsorolt tanulmányokhoz képest ugyancsak magas értéknek felel meg, még akkor is, ha ez az érték a férgek három különböző actinospóra típusúval való fertőzöttségét jelenti. Az ekkor megvizsgált 31 féregből ugyanis 6 (19,3%) aurantiactinomyxon, 6 (19,3%) neoactinomyxon és 3 (9,6%) guyenotia spórákat ürített.

A halgazdaságban áprilistól szeptemberig gyűjtve a mintákat, folyamatos fertőzöttséget tapasztaltunk. A halgazdasági adatok alapján feltűnő, hogy a triactinomyxon, aurantiactinomyxon, neoactinomyxon és guyenotia fertőzöttség a vizsgálati időszakban végig jelen volt, míg a raabeia és antonactinomyxon fertőzöttség ritkábban mutatkozott meg.

A halgazdaságból származó actinospórák többségét nem sikerült morfológiai karakterek alapján az öt évvel korábbi felmérésből származókkal azonosítani. Az actinospóra típusok számának emelkedése ellentmond [El-Mansy és mtsai \(1998b\)](#) megállapításának, hogy az általunk talált 28 actinospóra típus jó egyezést mutat a gazdaság halaiból kimutatott myxospórák számával. Egy Magyarországról első ízben kimutatott típus, az antonactinomyxon felfedezése azt sejteti, hogy lehetnek még a halgazdákban nem ismert nyálkaspórás fajok is a területen. Ebben a vonatkozásban különösen a kevésbé tanulmányozott *Zschokkella* fajok jöhetnek szóba, ugyanis [Uspenskaya \(1995\)](#) vizsgálatai szerint a nyolc spóra összekapcsolódásával alkotott actinospóra forma, a siedleckiella, egy *Zschokkella*-faj actinospórájának felel meg.

Egyetértve [Kent és mtsai \(1994\)](#) véleményével nem tartottuk szükségesnek, hogy a myxospóra pár ismerete nélkül új gyűjtőcsoportot kreáljunk az általunk talált nyolcas spóraformának, holott az morfológiailag csak közelinek tűnik az antonactinomyxonokkal, de bizonyos karakterei (a kapcsolódás módja) el is különítik a gyűjtőcsoport eddig ismert két tagjától.

Álláspontunkat megtartva nem fogadtuk el [Oumouna és mtsai \(2003\)](#) véleményét, akik az [El-Mansy és mtsai \(1998b\)](#) által erről a területről kimutatott neoactinomyxonokat inkább egy újonnan kreált csoportba ([Hallett és mtsai, 1999](#)), az endocapsák közé sorolnák. Mi is a neoactinomyxonok közé soroltuk be az [El-Mansy és mtsai \(1998b\)](#) által korábban leírt típusokra emlékeztető típusainkat.

Az egyes actinospórák halgazdából ismert myxospóra formájával való azonosítására csak kísérletes fertőzésekkel, illetve molekuláris munkával nyílik lehetőség. Erre lehetőséget teremtve valamennyi itt ismertetett actinospórát eltettük egy későbbi molekuláris vizsgálat céljából.

6.3.2.2. A Tisza tiszafüredi szakasza

A *B. sowerbyi* férgek actinospóra-fertőzöttségének tekintetében a TEHAG és a Tisza folyó tiszafüredi szakasza között szembevetendő különbség mutatkozott. A *Branchiurák* tógazdasági, esetenként közel 50%-os fertőzöttségével szemben a Tisza tiszafüredi szakaszán a fertőzöttség prevalenciája csak 0,9%-nak bizonyult, annak ellenére, hogy erről a szakaszból közel háromszor annyi *Branchiurát* sikerült gyűjtenünk, mint a gazdaságból. Bár az eredményekből könnyen arra a következtetésre juthatnánk, hogy az alacsonyabb fokú fertőzöttség a myxospórák nagyobb arányú

szétszóródása, kevésbé koncentráltan való előfordulása miatt alakul ki, a kisebb oligochaeták esetében a tétel nem igazolódik, sőt ellentétes tendencia érvényesül, ugyanis a 0,26%-os (6/2302) tógazdasági prevalenciával szemben a folyóvízben 1,7% (2/117)-os prevalencia értéket mértünk.

Az actinospóra fertőzöttség szezonális előfordulására, környezeti tényezőktől való függésére (pl. alacsonyabb vízhőmérséklet) csak hosszabb megfigyelés után vonhatnánk le megbízható következtetéseket. Ennek ellenére megjegyzésre érdemes, hogy a vizsgált folyószakaszban szeptembertől novemberig tartó vizsgálati időszak alatt csak szeptemberben mutattunk ki fertőzöttséget, s actinospóra kibocsátást a következő év március-április hónapjaiban sem észleltünk.

Mindazonáltal a Tiszáról kapott eredmények, mint egy eddig nyálkaspórák fertőzöttség szempontjából nem vizsgált biotópból származó adatok, fontosnak tekinthetőek. Az itt gyűjtött spórák összegyűjtésével szintén lehetőséget teremtettünk a molekuláris vizsgálatra.

Mivel az én munkámnak nem képezte részét a molekuláris biológiai vizsgálat, így ennek eredményét sem ismertetem. A molekuláris biológiai eredményekről Letenyei Márta és Marton Szilvia, a Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Kar Zoológiai Intézetének hallgatói, 2004-ben sikeresen megvédett közös szakdolgozatban számoltak be.

7. IRODALOM

- Anderson, C. L., Canning, E. U. & Okamura, B. (1998): A triplblast origin for Myxozoa? *Nature*, **392**: 346.
- Anderson, C. L., Canning, E. U. & Okamura, B. (1999): Molecular data implicate bryozoans as hosts for PKX (Phylum Myxozoa) and identify a clade of bryozoan parasites within the Myxozoa. *Parasitology*, **119**: 555-561.
- Anderson, C. L., Canning, E. U., Schäfer, S. M., Yokoyama, H. & Okamura, B. (2000): Molecular confirmation of the life cycle of *Thelohanellus hovorkai* Achmerov, 1960 (Myxozoa: Myxosporea). *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **20**: 111-114.
- Andree, K. B., Gresoviac, S. J. & Hedrick, R. P. (1997): Small subunit ribosomal RNA sequence unite alternate actinosporean and myxosporean stages of *Myxobolus cerebralis*, the causative agent of whirling disease in salmonid fish. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **44**: 208-215.
- Auerbach, M. (1910): Die Sporenbildung von Zschokkella und das System der Myxosporidien. *Zool. Anz.*, **35**: 240-256.
- Bartholomew, J. L., Fryer, J. L. & Rohovec, J. S. (1992): *Ceratomyxa shasta* infections of salmonid fish. In: Proceedings of the OJI International Symposium on Salmonid Diseases. Hokkaido University Press, Sapporo, p. 267-275.
- Bartholomew, J. L., Whipple, M. J., Stevens, D. G. & Fryer, J. L. (1997): The life-cycle of *Ceratomyxa shasta*, a myxosporean parasite of salmonids, requires a freshwater polychaetes as an alternate host. *J. Parasitol.*, **83**: 859-868.
- Baska F. (1987): Histological studies on the development of *Myxobolus pseudodispar* Gorbunova, 1936 in the roach (*Rutilus rutilus*). *Acta Vet. Hung.*, **35**: 251-257.
- Benajibe, M. H. & Marques, A. (1993): The alternative of actinosporidian and myxosporidian sporul forms in the development of *Myxidium giardi* (parasite of *Anguilla anguilla*) through oligochaetes. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **13**: 100-103.
- Blazer, V. S., Waldrop, T. B., Schill, W. B., Densmore, C. L. & Smith, D. (2003): Effects of water temperature and substrate type on spore production and release in eastern *Tubifex tubifex* worms infected with *Myxobolus cerebralis*. *J. Parasitol.*, **89**: 21-26.
- Brinkhurst, R. O. (1963): A guide for the identification of British aquatic oligochaeta. Freshwater Biological Association, Scientific Publication No. 22, 50 pp.
- Burtle, G. J., Harrison, L. R. & Styer, E. L. (1991): Detection of a triactinomyxid myxozoan in an oligochaete from ponds with proliferative gill disease in channel catfish. *J. Aquat. Anim. Health*, **3**: 281-287.
- Bütschli, O. (1882): Myxosporidia. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. *Protozoa*, vol. **1**: pp. 590-603.
- Caullery, M. & Mesnil, F. (1904): Sur un type nouveau (*Sphaeractinomyxon štolci* ng, nsp) d'Actinomyxidies et son développement. *CR Soc. Biol. (Paris)*, **56**: 408-410.
- Caullery, M. & Mesnil, F. (1925): Recherches sur les Actinomyxidies. I. *Sphaeractinomyxon štolci* C. et M. *Arch. f. Protistenkunde*, **6**.
- Cannon, Q. & Wagner, E. (2003): Comparison of discharge mechanisms of cnidarian cnidae and myxozoan polar capsules. *Reviews in Fisheries Science*, **11**: 185-219.
- Chepurnaya, A. G. (1992): Role of aquatic invertebrates in the elimination of spores of *Myxobolus pavlovskii* (Achmerov, 1954) (Myxosporea, Myxobolidae), parasite of silver carp. *Ecological Parasitol.*, **1**: 150-153.
- Current, W. L. (1978): Comparative study of the ultrastructure of interlamellar and intralemmellar types of *Henneguya exilis* Kudo (Myxosporidia) in *Fundulus kansae*. Ultrastructure of plasmodium wall and sporogenesis. *J. Protozool.*, **25**: 56-65.
- Current, W. L., Janovy, J. Jr. & Knight, S. A. (1979): *Myxosoma funduli* Kudo (Myxosporida) in *Fundulus kansae*. Ultrastructure of plasmodium wall and sporogenesis. *Ibid.*, **26**: 574-584.
- Csaba Gy.(1976): An unidentifiable extracellular sporozoan parasite from the blood of the carp. *Parasitol. Hung.*, **9**: 21-24.

- Davis, H. S. (1917): Myxosporidia of Beafort region. A systematic and biological study. *Bull. U. S. Bur. Fish*, **35**: 203-243.
- Diamant, A. (1997): Fish-to-fish transmission of a marine myxosporean. *Dis. Aquat. Org.*, **30**: 99-105.
- Doflein, F. (1898): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. *Zool. Jahrb. Anat.*, **11**: 281-350.
- Dogiel, V. A. (1965): General parasitology. 2nd ed. Oxford University Press, p. 580.
- Dujardin, M. F. (1845): Historie naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris, p. 644.
- Dyková, I. & Lom, J. (1988): Review of pathogenic Myxosporeans in intensive culture of carp (*Cyprinus carpio*) in Europe. *Folia Parasitol.*, **35**: 289-307.
- El-Mansy, A. (2001): First record of actinosporean stages of fish myxosporean (Myxozoa: Myxosporea) in Egypt. *J. Egypt. Soc. Parasitol.*, **31**: 449-465.
- El-Mansy, A. & Molnár K. (1997a): Extrapiscine development of *Myxobolus drjagini* Akhmerov, 1954 (Myxosporea: Myxobolidae) in oligochaete alternative hosts. *Acta Vet. Hung.*, **45**: 427-438.
- El-Mansy, A. & Molnár K. (1997b): Development of *Myxobolus hungaricus* (Myxosporea: Myxobolidae) in oligochaete alternate hosts. *Dis. Aquat. Org.*, **31**: 227-232.
- El-Mansy, A., Molnár K. & Székely Cs. (1998a): Development of *Myxobolus portucalensis* (Myxosporea: Myxobolidae) in the oligochaete *Tubifex tubifex* (Müller). *Syst. Parasitol.*, **41**: 95-103.
- El-Mansy, A., Székely Cs. & Molnár K. (1998b): Studies on the occurrence of actinosporean stages of fish myxosporeans in a fish farm of Hungary, with the description of triactinomyxon, raabeia, aurantiactinomyxon and neoactinomyxon types. *Acta Vet. Hung.*, **46**: 259-284.
- El-Mansy, A., Székely Cs. & Molnár K. (1998c): Studies on the occurrence of actinosporean stages of myxosporeans in Lake Balaton, Hungary, with the description of triactinomyxon, raabeia and aurantiactinomyxon types. *Acta Vet. Hung.*, **46**: 437-450.
- El-Matbouli, M., Fischer-Scherl, T. & Hoffmann, R. W. (1992): Transmission of *Hoferellus carassii* Achmerov, 1960 to goldfish *Carassius auratus* via an aquatic oligochaete. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **12**: 54-56.
- El-Matbouli, M. & Hoffmann, R. W. (1989): Experimental transmission of two *Myxobolus* spp. developing bisporogeny via tubificid worms. *Parasitol. Res.*, **75**: 461-464.
- El-Matbouli, M. & Hoffmann, R. W. (1992): Effect of freezing, aging and passage through the alimentary canal of predatory animals on the viability of *Myxobolus cerebralis* spores. *J. Aquat. Anim. Health*, **3**: 260-262.
- El-Matbouli, M. & Hoffmann, R. W. (1993): *Myxobolus carassii* Klokaceva, 1914 also requires an aquatic oligochaete, *Tubifex tubifex* as an intermediate host in its life cycle. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **13**: 189-192.
- El-Matbouli, M. & Hoffmann, R. W. (1998): Light and electron microscopic studies on the chronological development of *Myxobolus cerebralis* to the actinosporean stage in *Tubifex tubifex*. *Int. J. Parasitol.*, **28**: 195-217.
- El-Matbouli, M., Hoffmann, R. W. & Mandok, C. (1995): Light and electron microscopic observations on the route of the triactinomyxon-sporoplasm of *Myxobolus cerebralis* from epidermis into rainbow trout cartilage. *J. Fish. Biol.*, **46**: 919-935.
- El-Matbouli, M., McDowell, T. S., Antonio, D. B., Andree, K. B. & Hedrick, R. P. (1999): Effect of water temperature on the development, release and survival of the triactinomyxon stage of *Myxobolus cerebralis* in its oligochaete host. *Int. J. for Parasitol.*, **29**: 627-641.
- El-Matbouli, M., McDowell, T., Mukkatira, K. & Hedrick, R. P. (1998): Susceptibility of two different populations of tubificids to *Myxobolus cerebralis*. *Proceedings of Whirling Disease Symposium, 19-21 February, 1998*. Fort Collins, CO, USA, pp. 117-119.
- Eszterbauer E. (2002): Molecular biology can differentiate morphologically indistinguishable myxosporean species: *Myxobolus elegans* and *M. hungaricus*. *Acta Vet. Hung.*, **50**: 59-62.

- Eszterbauer E. (2004): Genetic relationship among gill-infecting *Myxobolus* species (Myxosporea) of cyprinids: molecular evidence of importance of tissue-specificity. *Dis. Aquat. Org.*, **58**: 35-40.
- Eszterbauer E., Benkő M., Dán Á. & Molnár K. (2001): Identification of fish parasitic *Myxobolus* (Myxosporea) species using a combined PCR-RFLP method. *Acta Vet. Hung.*, **44**: 35-39.
- Eszterbauer E., Benkő M. és Molnár K. (2002): Morfológiailag nagyon hasonló kopoltyúparazita *Myxobolus*-fajok (Myxosporea) elkülönítése restriktív fragmentum eloszlás (PCR-RFLP) módszerrel. *MÁL*, **124**: 361-366.
- Eszterbauer E., Székely Cs., Molnár K. & Baska F. (2000): Development of *Myxobolus bramae* (Myxosporea: Myxobolidae) in an oligochaete alternate host, *Tubifex tubifex*. *J. Fish Dis.*, **23**: 19-25.
- Friedrich, C., Ingolic, E., Freitag, B., Kastberger, G., Hohmann, V., Skofitsch, G., Neumeister, U. & Kepka, O. (2000): A myxozoan-like parasite causing xenomas in the brain of the mole *Talpa europea* L., 1758. *Parasitology*, **121**: 483-492.
- Gabriel, B. (1878): Über die in der Harnblase des Hechtes sich findenden Parasitischen Gebilde. *Vers. Deutsch Naturf., Arzt in Gassele*, 50-51.
- Gabriel, B. (1880): Über die in der Harnblase des Hechtes sich findenden Parasitischen Gebilde. *Sitzungsber Schles. Ges. Vaterl. Kultur. Breslau*, **57**: 188-195.
- Gilbert, M. A. & Granath, O. Jr. (2001): Persistent infection of *Myxobolus cerebralis*, the causative agent of salmonid whirling disease, in *Tubifex tubifex*. *J. Parasitol.*, **87**: 101-107.
- Granata, L. (1922): Gli Attinomissidi. *Morphologia-Sviluppo-Sistematica. Arch. f. Protistenkunde*, **50**.
- Grassé, P. P. (1970): Embranchement des Myxozoaires, In Grassé, P. P., Poisson, R. and Tuzeto, A. (eds), *precis de Zoologie, 1. Invertebrate's 2nd ed.*. Masson etice. Paris, pp. 107-112.
- Grassé, P. P. & Lavette, A. (1978): La myxosporidie *Sphaeromyxa sabrazei* et le novel embranchement de Myxosporidie (Myxozoa). *Recherches sur l'état pluricellulaire primitif et considerations phylogenetiques. Ann. Sci. Nat., Zool. (Paris)*, **2**: 193-285.
- Grossheider, G. & Körting, W. (1992): First evidence that *Hofereilus cyprini* (Doflein, 1898) is transmitted by *Nais* sp. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **12**: 17-20.
- Grossheider, G. & Körting, W. (1993): Experimental transmission of *Sphaerospora renicola* to common carp *Cyprinus carpio* fry. *Dis. Aquat. Org.*, **16**: 91-95.
- Gurley, R. R. (1893): On the classification of Myxosporidia, a group of Protozoan parasites infecting fish. *Bull. U. S. Fish Comm.*, **2**: 402-407.
- Gurley, R. R. (1894): Myxosporidia or psorosperms of fishes and the epidemics produced by them. *Rept. U. S. Fish Comm.*, **26**: 265-304.
- Hallett, S. L., Atkinson, S. D. & El-Matbouli, M. (2002): Molecular characterisation of two aurantiactinomyxon (Myxozoa) phenotypes reveals one genotype. *J. Fish Dis.*, **25**: 627-631.
- Hallett, S. L., Atkinson, S. D., Erséus, C. & El-Matbouli, M. (2004): Molecular methods clarify morphometric variation in triactinomyxon spores (Myxozoa) released from different oligochaete hosts. *Syst. Parasitol.*, **57**: 1-14.
- Hallett, S. L., Atkinson, S. D., Schöl, H. & El-Matbouli, M. (2003): Characterisation of two novel types of hexactinomyxon spores (Myxozoa) with subsidiary protrusions on their caudal processes. *Dis. Aquat. Org.*, **55**: 45-57.
- Hallett, S. L., Erséus, C. & Lester, R. J. G. (1995): An actinosporean from an Australian marine oligochaete. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **15**: 168-171.
- Hallett, S. L., Erséus, C. & Lester, R. J. G. (1997): Actinosporea from Hong Kong marine oligochaetes. In: Morton, B. (Ed.) *The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China. IV. Proceedings of the Eighth International Marine Biological Workshop on the Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China. Hong Kong, 1995. Hong Kong: Hong Kong University Press*, pp. 1-7.
- Hallett, S. L., Erséus, C. & Lester, R. J. G. (1999): Actinosporeans (Myxozoa) from marine oligochaetes of the Great Barrier Reef. *Syst. Parasitol.*, **44**: 51-59.

- Hallett, S. L. & Lester, R. J. G. (1999): Actinosporeans (Myxozoa) with four developing spores within a pansporocyst: *Tetraspora discoidea* n.g. n.sp. and *Tetraspora rotundum* n.sp. *Int. J. Parasitol.*, **29**: 419-427.
- Hallett, S. L., O'Donoghue, P. J. & Lester, R. J. G. (1998): Structure and development of a marine actinosporean, *Sphaeractinomyxon ersei*, n. sp. (Myxozoa). *J. Eukaryot. Microbiol.*, **45**: 142-150.
- Hanelt, B., Van Schyndel, D., Adema, C. M., Lewis, L. & Loker, E. S. (1996): The phylogenetic position of *Rhopalura ophiocomae* (Orthonectidea) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis. *Mol. Biol. Evol.*, **13**: 1187-1191.
- Honigberg, B. M., Balmuth, W., Bovee, E. C., Corliss, J. O., Gojdics, M., Hall, R. P., Kudo, R. R., Levine, N. D., Loeblich, A. R. Jr., Weiser, J. & Wenrich, D. H. (1964): A revised classification of phylum Protozoa. *J. Protozool.*, **1**: 7-20.
- Ikeda, I. (1912): Studies on some Sporozoan parasites of Sipunculoids. I. The life history of a new Actinomyxidian, *Tetractinomyxon intermedium* g. and sp. nov. *Arch. f. Protistenkunde*, **25**: 240-242.
- Janiszewska, J. (1953): *Siedleckiella silesica* n.g. n.sp. *Actinomyxidia* (Cnidosporidia). *Zoologica Poloniae*, **6**: 1.
- Janiszewska, J. (1955): Actinomyxidia. Morphology, ecology, history of investigations, systematics, development. *Acta Parasitol. Polon.*, **2**: 405-443.
- Janiszewska, J. (1957): Actinomyxidia II: New systematics, sexual cycle, description of new genera and species. *Zoologica Poloniae*, **8**: 3-34.
- Janiszewska, J. (1964): *Triactinomyxon astilum* sp. n. (Cnidosporidia, Actinomyxidia) in Tubifex. *Acta Parasitol. Pol.*, **12**: 97-100.
- Janiszewska, J. & Krztoń, M. (1973): *Raabeia furciligera* sp. n. (Cnidosporidia, Actinomyxidia) from the body cavity of *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, 1862. *Acta Protozool.*, **12**: 165-167.
- Jurine, L. L. (1825): Historie des poissons du lac Lemman. *Mem. Soc. Phys. His. Nat.*, Vol. **3**.
- Kent, M. L., Andree, K. B., Bartholomew, J. L., El-Matbouli, M., Desser, S. S., Delvin, R. H., Feist, S. W., Hedrick, R. P., Hoffmann, R. W., Khattra, J., Hallett, S. L., Lester, R. J. G., Longshaw, M., Palenzuela, O., Siddall, M. E. & Xiao, C. (2001): Recent advances in our knowledge of the Myxozoa. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **48**: 395-413.
- Kent, M. L. & Lom, J. (1999): Can a new species of myxozoa be described solely on their actinosporean stage? *Parasitol. Today*, **15**: 472-473.
- Kent, M. L., Margolis, L. & Corliss, J. O. (1994): The demise of a class of protists: taxonomic and nomenclatural revisions proposed for the protist phylum *Myxozoa*, Grassé 1970. *Can. J. Zool.*, **72**: 932-937.
- Kent, M. L., Whitaker, D. J. & Margolis, L. (1993): Transmission of *Myxobolus arcticus* Pugachev and Khokhlov, 1979, a myxosporean parasite of Pacific salmon, via a triactinomyxon from the aquatic oligochaete *Stylodrilus heringianus* (Lumbriculidae). *Can. J. Zool.*, **71**: 1207-1211.
- Koller, E. (1994): Verbreitung von Actinosporea in zwei Salmoniden-Teichwirtschaften. Thesis, University of Munich, 99 pp.
- Kovács-Gayer É., Csaba Gy., Békési L., Bucsek M., Szokolcai J. & Molnár K. (1982): Studies on the protozoan etiology of swimbladder inflammation in common carp fry. *Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol.*, **2**: 22-24.
- Kovács-Gayer É., Rátz F., Baska F. & Molnár K. (1987): Light and electron microscopic studies on various developmental stages of *Hoferellus cyprini* (Doflein, 1898). *Eur. J. Protistol.*, **23**: 165-192.
- Koprivnikar, J. & Desser, S. S. (2002): A new form of raabeia-type actinosporean (Myxozoa) from the oligochaete *Uncinaiis uncinata*. *Folia Parasitol.*, **49**: 89-92.
- Køie, M. (2000): First record of an actinopsorean (Myxozoa) in a marine polychaete annelid. *J. Parasitol.*, **86**: 871-872.

- Køie, M. (2002): Spirorchid and serpulid polychaetes are candidates as invertebrate hosts for Myxozoa. *Folia Parasitol.*, **49**: 160-162.
- Køie, M. (2004): *Ellipsomyxa gobii* (Myxozoa: Ceratomyxidae) in the common goby *Pomatoschistus microps* (Teleostei: Gobiidae) uses *Nereis* spp. (Annelida: Polychaeta) as invertebrate hosts. *Folia Parasitol.*, **51**: 14-18.
- Kudo, R. R. (1919): Studies on Myxosporidia: A synopsis of genera and species of Myxosporidia. *III: Biol. Monograf.*, **5**: 1-256.
- Kudo, R. R. (1933): A taxonomic consideration of Myxosporidia. *Traps. Am. Microsc. Soc.*, **52**: 192-216.
- Lester, B., Hallett, S., El-Matbouli, M. & Canning, E. (1999): Can a new species of myxozoa be described solely on their actinosporean stage. Reply. *Parasitol. Today*, **15**: 508.
- Lester, R. J. G., Hallett, S. L., El-matbouli, M. & Canning, E. U. (1998): The case for naming actinosporeans using the Zoological Code. *Parasitol. Today*, **14**: 476-477.
- Levine, N. D., Crolliss, J. O., Cox, F. E. G., Derous, G., Grain, J., Honigberg, B. M., Leedale, G. F., Loeblich, A. É., Lom, J., Lynn, D., Meinfield, E. G., Page, F. C., Poljansky, G., Sprague, V., Varva, J. & Wallace, F. G. (1980): A newly classification of the Protozoa. *J. Protozool.*, **27**: 37-58.
- Lieberkühn, L. (1854a): Notice sur les psorospermies. *Bull. Acad. Roy., Belg.*, **21**: 21-23.
- Lieberkühn, L. (1854b): Sur les psorospermies. *Ibid.*, **21**: 160-168.
- Lieberkühn, L. (1855): Les psorospermies des Poissons, Mem. Cour. Et mem, sav, etrang. *Tbid.*, **26**: 36-38.
- Lin, D., Hanson, L. A. & Pote, L. M. (1999): Small subunit ribosomal RNA sequence of *Henneguya exilis* (Class Myxosporea) identifies the actinosporean stage from an oligochaete host. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **46**: 66-68.
- Liyanage, Y. S., Yokoyama, H. & Wakabayashi, H. (2003): Dynamics of experimental production of *Thelohanellus hovorkai* (Myxozoa: Myxosporea) in fish and oligochaete alternate hosts. *J. Fish Dis.*, **26**: 575-582.
- Lom, M. & Athur, J. R. (1989): A guideline for the preparation of species descriptions in Myxosporea. *J. Fish Dis.*, **12**: 151-156.
- Lom, J. & Dyková, I. (1992): Protozoan parasites of fishes. Elsevier, New York. p. 315.
- Lom, J. & Dyková, I. (1997): Ultrastructural features of the actinosporean phase of myxosporea (phylum Myxozoa): a comparative study. *Acta Protozool.*, **36**: 83-103.
- Lom, J., McGeorge, J., Feist, S. W., Morris, D. & Adams, A. (1997): Guidelines for the uniform characterisation of the actinosporean stages of parasites of the phylum Myxozoa. *Dis. Aquat. Org.*, **30**: 1-9.
- Lom, J. & Puytorac, P. (1965): Studies on myxosporidian ultrastructure and polar capsule development. *Protistologica*, **1**: 53-65.
- Longshaw, M., Feist, S. W., Canning, E. U. & Okamura, B. (1999): The first identification of PKX in Bryozoans from the United Kingdom - molecular evidence. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **19**: 146-148.
- Mackinnon, D. L. & Adam, D. I. (1924): Notes on *Sporozoa* parasitic in *Tubifex*. I. The life history of *Triactinomyxon* Štolc. *Quart. J. of Microsc. Science*, **68**: 187-209.
- Marques, A. (1984): Contribution à la connaissance des Actinomyxidies: ultrastructure, cycle biologique, systématique. PhD. Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France, 218. pp.
- McGeorge, J., Sommerville, C. & Wootten, R. (1997): Studies of actinosporean myxozoan stages in oligochaetes from the sediments of a hatchery where Atlantic salmon harbour *Sphaerospora truttae* infection. *Dis. Aquat. Org.*, **30**: 107-119.
- Mitchell, L. G. (1977): Myxosporidia, *In*: Kreier, J. F. (ed): Parasitic Protozoa. Vol. 4, Academic Press, New York, 115-154.
- Molnár K. (1979): Gill sphaerosporosis in the common carp and grasscarp. *Acta Vet. Sci. Hung.*, **27**: 99-133.

- Molnár K. (1980): Renal sphaerosporosis in the common carp *Cyprinus carpio* L. *J. Fish Dis.*, **11**: 489-498.
- Molnár K. (1984): Experimental evidence that Protozoans causing swimbladder inflammation in common carp (*Cyprinus carpio* L.) are stages of *Sphaerospora renicola*. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **4**: 14-15.
- Molnár K. (1988a): Presporogonic development of *Sphaerospora renicola* Dyková and Lom, 1982, in the swimbladder of the common carp, *Cyprinus carpio* L. *J. Fish Dis.*, **11**: 489-497.
- Molnár K. (1988b): Further evidence that C-blood protozoan of common carp are stages of *Sphaerospora renicola* Dyková and Lom, 1982. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **8**: 4-3.
- Molnár K. (1988c): Development of *Myxobilatus legeri* in cyprinid fishes. *Dis. Aquat. Org.*, **27**: 181-187.
- Molnár K. (1994): Comments on the host, organ and tissue specificity of fish myxosporeans and on the types of their intrapiscine development. *Parasit. Hung.*, **27**: 5-20.
- Molnár K. (2002): Site preference of myxosporean spp. on the fins of some Hungarian fish species. *Dis. Aquat. Org.*, **52**: 123-128.
- Molnár K., El-Mansy, A., Székely Cs. & Baska F. (1999a): Development of *Myxobolus dispar* Thélohan, 1895 (Myxosporea: Myxobolidae) in an oligochaete alternate host *Tubifex tubifex* (Müller). *Folia Parasitol.*, **46**: 15-21.
- Molnár K., El-Mansy, A., Székely Cs. & Baska F. (1999b): Experimental identification of the actinosporean stage of *Sphaerospora renicola* Dyková and Lom, 1982 (Myxosporea: Sphaerosporidae) in oligochaete alternate hosts. *J. Fish Dis.*, **22**: 143-153.
- Molnár K., Eszterbauer E., Székely Cs., Dán Á. & Harrach B. (2002): Morphological and molecular biology studies on intramuscular *Myxobolus* spp. of cyprinid fish. *J. Fish Dis.*, **25**: 643-652.
- Molnár K., Fischer-Scherl, T., Baska F. & Hoffmann, R. (1989): Hoferellosis in goldfish *Carassius auratus* and gibel carp *Carassius auratus gibelio*. *Dis. Aquat. Org.*, **7**: 89-95.
- Molnár K. & Kovács-Gayer É. (1985): The pathogenicity and development within the host fish of *Myxobolus cyprini* Doflein, 1898. *Parasitology*, **90**: 549-555.
- Molnár K. & Kovács-Gayer É. (1986): Experimental induction of *Sphaerospora renicola* (Myxosporea) infection in common carp (*Cyprinus carpio*) by transmission of SB- protozoan. *J. Appl. Ichthyol.*, **2**: 214-217.
- Molnár K. & Székely Cs. (1999): *Myxobolus* infection of the gills of common bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton and in the Kis-Balaton reservoir, Hungary. *Acta Vet. Hung.*, **47**: 419-432.
- Müller, J. (1841): Über Psorospermien. *Arch. Anat. Physiol. Uwissensch. Med.*, **5**: 477-496.
- Naville, A. (1930): Le cycle chromosomique d'une nouvelle Actinomyxidie: *Guyenotia sphaerulosa* n.g. n.sp. *Quart. J. Microsc. Sci.*, **73**: 545-575.
- Negredo, C. & Mulcahy, M. F. (2001): Actinosporean infections in oligochaetes in a river system in southwest Ireland with description of three new forms. *Dis. Aquat. Org.*, **46**: 67-77.
- Noble, E. R. (1944): Life cycles in myxosporidia. *Quart. Rev. Biol.*, **19**: 213-235.
- Ormierès, R. (1968): A propos de deux parasites d'oligochaetes de Besse: *Diaspora* (Coccidiomorpha Doflein, 1801) et *Aurantiactinomyxon* (*Actinomyxidia stolc*, 1899). *Ann. St. Biol. Besse Chandesse*. **3**: 185-191.
- Ormierès, R. & Frézil, J. L: (1969): *Aurantiactinomyxon eiseniella* n. sp., actinomyxidie parasite d'*Eiseniella tetraedra* Sav., (Oligochaeta-Lumbricidae). *Protistologica*, **5**: 137-144.
- Oumouna, M., Hallett, S. L., Hoffmann, R. W. & El-Matbouli, M. (2003): Seasonal occurrence of actinosporeans (Myxozoa) and oligochaetes (Annelida) at a trout hatchery in Bavaria, Germany. *Parasitol. Res.*, **89**: 170-184.
- Özer, A. & Wootten, R. (2000): The life cycle of *Sphaerospora truttae* (Myxozoa: Myxosporea) and some features of the biology of both the actinosporean and myxosporean stages. *Dis. Aquat. Org.*, **40**: 33-39.

- Özer, A., Wootten, R. & Shinn, A. P. (2002): Survey of actinosporean types (Myxozoa) belonging to seven collective groups found in a freshwater salmon farm in Northern Scotland. *Folia Parasitol.*, **49**: 189-210.
- Pihu, E. (1996): Fishes, their biology and fisheries management in Lake Peipsi. *Hydrobiologia*, **338**: 163–172.
- Pihu, E. (1998): Fishes and fisheries management in Lake Võrtsjärv. *Limnologica*, **28**: 91–94.
- Podlipaev, S. A. (1974a): Polysaccharides in some myxosporidian spores. 6th All-Union Conference of diseases and parasites of fishes. Moscow, p. 185-187 (oroszul).
- Podlipaev, S. A. (1974b): Polysaccharides in spores of myxosporidian of family Myxobolidae. *Parasitologiya (Leningrad)*, **8**: 535-544 (oroszul).
- Podlipaev, S. A. & Shulman, S. S. (1978): The nature of the iodoplous vacuole in Myxosporidia. *Acta Protozool.*, **17**: 109-124.
- Pote, L. M., Hanson, L. A. & Shivaji, R. (2000): Small subunit ribosomal RNA sequences link the cause of proliferative gill disease in channel catfish to *Henneguya* n. sp. (Myxozoa: Myxosporea). *J. Aquat. Anim. Health*, **12**: 230-240.
- Pote, L. M. & Waterstrat, P. (1993): Motile stage of *Aurantiactinomyxon* sp. (Actinosporea: Triactinomyxidae) isolated from *Dero digitata* found in channel catfish ponds during outbreaks of proliferative gill disease. *J. Aquat. Anim. Health*, **5**: 213-218.
- Rácz O. Z., Székely Cs. & Molnár K. (2004): Intraoligochaete development of *Myxobolus intimus* (Myxosporea: Myxobolidae), a gill myxosporean of the roach (*Rutilus rutilus*). *Folia Parasitol.*, **51**: 199-207.
- Rácz O. Z. & Timm, T. (2002): First report on the occurrence of actinosporean stages of fish myxosporeans (Myxozoa, Myxosporea) in Estonia. *Acta Parasitol.*, **47**: 190-195.
- Reiczigel J. & Rózsa L. (2001): Quantitative Parasitology 2.0. Budapest. Distributed by the authors.
- Roubal, F. R., Hallett, S. L. & Lester, R. J. G. (1997): First record of triactinomyxon actinosporean in marine oligochaete. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.*, **17**: 83-85.
- Rózsa L., Reiczigel J. & Majoros G. (2000): Quantifying parasites in samples of hosts. *J. Parasitol.*, **86**: 228-232.
- Ruidisch, S., El-Matbouli, M. & Hoffmann, R. W. (1991): The role of tubificid worms as an intermediate host in the life cycle of *Myxobolus pavlovskii* (Achmerov, 1954). *Parasitol. Res.*, **77**: 663-667.
- Schlegel, M., Lom, J., Stechmann, A., Bernhard, D., Leipe, D., Dyková, I. & Sogin, M. L. (1996): Phylogenetic analysis of complete small subunit ribosomal RNA coding region of *Myxidium lieberkuehni*: Evidence that Myxozoa are metazoa and related to Bilateralia. *Arch. f. Protistenkunde*, **147**: 1-9.
- Shulman, S. S. (1966): Myxosporidii fauny SSR. Izdatel'stvo Nauka. Moscow-Leningrad. English translation 1998: Myxosporidia of the USSR: Amerind Publ. Co. Pvt. Ltd., New Delhi. p. 631.
- Siddal, M. E., Martin, D. S., Bridge, D., Desser, S. S. & Cone, D. K. (1995): The demise of a phylum of protists: phylogeny of the Myxozoa and other parasitic cnidaria. *J. Parasitol.*, **81**: 961-967.
- Siddal, M. E. & Whiting, M. F. (1999): Long-branch abstractions. *Cladistics*, **15**: 9-24.
- Smothers, J. F., von Dohlen, C. D., Smithand, L. H. & Spall, R. D. (1994): Molecular evidence that the myxosporean protists are metazoans. *Science*, **265**: 1719-1721.
- Sprague, V. (1969): Need for drastic revision of classification of subphylum Amoebogena. *Prog. Protozool. Proc. IV, Int. Congr. Protozool.*, **3**: 372.
- Sprague, V. (1982): Microspora. In: Synopsis and classification of living organisms (Ed. S. P. Parker), McGraw-Hill, New York. 589-594.
- Stevens, R., Kerans, B. L., Lemmon, J. C. & Rasmussen, C. (2001): The effects of *Myxobolus cerebralis* myxospore dose on triactinomyxon production and biology of *Tubifex tubifex* from two geographic regions. *J. Parasitol.*, **87**: 315-321.

- Styer, E. L., Harrison, L. R. & Burtle, G. J. (1991): Experimental production of proliferative gill disease in channel catfish exposed to a myxozoan-infected oligochaete, *Dero digitata*. *J. Aquat. Anim. Health*, **3**: 288-291.
- Styer, E. L., Harrison, L. R. & Burtle, G. J. (1992): Six new species of actinomyxids from *Dero digitata*. International Workshop on Myxosporea, October 6-8, 1992, České Budějovice, Czech Republic (abstract only).
- Štolc, A. (1899): Actinomyxidies, nouveau groupe de Mesozoaires parent des Myxosporidies. *Bull. Intl. Acad. Sci. Boheme*, **22**: 1-12.
- Székely Cs. (1997): 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.*, **17**: 81-82.
- Székely Cs., Avenant-Oldewage, A. & Molnár K. (2004): Description of a new actinosporean type from South African freshwaters. *Dis. Aquat. Org.*, KÖZLÉSRE ELFOGADVA
- Székely Cs., El-Mansy, A., Molnár K. & Baska F. (1998): Development of *Thelohanellus hovorkai* and *Thelohanellus nikolskii* (Myxosporea: Myxozoa) in oligochaete alternate hosts. *Fish Pathol.*, **33**: 107-114.
- Székely Cs., Molnár K., Eszterbauer E. & Baska F. (1999): Experimental detection of the actinospores of *Myxobolus pseudodispar* (Myxosporea: Myxobolidae) in oligochaete alternate hosts. *Dis. Aquat. Org.*, **38**: 219-224.
- Székely Cs., Molnár K. & Rácz O. (2001): Complete developmental cycle of *Myxobolus pseudodispar* (Gorbunova) (Myxosporea: Myxobolidae). *J. Fish Dis.*, **24**: 461-468.
- Székely Cs., Rácz O. Z., Molnár K. & Eszterbauer E. (2002a): Development of *Myxobolus macrocapsularis* (Myxosporea: Myxobolidae) in an oligochaete alternate host, *Tubifex tubifex*. *Dis. Aquat. Org.*, **48**: 117-123.
- Székely Cs., Sitjà-Bobadilla, A. & Alvarez-Pellitero, P. (2000): First report on the occurrence of an actinosporean stage (Myxozoa) in oligochaetes from Spanish freshwaters. *Acta Vet. Hung.*, **48**: 433-441.
- Székely Cs., Urawa, S. & Yokoyama, H. (2002b): Occurrence of actinosporean stages of myxosporeans in an inflow brook of a salmon hatchery in the Mena River System, Hokkaido, Japan. *Dis. Aquat. Org.*, **49**: 153-160.
- Székely Cs., Yokoyama, H., Urawa, S., Timm, T. & Ogawa, K. (2003): Description of two new actinosporean types from a brook of Fuji Mountain, Honshu, and from Chitose River, Hokkaido, Japan. *Dis. Aquat. Org.*, **53**: 127-132.
- Tassa, S. (1966): On the parasite fauna of perch in Lake Peipsi. *In: Hydrobiology and Fisheries of Lake Peipsi-Pskov. Hydrobiological Researches*, 4, Valgus, Tallinn, p. 294-305. [oroszul, angol nyelvű összefoglalóval].
- Tell, H. (1966): On seasonal infection of fishes with gill parasites in Lake Peipsi. *In: Hydrobiology and Fisheries of Lake Peipsi-Pskov. Hydrobiological Researches*, 4, Valgus, Tallinn, p. 283-293. [oroszul, angol nyelvű összefoglalóval].
- Tell, H. (1974): Parasites of the predatory fish of Lake Võrtsjärv. *In: Biology of the Estonian Fresh-Water Organisms. Hydrobiological Researches*, 6, Tartu, p. 163-176. [oroszul, angol nyelvű összefoglalóval].
- Tell, H. (1978): Parasites of the non-predatory fishes of L. Võrtsjärv. *In: Seasonal Phenomena in Fresh-Water Biology. Hydrobiological Researches*, 7, Tartu, p. 133-145. [oroszul, angol nyelvű összefoglalóval].
- Trouillier, A., El-Matbouli, M. & Hoffmann, R. W. (1996): A new look at the life cycle of *Hofereilus carassii* in the goldfish (*Carassius auratus auratus*) and its relation to „kidney enlargement disease” (KED). *Folia Parasitol.*, **43**: 173-187.
- Thélohan, P. (1892): Observation sur les myxosporidies et essai de classification de ces organismes. *Bull. De la Soc. Phil. De Paris*, **4**: 165-178.
- Thélohan, P. (1895): Recherches sur les Myxosporidies. *Bull. Sci. Fr. Belg.*, **26**: 100-394.

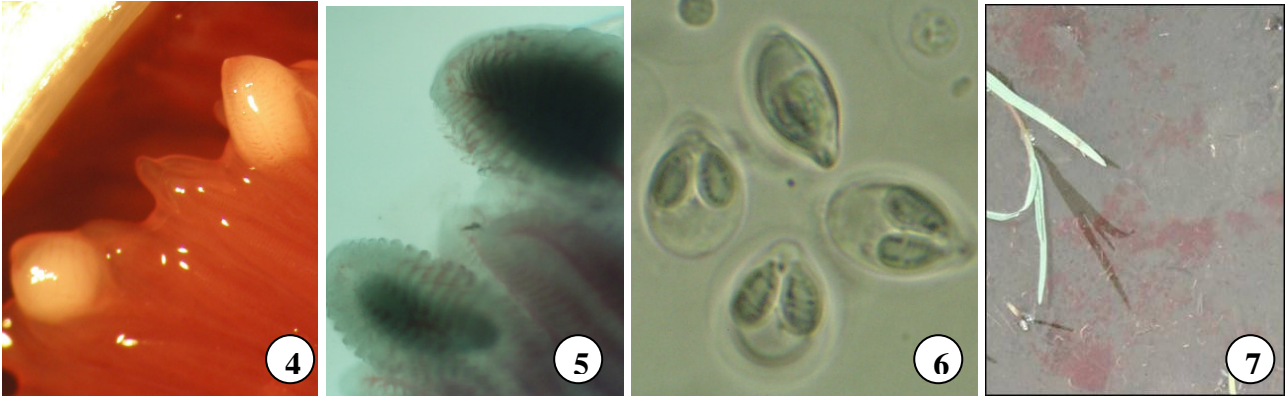
- Urawa, S. (1994): Life cycle of *Myxobolus arcticus*, a myxosporean parasite of salmonid fishes. In: Program and Abstracts Intl. Symposium, Aquat. Anim. Health, Seattle, 4-8. Sept. 1994, University of California, Davis, p. W-10.3
- Uspenskaya, A. V. (1955): Biology, distribution and significance for fish breeding of the causative organism of whirling disease of trout, *Myxosoma cerebralis*. (oroszul). 8th Conf. on Parasitol. Problems, Leningrad 1955. (abstract), 155-156.
- Uspenskaya, A. V. (1978): Biological features of the invasive stage of *Myxosoma cerebralis* (Myxosporidia: Myxosomatidae). *Parasitologija*, **12**: 15-19. (oroszul)
- Uspenskaya, A. V. (1984): Cytology of Myxosporidia (oroszul). Nauka, Leningrad, p. 122.
- Uspenskaya, A. V. (1995): Alternation of actinosporean and myxosporean phases in the life cycle of *Zschokkella nova* (Myxozoa). *J. Eukaryot. Microbiol.*, **42**: 665-668.
- Weill, R. (1938): L'interprétation des Cnidosporidies et la valeur taxonomique de leur cnidome. Leur cycle comparé à la phase larvaire des Narcomeduses Cuninides. *Travaux de la Station Zoologique de Wimereaux*, **13**: 727-744.
- Wenyon, C. M. (1926): Protozoology, In: Balliere, Tindall & Cox (eds.): Acad. Press, London, p. 624.
- Wolf, K. & Markiw, M. E. (1984): Biology contravenes taxonomy in the myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts. *Science*, **225**: 1449-1452.
- Xiao, C. & Desser, S. S. (1998a): Actinosporean stages of myxozoan parasites of oligochaetes from Lake Sasajewun, Algonquin Park, Ontario: New forms of triactinomyxon and raabeia. *J. Parasitol.*, **84**: 998-1009.
- Xiao, C. & Desser, S. S. (1998b): Actinosporean stages of myxozoan parasites of oligochaetes from Lake Sasajewun, Algonquin Park, Ontario: New forms of echinactinomyxon, neoactinomyxon, aurantiactinomyxon, guyenotia, synactinomyxon, and antonactinomyxon. *J. Parasitol.*, **84**: 1010-1019.
- Xiao, C. & Desser, S. S. (1998c): The oligochaetes and their actinosporean parasites in Lake Sasajewun, Algonquin Park, Ontario. *J. Parasitol.*, **84**: 1020-1026.
- Xiao, C. & Desser, S. S. (2000): The longevity of actinosporean spores from oligochaetes of Lake Sasajewun, Algonquin Park, Ontario, and their reaction to fish mucus. *J. Parasitol.*, **86**: 193-195.
- Yokoyama, H. (1997): Transmission of *Thelohanellus hovorkai* Achmerov, 1960 (Myxosporea: Myxozoa) to common carp *Cyprinus carpio* through the alternate oligochaete host. *Syst. Parasitol.*, **36**: 79-84.
- Yokoyama, H., Ogawa, K. & Wakabayashi, H. (1991): A new collection method of actinosporeans. A probable infective stage of myxosporeans to fishes from tubificids and experimental infection of goldfish with the actinosporean, *Raabeia* sp. *Fish Pathol.*, **26**: 133-138.
- Yokoyama, H., Ogawa, K. & Wakabayashi, H. (1993a): Some biological characteristics of actinosporeans from the oligochaete *Branchiura sowerbyi*. *Dis. Aquat. Org.*, **17**: 223-228.
- Yokoyama, H., Ogawa, K. & Wakabayashi, H. (1993b): Involvement of *Branchiura sowerbyi* (Oligochaete: Annelida) in the transmission of *Hofereilus carassii* (Myxosporea: Myxozoa), the causative agent of kidney enlargement disease (KED) of goldfish *Carassius auratus*. *Fish Pathol.*, **28**: 135-139.
- Yokoyama, H., Ogawa, K. & Wakabayashi, H. (1995): *Myxobolus cultus* n. sp. (Myxosporea: Myxobolidae) in the goldfish *Carassius auratus* transformed from the actinosporean stage in the oligochaete *Branchiura sowerbyi*. *J. Parasitol.*, **81**: 446-451.
- Yokoyama, H. & Urawa, S. (1997): Fluorescent labelling of actinospores for determining the portals of entry into fish. *Dis. Aquat. Org.*, **30**: 165-169.

8. A JELÖLTNEK A TÉMÁBAN MEGJELENT TUDOMÁNYOS PUBLIKÁCIÓI

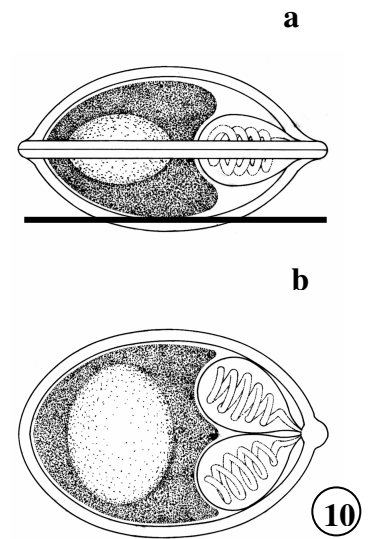
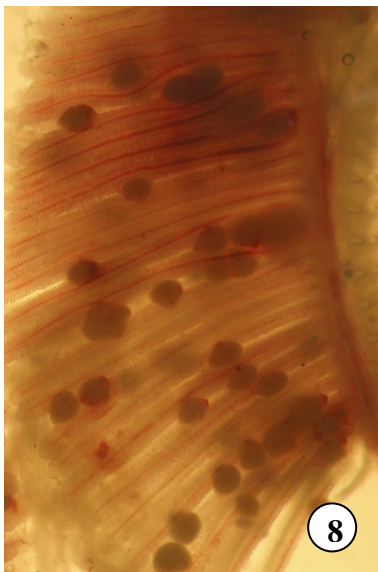
1. RÁCZ O. Z. & TIMM, T. (2001): First report on the occurrence of actinosporean stages of fish myxosporeans (Myxozoa, Myxosporea) in Estonia. *Acta Parasitologica*, **47**: 190–195.
2. SZÉKELY CS., MOLNÁR K. & RÁCZ O. (2001): Complete developmental cycle of *Myxobolus pseudodispar* (Gorbunova) (Myxosporea: Myxobolidae). *Journal of Fish Diseases*, **24**: 461–468.
3. SZÉKELY CS., RÁCZ O., MOLNÁR K. & ESZTERBAUER E. (2002): Development of *Myxobolus macrocapsularis* (Myxosporea: Myxobolidae) in an oligochaete alternate host, *Tubifex tubifex*. *Diseases of Aquatic Organisms*, **48**: 117–123.
4. RÁCZ O. Z., SZÉKELY CS. & MOLNÁR K. (2004): Intraoligochaete development of *Myxobolus intimus* (Myxosporea: Myxobolidae), a gill myxosporean of the roach (*Rutilus rutilus*). *Folia Parasitologica*, **51**: 199-207.
5. RÁCZ O. Z. (2004): Újabb eredmények a halparazita nyálkaspórák fajok kutatásában. *Magyar Állatorvosok Lapja*, KÖZLÉSRE ELFOGADVA

9.MELLÉKLETEK

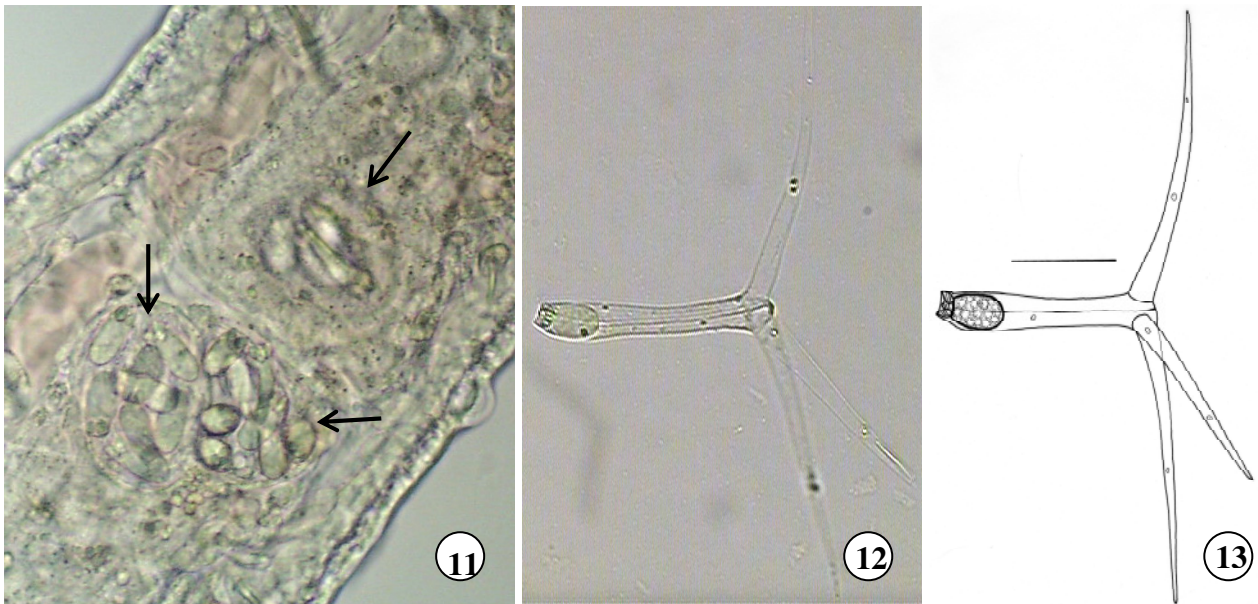
9.1. Fényképes ábrák



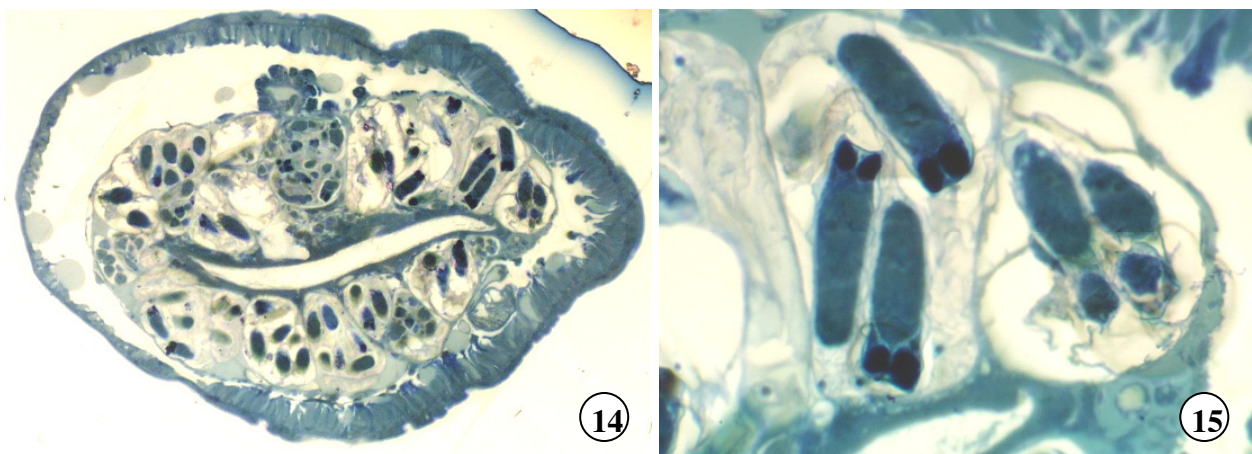
4. ábra: *Myxobolus macrocapsularis* fertőzöttség dévér kopoltyúján. A fehér plazmódiumok túlnyúlnak az egészséges kopoltyúlemezek (8-szoros nagyítás). **5. ábra:** *M. macrocapsularis* plazmódiumainak tipikus lokációja a kopoltyúlemezek csúcán, áteső fényben (10-szeres nagyítás). **6. ábra:** A plazmódiumokból frissen kiszabadult *M. macrocapsularis* myxospórák (1500-szoros nagyítás). **7. ábra:** SPF oligochaeta állományunk pilisszentlászlói gyűjtőhelyén jól megfigyelhető az oligochaeták hatalmas tömege által képzett rózsaszínes elszíneződés a vízborította iszapvályúban.



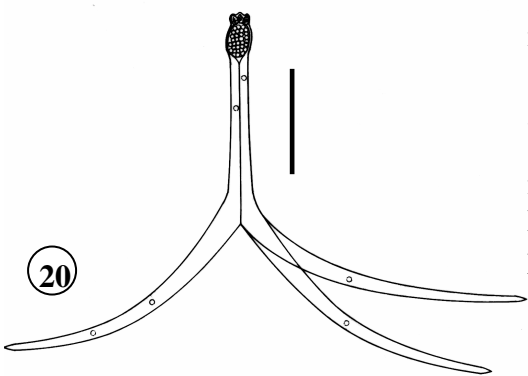
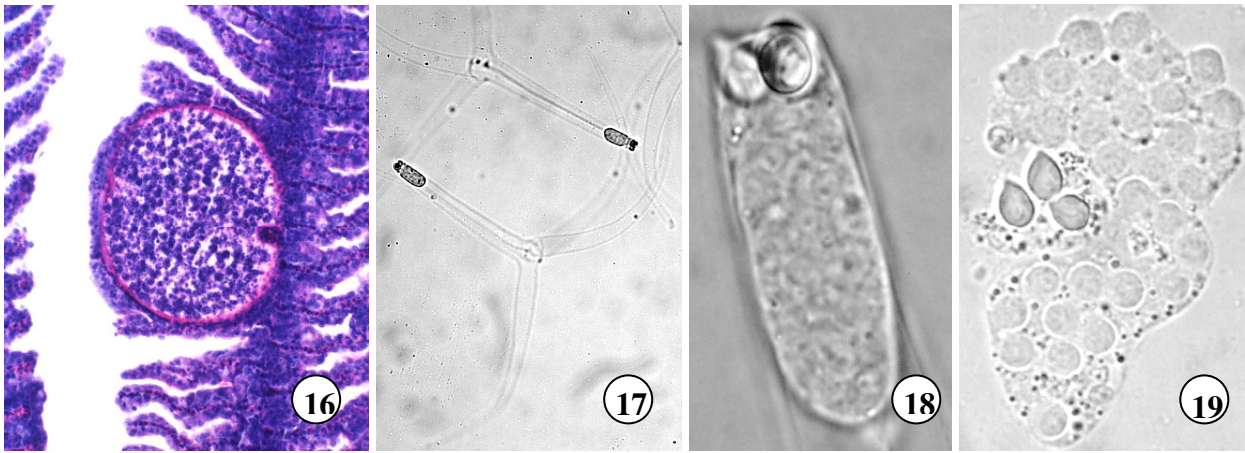
8. ábra: *M. intimus* plazmódiumokkal erősen fertőzött balatoni bodorka kopoltyújának natív felvétele (5-szörös nagyítás). **9. ábra:** *M. intimus* myxospórák friss preparátuma, egy spóra oldalnézetből figyelhető meg (nyíl) (1600-szoros nagyítás). **10. ábra:** A myxospórákról készült oldal- (a) és elől- (b) nézeti rajz, a vonal 10 µm-nek felel meg.



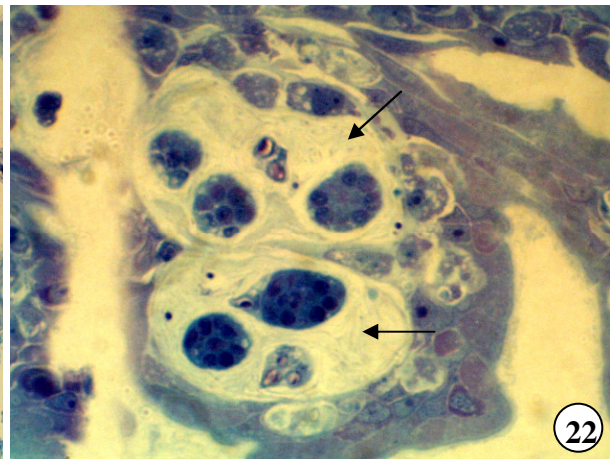
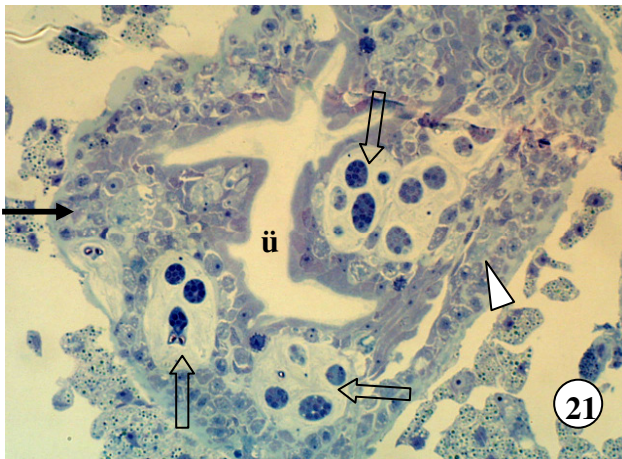
11. ábra: *Myxobolus macrocapsularis* pánsporocisztákkal (nyilak) fertőzött *Tubifex tubifex* elnyomati készítményben. Mindegyik pánsporociszta nyolc TAM-ot tartalmaz (280-szoros nagyítás). **12. ábra:** A *M. macrocapsularis* faj vízben lebegő actinospórája (280-szoros nagyítás). **13. ábra:** *M. macrocapsularis* TAM típusú actinospórájának sematikus rajza. A vonal 45 μm -nek felel meg.



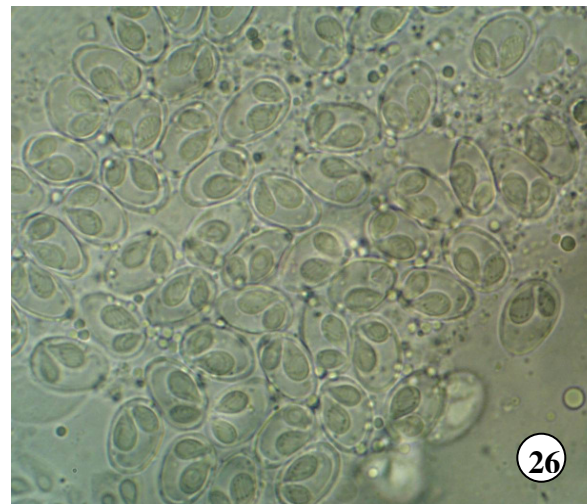
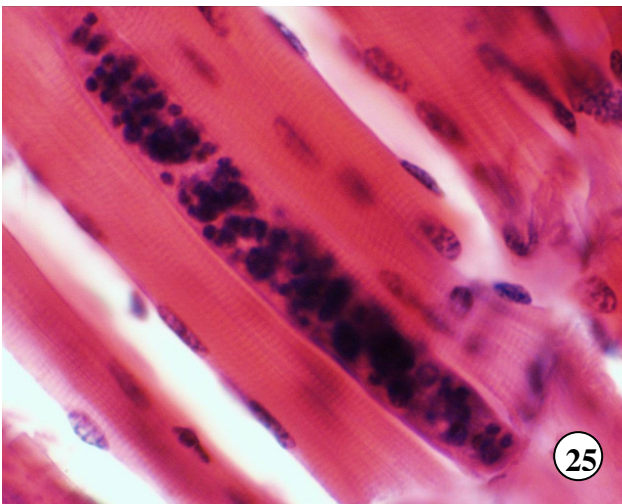
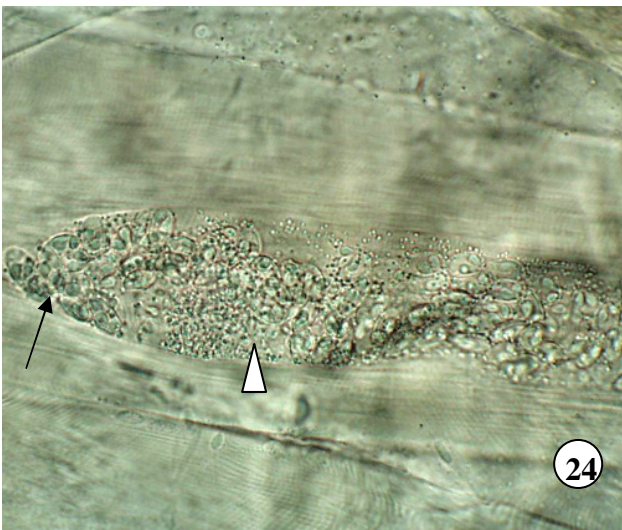
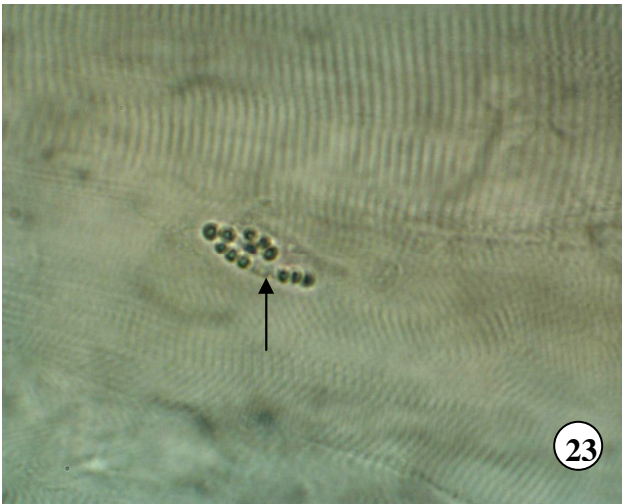
14. és 15. ábra: *M. macrocapsularis* myxospóráival fertőzött *T. tubifex* keresztmetszetei félvékony készítményben 69 nappal a fertőzés után. **14. ábra:** A *T. tubifex* belét nyolc-nyolc TAM-ot tartalmazó pánsporociszták töltik ki (180-szoros nagyítás). **15. ábra:** Hosszanti irányban metszett TAM-ok spóratestei a poláris kapszulákkal. A pánsporocisztát az összehajtogatott nyúlványok töltik ki (860-szoros nagyítás).



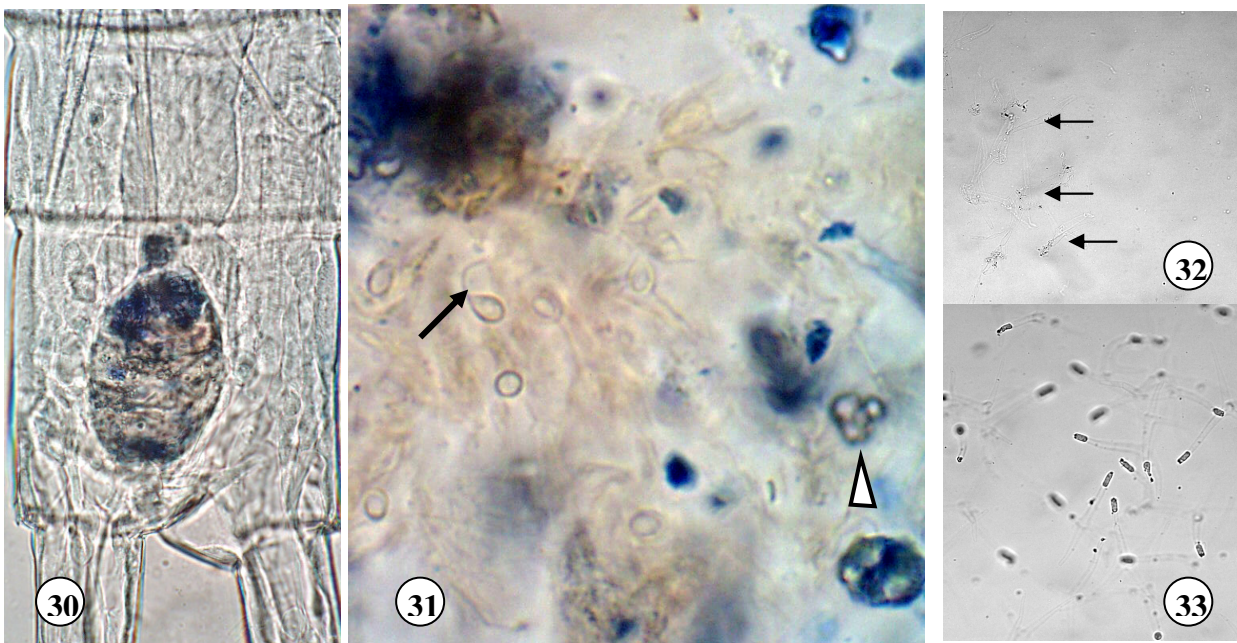
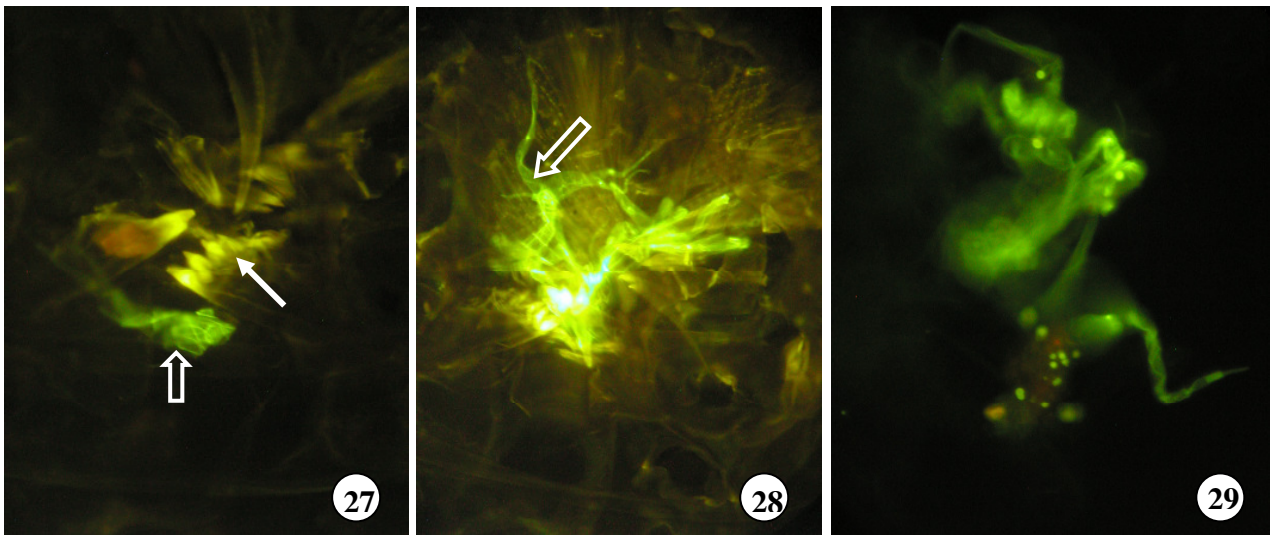
16. ábra: *Myxobolus intimus* plazmódium a kopoltyú másodlagos lemezén, szövettani metszet, H&E (42-szeres nagyítás). **17. ábra:** *Tubifex tubifex* alternatív gazdából kiszabadult két *M. intimus* actinospóra (140-szeres nagyítás). **18. ábra:** A spóratest 1600-szoros nagyításnál. **19. ábra:** A sporoplazmából nyomás hatására kiszabadult 32 másodlagos sejt, köztük a 3 poláris kapszula (1050-szeres nagyítás). **20. ábra:** *M. intimus* actinospórájának sematikus rajza, a vonal 100 μm -nek felel meg.



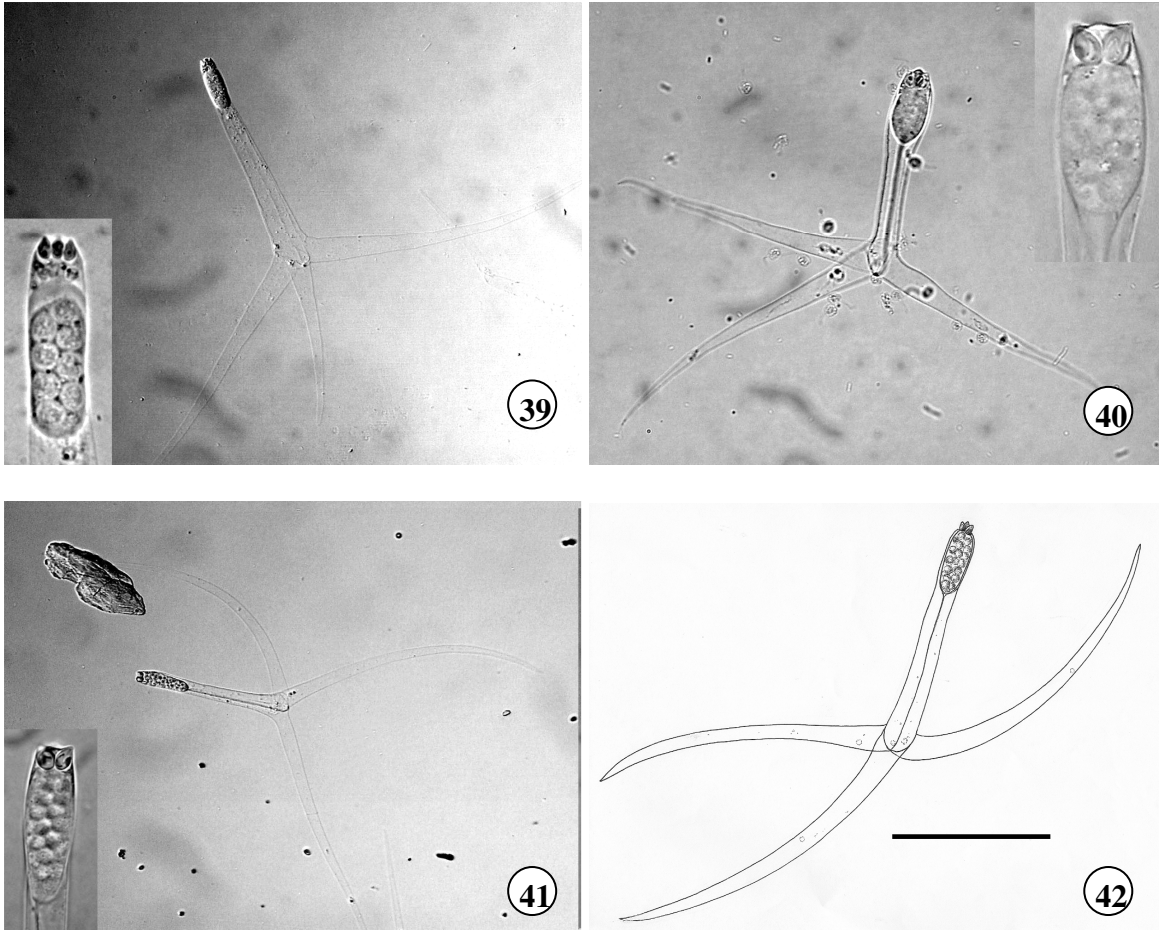
21. és 22. ábra: *T. tubifex* keresztmetszeti képei 74 nappal a *M. intimus* myxospórákkal való fertőzés után, félvékony készítmény. **21. ábra:** A féreg bele (nyíl); pánsporociszták TAM-okkal (üres nyilak); a bél ürege (ü) és az actinospórák korai fejlődési stádiumai (nyílhegy) (150-szeres nagyítás). **22. ábra:** Nagyobb (450-szeres) nagyításnál a pánporocisztákban az actinospórák keresztbe metszett spóratestei láthatóak, az összehajtogatott nyéllel és nyúlványokkal (nyilak) körülvéve.



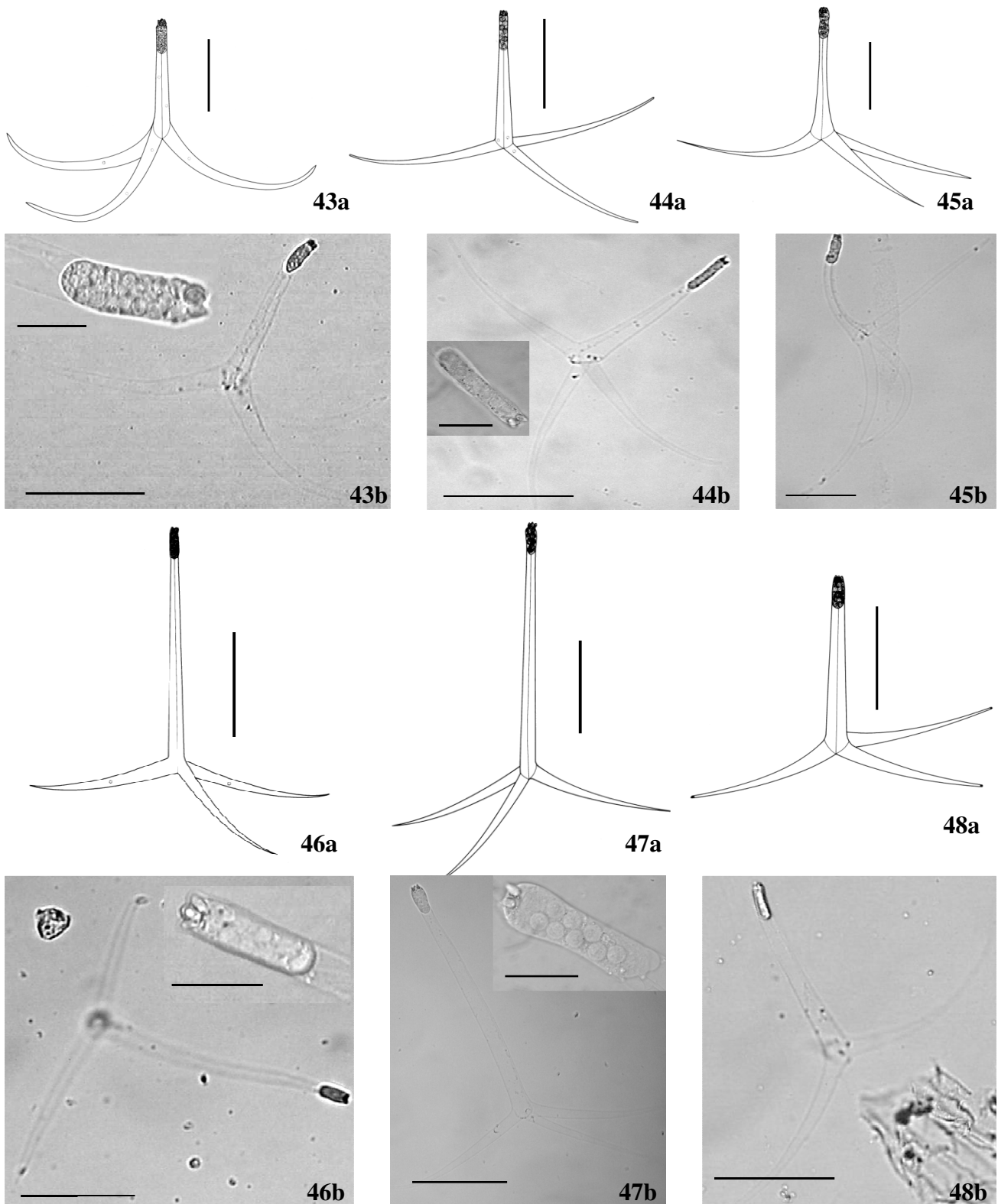
23. ábra: *Myxobolus pseudodispar* TAM-okkal kísérletesen fertőzött bodorka izomzatában 80 nappal a fertőzés után fejlődő plazmódium (nyíl) (650-szeres nagyítás). **24. ábra:** *M. pseudodispar* TAM-okkal kísérletesen fertőzött bodorka izomzatában fejlődő plazmódium 170 nappal a fertőzés után. Már érett spórák (nyíl) és fejlődési alakok (nyílhegy) együtt figyelhetők meg a plazmódiumban (600-szeres nagyítás). **25. ábra:** 170 nappal a fertőzés után készült szövettani készítményben jól kivehető viszonylag nagy *M. pseudodispar* plazmódium bodorka izomzatában, H&E (460-szeres nagyítás). **26. ábra:** *M. pseudodispar* aszimmetrikus myxospórái, melyek 8 hónappal a lebegő TAM-okkal történő kísérletes fertőzés után szabadultak ki a bodorka izomzatában lévő érett plazmódiumból (800-szeres nagyítás).



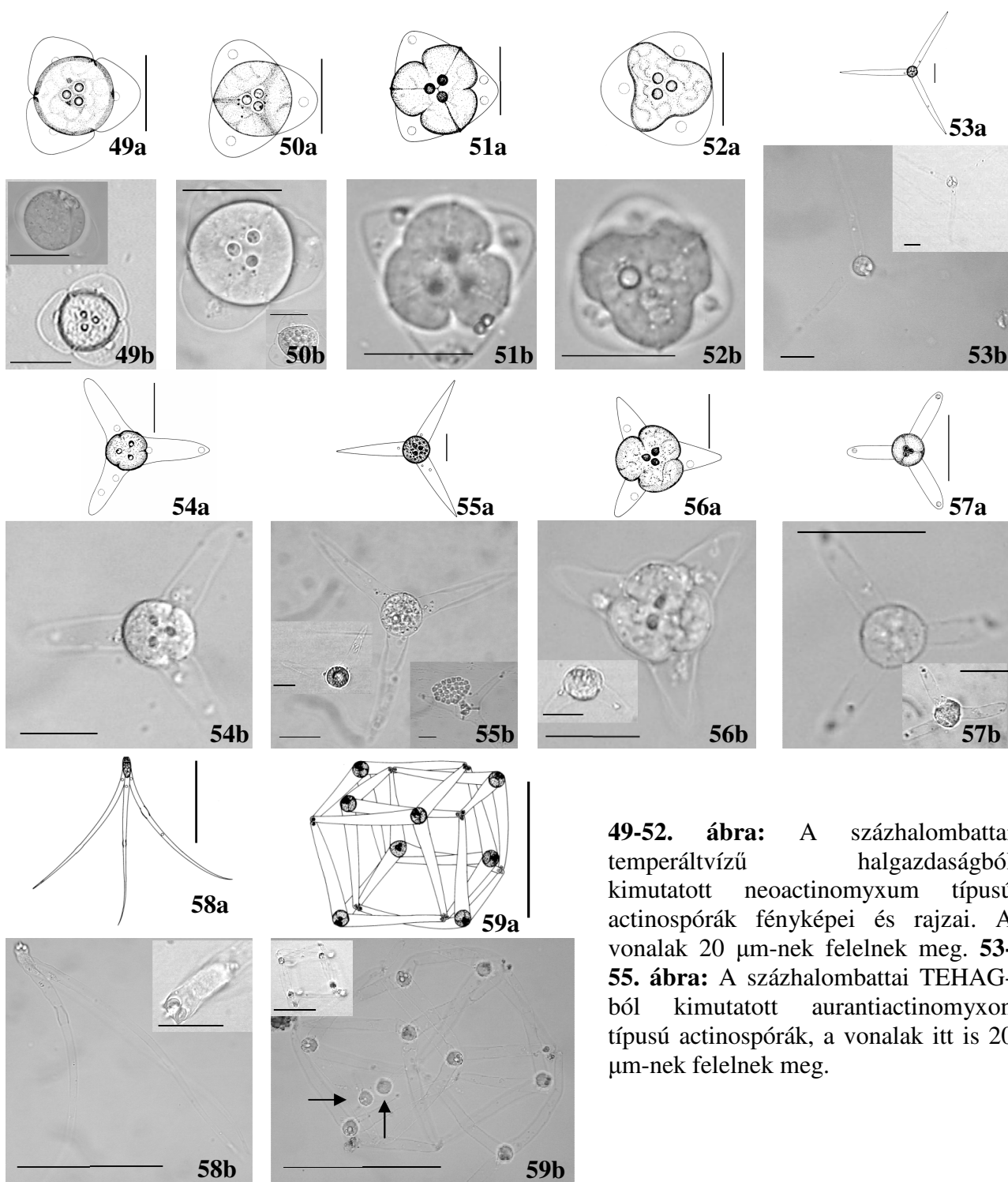
27. ábra: Fluoreszcens festékkal megfestett zölden fluoreszkáló TAM (üres nyíl) összegyűrt nyúlványai a cyclops szűrőkészülékénél (nyíl), 1 órával a cyclops actinospóra szuszpenzióba helyezése után (80-szoros nagyítás). **28. ábra:** Másfél órával a spóraszuszpenzióba helyezés után több fluoreszkáló TAM (nyíl) is megfigyelhető a cyclops szűrőkészülékénél (80-szoros nagyítás). **29. ábra:** Fluoreszkáló TAM-ok a cyclops kinyomódott gyomortartalmában 4 és fél órával a rák actinospóra szuszpenzióba heyezése után (160-szoros nagyítás). **30. ábra:** Giemssával megfestett TAM-okat, ill. festékszempcséket is tartalmazó spóraszuszpenzióba helyezés után 2 órával jól kivehető a cyclops béltartalmának elszíneződése (600-szoros nagyítás). **31. ábra:** A cyclops kinyomott béltartalmában 2 és fél órával a giemssával festett TAM szuszpenzióba helyezés után felismerhetők a poláris kapszulák kilőtt spórafonalaikkal (nyíl), illetve a spóratestek felülnézetből (nyílhegy) a 3 poláris kapszulával, melyeket a TAM-ok összegyűrt processusainak és nyeleinek tömege vesz körül (800-szoros nagyítás). **32. ábra:** Eredetileg azonos mennyiségű TAM-ot tartalmazó spóraszuszpenziók 16 órával a cyclopsok behelyezése után (**32. ábra**) néhány sérült TAM-mal (nyilak), illetve ugyanennyi idő elteltével a cyclops-okat nem tartalmazó kontroll spóraszuszpenzió (**33. ábra**) tele TAM-okkal (50-szeres nagyítás).



39. ábra: Az észtországi Peipsi tóból gyűjtött *Tubifex tubifex* alternatív gazda által kibocsátott TAM típusú actinospóra (170-szeres nagyítás) és a spóratest a sporoplazmában 8 másodlagos sejttel (560-szoros nagyítás). **40. ábra:** Az Emajögi folyó *T. tubifex*-e által kibocsátott TAM típusú actinospóra (320-szoros nagyítás), illetve a spóratest a sporoplazmában 16 másodlagos sejttel (1000-szeres nagyítás). **41. ábra:** Közép-ázsiai eredetű, laboratóriumban nevelt *T. tubifex*-ek által ürített actinospóra (180-szoros nagyítás). A betétben a 24 másodlagos sejtet tartalmazó spóratest látható (510-szeres nagyítás). **42. ábra:** Az előbbi, közép-ázsiai eredetű *T. tubifex*-ek által kibocsátott actinospóra sematikus rajza, a vonal 80 μm -nek felel meg.



43-46. ábra: A százhalombattai temperált vízű halgazdaságból kimutatott TAM típusú actinospórák fényképei és sematikus rajzai, a vonalak a nagy képeken és rajzokon 100 μm -nek, a betéteken pedig 20 μm -nek felelnek meg. **47-48. ábra:** A Tisza tiszafüredi szakaszáról kimutatott TAM típusú actinospórák, a vonalak a nagy képeken és rajzokon 100 μm -nek, a betéteken pedig 20 μm -nek felelnek meg.



49-52. ábra: A százhalombattai temperáltvízű halgazdaságból kimutatott neoactinomyxum típusú actinospórák fényképei és rajzai. A vonalak 20 μm -nek felelnek meg. **53-55. ábra:** A százhalombattai TEHAG-ból kimutatott aurantiactinomyxon típusú actinospórák, a vonalak itt is 20 μm -nek felelnek meg.

56. ábra: A Tisza tiszafüredi szakaszáról kimutatott aurantiactinomyxon, a vonalak 20 μm -nek felelnek meg. **57. ábra:** A százhalombattai gazdaságból és a Tiszából is kimutatott guyenotia típusú actinospóra, a vonalak 20 μm -nek felelnek meg. **58. ábra:** A százhalombattai gazdaságból leírt raabeia típus, a nagy képen és rajzon a vonal 100 μm -nek, a betéten 20 μm -nek felel meg. **59. ábra:** A százhalombattai gazdaság branchiurái által eresztett, az antonactinomyxon gyűjtőcsoport két eddig ismert spórájára hasonlító actinospóra. A vonalak 100 μm -nek felelnek meg. A nagy képen a 8-as spóraforma között 2 guyenotia spóra (nyilak) is felismerhető.

9.2. A világban leírt actinospóra típusok összefoglaló táblázatai

Jelmagyarázat:

A táblázatok utolsó oszlopában

„F” betűvel jelöltük az önálló fajként leírt spóratípusokat,

„H” betűvel a hazai témacsoport eredményeit, és

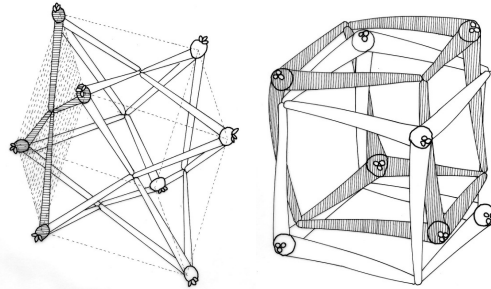
„D” betűvel a jelen dolgozat részét is képező munkákból született eredményeket.

A fejlődési ciklus kísérletekben szereplő fajok actinospórái mellé „C” betű került.

A táblázatokban szürkével szerepelnek azok az actinospórák, melyeket más gyűjtőcsoportban is leírtak.

A méretekre vonatkozó számadatok μm -t jelentenek.

(Az actinospóra-gyűjtőcsoportok ábécé szerinti sorrendben szerepelnek)



Antonactinomyxon típusú actinospórák

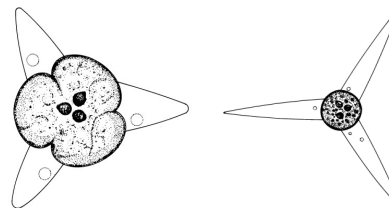
Nyolc echinactinomyxon jellegű spóra összekapcsolódásával kialakuló kocka formájú spóratípus.

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma	alternatív féreg (fajleírás esetében lelőhely)	a 8 egység kapcsolódásának módja	
<i>Antonactinomyxon antonii</i> (Siedleckiella antonii) Janiszewska, 1955	Janiszewska, 1955			hossz: 130 ujjszerű	16		<i>Limnodrilus claparèdeanus</i> Ratz, (Odra folyó, Wrocław)	egy spóraegység három másik spóra egy-egy processusával ízesül, egy csomópontban tehát négy processus ízesül	F
kanadai típus	Xiao & Dessler, 1998b	sporoplazma: 27 (26-28); 17 (16-18)	7,5 (6,5-8,5); 4 (3,7-4,2)	112 (105-120); 11 (10-12) alapnál	16	4-6	<i>Tubifex tubifex</i>	egy spóraegység három másik spóra egy-egy processusával ízesül, egy csomópontban tehát négy processus ízesül	
százhalombattai TEHAG	2004*	átmérő: 11,5 (10-13) gömb formájú	4 (3-5); 2,8 (2,5-3,3)	71 (60-84); 9 (7-11) alapnál ujjszerű			<i>Branchiura sowerbyi</i>	egy spóraegység egy processusa két másik spóraegység egy-egy processusával ízesül, egy csomópontban tehát három processus ízesül (duplakocka alakzat alakul ki)	D

*megírás alatt

Aurantiactinomyxon típusú actinospórák

A nyél nélküli spóratestből sugárirányban ágazik ki a három hosszúkás processus.



típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	processus h.(min-max)	spóratest átmérője (min-max)	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg		
<i>Aurantiactinomyxon raabeiuniaris</i> Janiszewska, 1952	Janiszewska, 1955	25-35	17	16	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	F	
<i>A. eiseniellae</i> Ormiéres et Frézil, 1969	Ormiéres & Frézil, 1969	10-15	12	32	<i>Eiseniella tetraedra</i>	F	
<i>A. pavinsis</i> Marques, 1984	Ormiéres, 1968	short	12 (10-14)	2 (1,5-2,5)	12	<i>Stylodrilus heringianus</i>	F
		Marques, 1984	10-12	8	16	<i>S. heringianus</i>	F
		long	15-20	12	16	<i>S. heringianus</i>	F
<i>A. stellans</i> Marques 1984	Marques, 1984	70-90	15-20	16	<i>Tubifex</i> sp.	F	
<i>A. trifolium</i> Marques, 1984		40-50	20-25	32	<i>Tubifex</i> sp.	F	
<i>A. major</i> Styer, Harrison et Burtle, 1992, U.S.A., kísérletes fertőzés, PGD	Styer és mtsai, 1991	szélesség: 11; hossz: 36	18-22		<i>Dero digitata</i>	F	

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	processus h.(min-max); sz.(min-max)	spóratest átmérője (min-max)	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg	
<i>A. minor</i> Styer, Harrison et Burtle, 1992, U.S.A., kísérletes fertőzés, PGD	Styer és mtsai, 1991	hossz: 36	13-16		<i>Dero digitata</i>	F
<i>Hoferellus cyprini</i> Doflein, 1898	Grossheider & Körting, 1992	hossz: (30)	(15)		<i>Nais</i> sp.	C
Type 1., U.S.A., kísérleti tank	Bartholomew és mtsai, 1992				<i>Nais bretscheri</i>	
<i>Hoferellus carassii</i> Achmerov, 1960	Trouillier, 1996	48,8 (40,6-57); 11,7 (10,2-13,3)	23,5 (20,4-26-6)	> 22	<i>Nais elinguis</i>	
	El-Matbouli és mtsai, 1992	hossz: (25)	(13)		több faj: <i>Tubifex tubifex</i> , <i>T. ignotus</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	C
	Yokoyama és mtsai, 1993b				<i>Branchiura sowerbyi</i>	C
Aur sp. 1, japán, aranyhalas tó, enzooticus KED	Yokoyama és mtsai, 1993b	hossz: 16	11	8	<i>Branchiura sowerbyi</i>	
Aur sp. 2					<i>B. sowerbyi</i>	
<i>Myxidium giardi</i>	Benajiba & Marques, 1993	hossz: (20)	(12)		<i>Tubifex</i> sp.	C
<i>T. hovorkai</i> Achmerov, 1960	Yokoyama, 1997	hossz: 25-33	18-22	32	<i>B. sowerbyi</i>	C

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	processus h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	spóratest átmérője (min-max)	legnagyobb kiterjesztés (min-max)	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg	poláris filamentum csavarjainak száma	
<i>Sphaerospora truttae</i> fertőzött lazackeltetőből	McGorge és mtsai, 1997	hossz: 25,6(19-31)	hossz: 2,7 (2-3)	13,7 (12-15)			fiatal tubificid		
<i>T. hovorkai</i> Achmerov, 1960	Székely és mtsai, 1998	29 (28,2-29,6); apikális nézetben az alapnál: 9,2(8,1-10,2)	3,42 (3,4-3,5); 3,36(3,3-3,4)	18,6 (18,3-18,9)	65,2 (65,1-65,3)	32	<i>Branchiura sowerbyi</i> ; Ø <i>Tubifex tubifex</i> ; Ø <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>		C H
<i>T. nikolskii</i> Acmerov, 1955		13,4 (11,3-15,5); apikális nézetben az alapnál: 9(8,5-9,6)	2,1(2-2,2); 2,1(2-2,2)	21,1 (21-21,2)	40,5 (40-41)	16	<i>T. tubifex</i> ; Ø <i>B. sowerbyi</i> ; Ø <i>L. hoffmeisteri</i>		C H
kanadai, Sasajewun tó	Xiao & Desser, 1998b	24 (21-26); 13-16	3(2,7-3,4); 1,5(1,4-1,7)	sporoplazma: hossz: 12 (11,5-13,8); szélesség: 11 (10-12,5)		64, majd 128	<i>L. hoffmeisteri</i>	3-4	
kanadai guyenotia típus		21(16-25); 4,5-6,5	3(2,8-3,3); 2(1,8-2,2)	hossz: 9,5(9-10,5); szélesség: 8,8 (8-9,5)		8, majd 16	<i>Lumbriculus variegatus</i>	3-4	
≅ <i>G. sphaerulosa</i>	Neville, 1930	hossz: 40	6; 5	15		32	<i>T. tubifex</i> (Calvados)		
százhalombattai TEHAG No.1	El-Mansy és mtsai, 1998b	17,5; 9,9	2; 2	18,3	45,4		<i>T. tubifex</i>		H
No.2.		65,7; 10,5	4; 1,7	22,8	142,5		víz, <i>B. sowerbyi</i>		H
No.3.		70,3; 8	2,9; 2,9	22,8	149,3		víz, <i>B. sowerbyi</i>		H
No. 4		55,7; 11,2	2,9; 2,9	19,4	122		víz, <i>B. sowerbyi</i>		H
No.5.		17,2; 3,9	1,4; 1,4	9,9	39,5		víz, <i>B. sowerbyi</i>		H

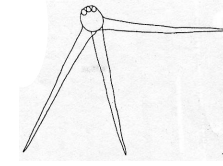
típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	processus h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	spóratest átmérője (min-max)	legnagyobb kiterjesztés (min-max)	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg	
százhalombattai TEHAG No.6.	El-Mansy és mtsai, 1998b	24,2; 11,2	2,8; 2,8	19,7	55,6		<i>Limnodrilus</i> sp.	H
No.7.		24,4; 9,5	2,8; 2,5	18,9	58,4		víz	H
No.8		12,2; 9	1,4; 1,4	22,6	39,8		<i>Limnodrilus</i> sp.	H
No.9.		51,3; 9,5	2,3; 2,3	18,8	103,2		víz, <i>Branchiura sowerbyi</i>	H
No.10.		16,7; 8,8	1,7; 1,7	15,5	39,5		víz, <i>B. sowerbyi</i>	H
No.11.		31,9; 3,7	3,4; 2	8,5	46,5		víz	H
No.12.		26,5; 8,7	3,1; 2,8	12,1	59,2		víz, <i>B. sowerbyi</i>	H
balatoni No.1.		El-Mansy és mtsai, 1998c	51,3; 9,5	2,3; 2,3	18,8	103,2		víz, <i>B. sowerbyi</i>
No.2.	22,5; 11,7		2,8; 2	21,1	52,2		<i>Limnodrilus</i>	H
No.3.	17,2; 3,9		1,4; 1,4	9,9	39,5		víz, <i>B. sowerbyi</i>	H
<i>Aurantiactinomyxon janisewskai/Henneguya exilis</i>	Lin és mtsai, 1999						<i>Dero digitata</i>	C
spanyol, Mijares folyó	Székely és mtsai, 2000	6,1 (4,8-7,3); 5,6 (4,8-6,5)	1,6 (1,5-1,7); 1,1 (1-1,1)	8,1 (7,3-8,9)	17,1 (16,1-18,5)	64	<i>B. sowerbyi</i>	H
Írország, Cloone folyó, 1-es típus	Negredo & Mulcachy, 2001	21,1 (18,2-23,4); 16,1 (13-19,5)	hossz: 3 (2,5-3,9)	14,4 (12,6-16,9)			<i>Tubifex ignotus</i>	
2-es típus		31 (26-36); 10,6 (9,1-13)	hossz: 2,7 (2,6-3,1)	14,1 (13-15,6)			<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	
3-as típus		20,8 (18,2-23,4); 10,4 (10,4-10,4)		9,1 (9,1-9,1)			<i>T. ignotus</i>	

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	processus h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max)	spóratest átmérője (min-max)	legnagyobb kiterjesztés (min-max)	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg	
Bajorország, pisztrángkeltető Morphotype 1	Hallett és mtsai, 2002	37,3 (28,5-49,2); 15,7 (14,2-18,1)	3,1 (2,6-3,9)	19,4 (16,8-21,4)	82,4 (68,6-103,6)	30	<i>Tubifex tubifex</i>	
Morphotype 2		87,7 (75,1-103,6); 13,1 (10,4-15,5)	3,1	19,7 (18,1-22)	163,7 (134,7-194,3)	30	<i>T. tubifex</i>	
Dél-Afrika	Székely és mtsai, 2004	10,5 (9,9-17,4); 15,2 (13,3-18,7)	átmérő: 2,7 (2,6-2,9)	19,6 (18,1-21,8)		64	<i>Branchiura sowerbyi</i>	H
százhalombattai TEHAG aur A	2004*	68 (54-80); 6 (4,6-6,7)		12 (10-13)			<i>T. tubifex</i>	D
aur B		24 (20-30); 9,8 (9-10)	2,5 (2-3)	18 (17-20)			<i>B. sowerbyi</i>	D
aur C		47 (37-58); 10 (8-12)	3 (2-3,3)	20 (18-22)		32	<i>B. sowerbyi</i>	D
tiszai aur D	2004*	16 (14-20); 8,4 (7-10,6)	2,6 (2-4,1)	19 (18-21)			<i>B. sowerbyi</i>	D

*megírás alatt

Echinactinomyxon típusú actinospórák

A nyél nélküli spóratest alsó részéből közvetlenül ágazik ki a három egyenlő hosszú, egyenes processus.

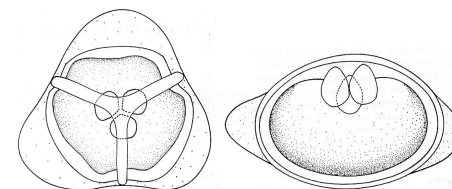


típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	caudális processus h.(min-max); sz.(min-max)	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma; mérete	alternatív féreg (fajleírás esetében lelőhely)	
<i>Echinactinomyxon radiatum</i> Janiszewska, 1952	Janiszewska, 1957	hossz: 25-30	hossz: 5	hossz: 100-125	32		<i>Tubifex tubifex</i> (Odra folyó)	F
<i>E. astilum</i> Janiszewska, 1964	Janiszewska, 1964							F
<i>E. astilum</i> Janiszewska, 1964	Marques, 1984	hossz: 25-35	5; 7	6-10; 45-60	16		<i>T. tubifex</i>	F
<i>E. radiatum</i>								F
<i>E. major</i>	Styer és mtsai, 1992	24; 13	5; 2,5	138; 5			<i>Dero digitata</i>	F
<i>E. minor</i>		23; 19	5; 2,5	76; 10			<i>D. digitata</i>	F
Echinactinomyxon típus	Yokoyama és mtsai, 1993a						<i>Branchiura sowerbyi</i>	
kanadai Sasajewun tó, <i>E. radiatum</i> -ra hasonlító típus	Xiao & Desser, 1998b	sporoplazma: 25 (23-26); 16,5 (15,5-18)	5,5 (5-6); 3 (2,8-3,1)	90 (80-95); 7,5 (7-8) alagnál	16, majd 32	4-5; 65	<i>T. tubifex</i>	
Ech. A		14 (12,5-15); 9,5 (8,5-11)	5 (4,8-5,4); 3,5 (3,2-3,6)	75 (65-85); 5 (4-6)	8, majd 16	3-5; 25	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	
Ech. B		12 (11,5-12,5); 9,5 (9-10,5)	3,8 (3,5-4); 2,7 (2,5-3)	50 (45-55); 5 (4-6)	8, majd 16	száma: 3-4	<i>L. hoffmeisteri</i>	
Ech. C		13 (12-14); 10 (8,5-12)	3,8 (3,5-4); 2,2 (2-2,5)	83 (70-95); 5,5 (5-6)	16	száma: 3-4	<i>L. hoffmeisteri</i>	

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	caudális processus h.(min-max); sz.(min-max)	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma	alternatív féreg (fajleírás esetében lelőhely)	
Ech. D	Xiao & Desser, 1998b	16 (15-17); 11,5 (11-12,5)	3,9 (3,8-4); 2,4 (2,3-2,5)		100(85-105); 6-7	16, majd 32	3-5	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	
Ech. E		12 (11,5-12,5); 9 (8-10)	3,8 (3,5-4); 2,7 (2,5-3)		90(85-95); 5-6,5	8, majd 16	3-4	<i>L. hoffmeisteri</i>	
<i>Sphaerospora truttae?</i>	Özer & Wootten, 2000	11,2 (10-12); 8,1 (7-9)	5; 2		hossz: 58(38-75)			<i>Lumbriculus variegatus</i> , alkalmanként <i>Tubifex tubifex</i>	C
dél-nyugat írországi folyórendszer E. type 1	Negredo & Mulcahy, 2001	22,4 (18,2-23,4); 19,9 (14,7-20,8)	13,3 (13,0-15,6); 7,3 (5,7-7,8)		126 (117-143); 13,3 (13,0-15,6)	16		<i>L. variegatus</i>	
E. type 2		19,6 (18,2-20,8); 13 (13,0-13,0)	6,6 (5,2-7,3); 4,7 (4,7-4,7)		82,2 (74,1-91,0); 8,4 (7,8-10,4)	25		<i>L. variegatus</i>	
E. type 3		21,7 (16,9-26,0); 17,7 (15,6-18,2)	5,2 (5,2-5,2); 5,2 (5,2-5,2)		91,0 (91,0-91,0); 10,4 (10,4-10,4)	13		<i>L. variegatus</i>	
japán lazac-keltetőből	Székely és mtsai, 2002b		6 (5-7); 4,4 (4-5)	24,3 (21,1-27,5); 18,5 (17,6-20,2)	99,1(87,5-109,8); 8,9(8,2-10,3) processus végén lévő apró elágazások hossza: 7,8(5,8-9,6)	16		<i>Rhyacodrilus komarovi</i>	H
észak-skóciai lazacfarm E. type 1	Özer és mtsai, 2002	22,4 (20,8-23,4); 8,3 (18,2-19,7)	7,8; 5		114,9 (103,9-124,7)	64		<i>L. variegatus</i>	
E. type 2		21,4 (20,7-23,3); 14,1 (12-15)	8; 5		hossz: 96,2 85-114)	64		<i>T. tubifex</i>	
E. type 3		25,9 (24,9-28); 14,5 (14-15,6)	7; 3,6		hossz: 93,3 (82,7-99,8)	16		<i>T. tubifex</i>	

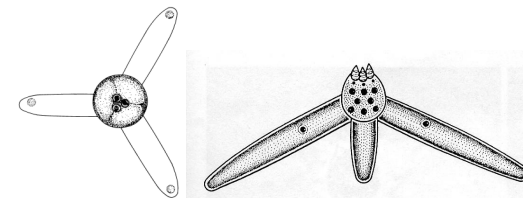
Endocapsa típusú actinospórák

A spóratesthez kapcsolódó három processus rendkívül kicsi, a poláris kapszulák pedig besüllyednek a spóratestbe.



faj	szervek, évszám	spóra méretei	spóra morfológiája	spóratest méretei, formája	poláris kapszula méretei, formája	processusok formája	poláris filamentum csavarjainak száma	alternatív gazda féreg (lelőhely)	
<i>Endocapsa rosulata</i> n. sp.	Hallett és mtsai, 1999	átmérő: 26 (25-27), bazális szélesség: 27 (25-28), hossz: 22 (20-23)	apikális nézetből rozetta formájú, oldalnézetből dorzoventrálisan lapított	átmérő: 21 (19-23), oldalnézetből elliptikus	ellipszoid, 4-5 hosszú és széles	rozetta forma	> 3	<i>Heterodrilus</i> cf. <i>keenani</i> Erséus (Tubificidae: Rhyacodrilinae) (Heron sziget, Ausztrália); <i>Thalassodrilides</i> cf. <i>gurwitschi</i> , <i>Heronidrilus</i> sp. (Lizard sziget)	F
<i>E. stepheni</i> n. sp.		átmérő: 27 (25-28), bazális szélesség: (23-25), hossz: ~23	háromszög formájú; oldalnézetből, ahol a poláris kapszulák helyeződnek lapított, ellipszoid formájú; processusok a spóra egyik oldalán kinyúlnak	átmérő: 23	apikális nézetből kerek, átmérő: 4-5, oldalnézetből körte formájú, hossz: 4-5	aszimmetrikus		<i>Heterodrilus</i> cf. <i>keenani</i> , <i>H. queenslandicus</i> és <i>H. queenslandicus</i> (Heron sziget, Ausztrália)	F

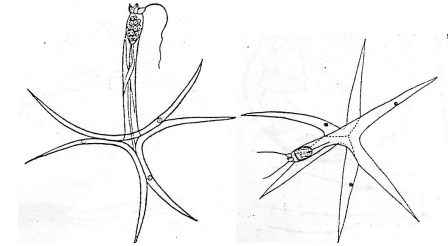
Guyenotia típusú actinospórák



A nyél nélküli spóratestből közvetlenül ágazik ki a három ujszerű, egyenlő hosszú processus. A proc Szemben az aurantiactinomyxon típusokkal a processusok csak az alsó felét ölelik körbe a spóratestnek.

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	processus h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	spóratest átmérője (min-max)	legnagyobb kiterjesztés	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg (fajelírás esetében lekőhely)	poláris filamentum csavarjainak száma	
<i>Guyenotia sphaerulosa</i> Naville, 1930	Naville, 1930								F
	Janiszewska, 1955	hossz: 40	6; 5	sporoplazma: hossz: 15; szélesség: 15		32	<i>Tubifex tubifex</i> (Calvados)		F
	Marques, 1984								F
<i>G. trifolium</i>									
kanadai Sasajewun tó	Xiao & Desser, 1998b	21 (16-25); 4,5-6,5	3 (2,8-3,3); 2 (1,8-2,2)	sporoplazma: hossz: 9,5 (9-10,5); szélesség: 8,8 (8-9,5)		8, majd 16	<i>Lumbriculus variegatus</i>	3-4	
százhalombattai TEHAG	2004*	16 (15-19,5); 4,5 (4-5,5)	hossz: 1,6 (1,4-2)	10 (9,5-11)			<i>Branchiura sowerbyi</i>		D
Tisza		17 (15-21); 4,5 (3,5-5,5)	hossz: 1,6 (1,3-2)	11 (10-12)			<i>B. sowerbyi</i>		D
Korábban aurantiactinomyxonoknak leírt, de inkább guyenotia típusnak megfelelő actinospórák									
<i>Hoferellus carassii</i> Achmerov, 1960	Troullier és mtsai, 1996	48,8 (40,6-57); 11,7 (10,2-13,3)		23,5 (20,4-26-6)		> 22	<i>Nais elinguis</i>		
százhalombattai aurantactinomyxon No. 5	El-Mansy és mtsai, 1998b	17,2; 3,9	1,4; 1,4	9,9	39,5		víz, <i>B. sowerbyi</i>		H
balatoni aurantactinomyxon No. 3	El-Mansy és mtsai, 1998c	17,2; 3,9	1,4; 1,4	9,9	39,5		víz, <i>B. sowerbyi</i>		H
aur sp. 1, japán aranyhalas tó	Yokoyama és mtsai, 1993b	hossz: 16		11		8	<i>B. sowerbyi</i>		

*megírás alatt



Hexactinomyxon típusú actinospórák

A spóratestet egy viszonylag hosszú nyél köti össze a hat processusszal (tulajdonképpen három dupla-processusszal).

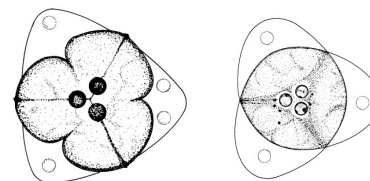
típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	nyél h.(min-max); sz.(min-max)	spóratengely hossza (min-max)	processus teljes hossza (min-max)	processus hossza a kettéválásig; szélessége kettéválás előtt; elágazás után	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	másodlagos sejtek száma; mérete	alternatív gazda főreg (fajleírás esetében lelőhely)	
<i>Hexactinomyxon psammoryctis</i> Štolc, 1899	Štolc, 1899	20; 10	hossz: 80	100	60	hossz: 20		száma: >30	<i>Psammoryctides barbatus</i> , (Prágához közel, Stvanice sziget)	F
<i>H. hedvigi</i> Janiszewska, 1955	Janiszewska, 1955			136-140	152-180			száma: 128	<i>Tubifex tubifex</i> , (Ropa folyó, Lengyel Kárpátok; Barycz folyó, Alsó- Szilézia)	F
<i>Myxobolus pavlovskii</i> Achmerov, 1954	Ruidisch és mtsai, 1991	hossz: 60 (55-66)	96,4 (90-102)	170,1 (165-179)	73,7 (68-83)		7,6 (6,8-8,2); 4,8 (4-5,5)	száma: 30	<i>T. tubifex</i>	C
egyiptomi 1 h	El-Mansy, 2001	30; 12	110; 12 elején 20 végén	140	112	n.a.*; 12; n.a.	6; 4	28-38; 2x2	víz	
2 h		22; 12	158; 12 elején 26 végén	180	107,2	n.a.; 14,4; n.a.	6; 4	100-150; 1,5x1,5	víz	
3 h		42; 16	130; 16 elején 30 végén	172	79,2	19,3; 16; 9,2	8; 4	32-40; 3x3	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	

*n.a.: nincs adat

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	nyél h.(min-max); sz.(min-max)	spóratengely hossza (min-max)	processus teljes hossza (min-max)	processus hossza a kettéválásig; szélessége kettéválás előtt; elágazás után	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	másodlagos sejtek száma; mérete	alternatív gazda féreg	
Hex 1	Hallett és mtsai, 2003	23 (19,4-27,2); 16,4 (14,3-18,1)	53,8 (42,7-62,2); 17,2 (14,3-23,3)	76,6 (70-83)	76,2 (59,6-93,2)	14,1 (12,9-25,9); 15,9 (14,3-18,1); 9,1 (7,8-12,3)	4,3; 4,3	száma: 32	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	
Hex 2a		28,6 (25,9-31,1); 17,6 (15,5-18,1)	33 (29,8-42,7); 16,2 (12,9-19,4)	61,9 (58-68)	71,7 (67-75)	16,2 (13-15,5); 16,2 (14,3-19,4); 8,3 (7,5-10,4)	6; 4,1	száma: 32	<i>L. hoffmeisteri</i>	
Hex 2b		23,8 (22-28,5); 18,3 (15,5-20,7)	41,1 (33,7-47,9); 18,7 (15,5-20,7)	64,9 (60,9-71,2)	85,9 (77,7-97,1)	(12,9-25,9); 15,4 (12,9-18,1); (7,8-9,1)	6,4; 4,2	32; 3,6	<i>L. hoffmeisteri</i>	

Neoactinomyxum típusú actinospórák

A nyél nélküli spóratestet a három kis processus közvetlenül öleli körbe.
A processusok többnyire lemez- vagy háromszögletű formájúak.



típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	leg-nagyobb kiterjesztés	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg (fajleírás esetében lelőhely)	
<i>Neoactinomyxum globosum</i> Granata, 1922	Janiszewska, 1955	15-20; 12-16					<i>Limnodrilus udekamianus</i> [Fiume, Greve, Florence (Granata) és Csehország]	F
	Marques, 1984	átmérő: 9-12		?szélesség: 20-27 átmérő: 12-16		16		F
<i>N. eiseniellae</i> Ormières et Frézil, 1969	Ormières és Frézil, 1969							F
	Marques, 1984	átmérő: 6-8		?szélesség: 16-18 átmérő: 11-14		32	<i>Tubifex tubifex</i>	F
<i>N. minutum</i> Marques, 1984	Marques, 1984	átmérő: 12-14		?szélesség: 21-25 átmérő: 12-16		32	<i>Eiseniella tetraedra</i>	F
<i>Hoferellus carassii</i> Achmerov, 1960, neo sp. 1	Yokoyama és mtsai, 1993b						<i>Branchiura sowerbyi</i>	C
százhalombattai TEHAG type 1	El-Mansy és mtsai, 1998b	átmérő: 21,2	2,8; 2,5	8,5; 16,4;	29,3	megjegyzés: Ild. következő oldalon	<i>B. sowerbyi</i>	H
type 2		átmérő: 18,3	3,1; 2,8	10,8; 14,4;	31		<i>B. sowerbyi</i>	H
type 3		átmérő: 22	2,8; 2,3	8,5; 16;	30,2		<i>B. sowerbyi</i>	H
type 4		átmérő: 22,3	3,7; 2,8	7; 16	29		<i>B. sowerbyi</i>	H

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	legnagyobb kiterjesztés (min-max)	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma	alternatív gazda féreg	
százhalombattai TEHAG type 5	El-Mansy és mtsai, 1998b	átmérő: 21,2	1,7; 1,7	4,4; 13,6	23,1	megjegyzés: Oumouna és mtsai (2003) szerint inkább az Endocapsa (Hallett és mtsai, 1999, 2001) gyűjtőcsoportba kellene sorolni őket a nem kiemelkedő poláris kapszulák és a redukált processusok miatt		<i>Branchiura sowerbyi</i>	H
type 6		átmérő: 20,3	4,2; 2,8	7,8; 12,7	29,3			<i>B. sowerbyi</i>	H
type 7		átmérő: 22,6	3,1; 2,8	8,5; 16,4	31,5			<i>B. sowerbyi</i>	H
type 8		átmérő: 2,8	2; 2	4,2; 11,3	26,8			<i>B. sowerbyi</i>	H
kanadai Sasajewun tó	Xiao & Desser, 1998b	sporoplazma: 12 (11,3-13,2); 10 (9,3-10,5)	3 (2,8-3,2); 2 (1,8-2,2)	24 (22-26); 23 (21-25)		16, majd 32	3-5	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	
<i>Sphaerospora renicola</i> Dyková et Lom, 1982	Molnár és mtsai, 1999b	28 (27-29); 22 (20,3-24)	2,5; 1,5	9 (8-9,9); 15,1 (15-15,5)	37 (36,7-37,9)	16		<i>Tubifex tubifex</i> , <i>B. sowerbyi</i>	C H
ír típus	Negredo & Mulcahy, 2001	15,6x12,9	3,8 (3,1-3,9); 2,7 (2,6-3,1)	18,1 (16,9-18,2) átmérő: 25,6 (22,1-26,0)		16		<i>Lumbriculus variegatus</i>	
japán lazackeltető, Hokkaido	Székely és mtsai, 2002b	13,2 (13-13,5); 11,5 (10,8-12,1)	2,9 (2-2,2); 2,1 (2,8-3)	10,8 (9,2-11); 21,1 (19,2-23)		32		<i>Rhyacodrilus komarovi</i>	H
édesvízi lazacfarm É-Skóciában	Ózer és mtsai, 2002	átmérő: 17,6 (12-20)		29,1 (24-31) átmérő: 18,8 (15-20)		32		<i>T. tubifex</i>	
Bajorország, pisztrángfarm type 1	Oumouna és mtsai, 2003	sporoplazma: átmérő: 9±2	4±0,3; 3±0,1	megjegyzés: a processusok hiánya a Sphaeractinomyxon gyűjtőcsoportba való besorolást indokolná, de a spóratest morfológiája, a kiemelkedő poláris kapszulák és a <i>N. globosum</i> -hoz való hasonlóság miatt ide sorolták		8		ismeretlen	
type 2		28±3; 8±0,1	4±0,5; 3±0,3			8		ismeretlen	

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest átmérője (min-max)	poláris kapszula h.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	legnagyobb kiterjesztés (min-max)	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma	alternatív gazda fereg	
százhalombattai TEHAG neo A	2004*	21 (19-24)	2,6	8 (7-9); 19 (16-22)		16		<i>Branchiura sowerbyi</i>	D
neoB		21 (19-22)	2,5 (2-3,2)	7 (5-8); 15 (14-18)		32		<i>B. sowerbyi</i>	D
neo C		22 (20-24)	2,6 (2-4)	8 (6-10); 15 (13-18)				<i>B. sowerbyi</i>	D
neo D		21 (19-22)	2,7 (2-3,5)	7 (6-10); 17 (16-19)				<i>B. sowerbyi</i>	D

*megírás alatt

Raabeia típusú actinospórák



A spóratestből közvetlenül ágazik ki a három hosszú, többnyire hajlott processus. A ☺-val jelölt típusok a processusok végén elágaznak.

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula hossza	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max)	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma	alternatív gazda féreg (fajleírás esetében lelőhely)	
<i>Raabeia gorlicensis</i> Janiszewska, 1955	Janiszewska, 1955	hossz: 35	4		170	32		<i>Tubifex tubifex</i> (Odra és Ropa, Kárpátok, Lengyelo.)	F
<i>R. magna</i> Janiszewska, 1957	Janiszewska, 1957	hossz: 51-58	6-7		340 „teleszkópszerű”	128		<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (Oder, Barycz és Sieczka folyó, Zmigrod-hoz közel)	F
☺ <i>R. furciligera</i>	Janiszewska & Krztoń, 1973		4,4	32,8; 10,2	125	<32		<i>L. hoffmeisteri</i>	F
<i>M. cultus</i> n. sp.	Yokoyama és mtsai, 1995			21 (18-23); 8 (7-9)	204 (155-240)	11-16	3-5	Branchiura sowerbyi	C
<i>Raabeia</i> sp. oligochaetákból, egy olyan lazackeleltőből, ahol <i>S. truttae</i> fertőzés van	McGeorge és mtsai, 1997	18,2; 12,8	6,4		219			fiatal	

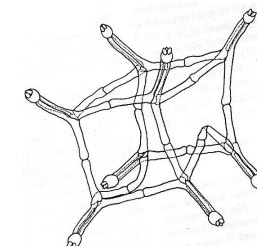
típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	procesus h.(min-max); sz.(min-max)	teljes hossz	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma, mérete	alternatív gazda féreg	
kanadai Sasajewun tó Raabeia A	Xiao & Desser, 1998a	sporoplazma: 16 (14-18); 10 (8-11)	4 (3,8-4,3); 2 (1,9-2,2)		145 (135-165); 8-9		8	3-4; 18	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	
Raabeia B		25,5 (24-26,5); 9 (8-10)	5,5 (5-5,8); 2,7 (2,5-2,8)		230 (210-240); 14 (13-15)		8, majd 16	száma: 3-4	<i>L. hoffmeisteri</i>	
Raabeia C		16,5 (15,5-17,5); 9 (8-11)	4,5 (4-5); 2,3 (2-2,5)		210 (200-220); 10-12		8	száma: 3-4	<i>L. hoffmeisteri</i>	
Raabeia D		21,5 (20-23); 9,5 (7,5-14)	4,5 (4-5); 3 (2,8-3,1)		290 (270-310); 11-13		16	száma: 3-4	<i>Tubifex tubifex</i>	
Raabeia E		24 (22,5-25); 11 (8,5-13)	4,5 (4-5); 2,6 (2,3-3)		215 (200-230); 9-11		12	száma: 3-4	<i>T. tubifex</i>	
Raabeia F		16,5 (15-18); 8,5 (7-10)	4,5 (4,3-4,8); 2,5 (2,3-2,7)		145 (130-165); 6-7		16	száma: 3-4	<i>L. hoffmeisteri</i>	
TAM F (inkább raabeia)		50; 6,4 (5,7-7)	5 (4,6-5,2); 3 (2,7-3,1)		180 (160-200); 10-11 alapnál		16	száma: 3-4	<i>L. hoffmeisteri, Rhyacodrilus ciccineus</i>	
százhalombattai TEHAG Type 1	El-Mansy és mtsai, 1998b	25,9; 11,8	5,9; 3,5	20; 11,8	294; 9	320			víz, <i>Branchiura sowerbyi, T. tubifex</i>	H
Type 2		14,1; 12,4	5,9; 4,7	12,4; 8,2	202,8; 8,2	216,9			víz, <i>B. sowerbyi</i>	H
Type 3		28,2; 14,1	7,5; 5,9	18,8; 12,9	183,6; 10,6	211,8			<i>Tubifex</i>	H
Type 4		21,7; 7,7	5,7; 4	16; 6,8	209,4; 6,6	231,1			víz	H
balatoni Type 1	El-Mansy és mtsai, 1998c	14,1; 12,4	5,9; 4,7	12,4; 8,2	202,8; 8,2	216,9			víz (<i>Limnodrilus</i>)	H
Type 2		21,7; 7,7	5,7; 4	16; 6,8	209,4; 6,6	231,1			<i>Tubifex</i>	H
☉ <i>M. dispar</i> Thélohan, 1895	Molnár és mtsai, 1999a	hossz: 37 (34-40)	7,5 (5,9-8,6); 4 (2,9-4,7)	30 (28-32); 14 (11,4-15,5)	121 (117-124); 10,8 (8,5-11,4) kis elágazás hossza: 6,2(4,2-7,1)	158 (150-168)	32		<i>T. tubifex</i>	C H

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	procesus h.(min-max)	teljes hossz	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum mérete	alternatív gazda féreg	
észak-skóciai lazacfarm type 1	Özer és mtsai, 2002	18,1 (16-19); 15,7 (14-18)	5; 4		94,5 (85-103)				fiatal	
type 2		18,1 (16-19); 16,1 (15,6-17,1)	7; 6		85,6 (82,7-99,8)				<i>Lumbriculus variegatus</i>	
type 3		33,9 (31,3-37,5); 12,8 (12,5-14)	6,4; 4,3		228,3 (212,5-243,8)		16		<i>Tubifex tubifex</i>	
type 4		29,6 (28,3-31,2); 16,5 (14,8-18,2)	6,4; 6,3		142,7 (135-164)		32		<i>T. tubifex</i>	
type 5		23,7 (21,7-24,8); 20,1 (18,6-21,7)	6; 5		133,3 (124-142,6)				<i>L. variegatus</i>	
Type 6		29,8 (28-31,2); 17,4 (16,4-18,7)	6; 4		164,9 (159,1-171,6)				<i>T. tubifex</i>	
új formájú raabeia, Sasajewun tó, Kanada	Koprivnikar & Desser, 2002	11,2±0,8; 4,9±0,4				34,6±1,8	17±1	3,2±0,8	<i>Uncinais uncinata</i> (Oligochaeta: Naididae)	
Bajorország, pisztráng farm Type 1	Oumouna és mtsai, 2003		5±0,4; 3±0,2	35±4; 12±2	245±13		20-28		<i>Tubifex</i> sp.	
Type 2			4±0,3; 3±0,3	18±2; 15±2	80±10					
százhalombattai TEHAG	2004*	23 (21-25); 10 (9-11)	4 (3-5); 2,5 (1,8-2,9)		191 (170-213); 7 (6-9)		16		<i>Branchiura sowerbyi</i>	D

*megírás alatt

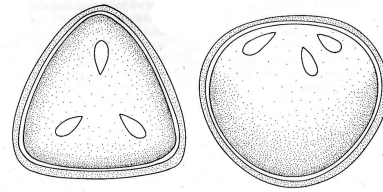
Siedleckiella típusú actinospórák

Nyolc, többnyire rövid nyelű triactinomyxon típusú spórára emlékeztető spóra összekapcsolódásával kialakuló kocka alakzat.



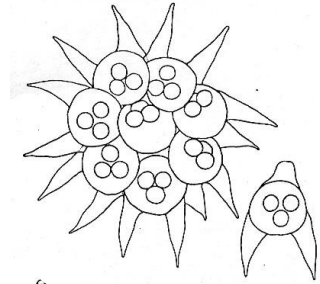
típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők; évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	teljes hossz	másodlagos sejtek száma	nyél hossza	alternatív gazda féreg (fajleírás esetében lelőhely)	
<i>Siedleckiella silesica</i> Janiszewska, 1952(53)	Janiszewska, 1955			hossz: 30-40 hordó formájú	hossz: 150-180	185-205	>100		<i>Tubifex</i> sp. (Odra folyó, Wrocław)	F
	Marques, 1984									
<i>Zschokkella nova</i> Klokaceva, 1914	Uspenskaya, 1995	hossz: 20-21	5x2,5		hossz: 60-70		16-32	15-17	<i>T. tubifex</i>	C
É-skóciai lazacfarm	Özer és mtsai, 2002	21,8 (21,2-22,5); 17,6 (15,6-17,8)	5x2,4		hossz: 60 (56,2-68,7)		16	lényegesen hosszabb nyél, mint az eddigi típusoknál	<i>T. tubifex</i>	
Chitose folyó, Hokkaido Japan	Székely és mtsai, 2003		hossz: 2,4 (2-3)	12,9 (12-15); 4,5 (4-5)	12,9 (12-15); 3,3 (3-4) alpnál és 2,2 (2,0-2,5) a processusok ízesülésénél			nincs nyél!!!	<i>Lumbriculus variegatus</i>	H

Sphaeractinomyxon típusú actinospórák



Processust nem viselő spóratestből álló, többnyire gömb fomájú spóratípus.

faj	szerzők, évszám	spóra méretei, morfológiája	poláris kapszula	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma	alternatív gazda féreg (lelőhely)	
<i>Sphaeractinomyxon štolci</i> Caullery-Mesnil, 1905	Janiszewska, 1955	átmérő: 17-25, gömb alakú				<i>Clitellio arenarius</i> , <i>Hemitubifex benedeni</i> (St. Martin, Royan, Franciaország, tengeri)	F
<i>S. gigas</i> Granata, 1923		keresztmetszet: 32-45, trigonális duplapiramis				<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> (Fiume, Mugnone, Florence, Olasz.)	F
<i>S. danicae</i> Georgevič, 1938		gömb vagy körte formájú		32		<i>Eiseniella</i> sp. (Ocrida tó, egykori Jugoszlávia)	F
<i>S. ilyodrili</i> Jirovec, 1940		sokszögű keresztmetszet: 15x25				<i>Ilyodrilus prespanensis</i> (Skutari tó, egykori jugoszláv partoknál)	F
<i>S. amanieni</i>	Marques, 1984						F
<i>Sphaeractinomyxon</i> sp.	Hallett és mtsai, 1995	piramidális, magasság: 45	kerek		> 2	ausztrál tengeri oligochaeták, Limnodrilodinae alcsalád, hasonlít <i>Smithsonodrilus minisculus</i> -ra	F
tengeri <i>Sphaeractinomyxon</i> spp.	Hallett és mtsai, 1997						F
<i>S. ersei</i> Hallett, O'Donoghue et Lester, 1998	Hallett és mtsai, 1998 ; *Hallett és mtsai, 1999	* átmérő: 15-17, bazális szélesség: 17-20,	*apikális nézetben kerek, keresztmetszet: 5; oldalnézetből körte formájú			<i>Dfoliodrilus divarticulatus</i> (Limnodriloidinae) (Moreton Bay, Queensland) <i>*Bathydrius</i> sp. (Phalodrilinae), <i>Limnodriloides lateroporus</i> , <i>Thalassodrilides</i> cf. <i>Gurwitschi</i> (Moreton Bay, Queensland)	F
<i>S. leptocapsula</i> n. sp.	Hallett és mtsai, 1999	apikális nézetből háromszög formájú, keresztmetszet: 20-24, bazális szélesség: 21 (20-23), hossz : 19 (17-22)	hossz: 5; karcú, körte formájú, hegyes végük a spóra közepe felé irányul		> 2	<i>Heronidrilus</i> sp. (Tubificidae: Rhyacodrilinae) (Lizard sziget, Ausztrália)	F



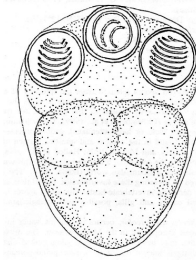
Synactinomyxon típusú actinospórák

Nyolc nyél nélküli, két hosszabb és egy rövidebb processust viselő spóra kapcsolódásával kialakuló gömb formájú spóratípus.

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz (min-max)		másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma	alternatív gazda féreg (fajleírás esetében lelőhely)	
				hosszabb	rövidebb				
<i>Synactinomyxon tubificis</i> Štolc, 1898	Marques, 1984	átmérő: 12-15	6; 3	hossz: 30	hossz: 7	32		<i>Tubifex tubifex</i>	F
	Janiszewska, 1955							<i>Tubifex</i> (Stvanice, egykori Csehszlovákia)	F
<i>S. longicauda</i> Marques et Ormières, 1982	Marques, 1984	átmérő: 22-25	7	hossz: 80	hossz: 8	16		<i>T. tubifex</i>	F
skót lazackeltető Syn. 'A'	McGeorge és mtsai, 1997	átmérő: 16,5 (14-19)	5; 4	hossz: 18 (15-21)	hossz: 5,2 (3-7)			<i>T. tubifex</i>	
Syn. 'B' (≅ <i>S. longicauda</i>)		átmérő: 18,3 (16-20)	6; 4	hossz: 64,4 (55-80)				<i>T. tubifex, Lumbriculus variegatus</i>	
kanadai Sasajewun tó	Xiao & Dessler, 1998b	sporoplazma: 31 (28-35); 17,5 (16-18,5)	7,5(7-8); 4(3,8-4,2)	138 (125-150); 12-14 alapnál		16, majd 32	3-4	<i>T. tubifex</i>	
skót lazacfarm S. type 1	Özer és mtsai, 2002	átmérő: 17 (14-19,2)	5; 4	hossz: 18 (15-21)	hossz: 5,3 (3,2-7,4)	32		<i>T. tubifex, L. variegatus</i>	
S. type 2		átmérő: 16,8 (16,4-17,2)	6,2; 5,4	33,6 (31,2-37,4)	hossz: 5,4 (3,8-7,8)	64		<i>T. tubifex</i>	
S. type 3		25,6 (21,8-26,5); 21,8 (18,7-23,4)	5; 4	hossz: 74 (71,8-78)		16		<i>T. tubifex, L. variegatus</i>	

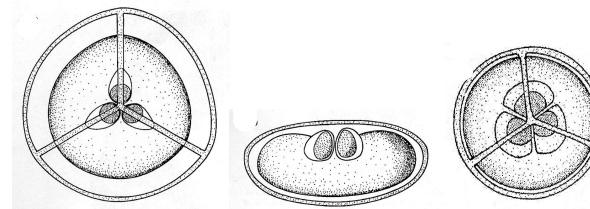
Tetractinomyxonok

Az epispóra négyszögletű, nem viselnek processusokat.



típus vagy faj	szerzők, évszám	spóra morfológiai jellemzői	spóra mérete	poláris kapszula mérete	alternatív gazda féreg (lelőhely)	
<i>Tetractinomyxon intermedium</i> Ikeda, 1912	Ikeda, 1912	az epispóra és az endospóra tetraéder formájú, a magok az epispóra három sarkában, a piramis forma alján helyeződnek	6 x 6	2,5 x 2,5	<i>Petalostoma (=Nephasoma) minutum</i> (tengeri fecskendőféreg) (Plymouth, tengeri)	F
<i>T. irregulare</i> Ikeda, 1912		az epispóra tetraéder, az endospóra gömb formájú; a magok a fejlődés során eltűnnek	7,5 x 7,5		<i>P. (=Nephasoma) minutum</i> (Plymouth, tengeri)	F
<i>Ceratomyxa shasta</i> új típus	Bartholomew és mtsai, 1997 Køie, 2000		11 x 14		<i>Manayunkia speciosa</i>	C
új típus 1	Køie, 2002		12-16 x 10-12	3,5 x 3,5	<i>Neveis diversicolor</i> (Polychaeta), Dánia, tengeri	
új típus 1			7-8 x 7-8	2,0 x 2,0	<i>Spirorbis spirorbis</i> (Polychaeta), Dánia, tengeri	
<i>Ellipsomyxa gobbii</i> –val végzett kísérletben	Køie, 2004		5-6 x 5-6	1,5 x 1,5	<i>Hydroides norvegica</i> (Polychaeta), Dánia, tengeri	
					<i>Nereis</i> spp.	C

Tetraspora típusú spórák

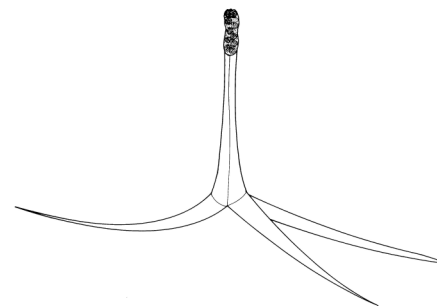


A sphaeractinomyxon típusú spórákra hasonlítanak, azzal a különbséggel, hogy négyesével fejlődnek a pánsporocisztán belül.

faj	szerzők, évszám	spóra méretei	poláris kapszula formája; mérete	spóra formája	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum csavarjainak száma	alternatív féreg (lelőhely)	
<i>Tetraspora discoidea</i> n. sp.	Hallett és Lester, 1999	átmérő: 39 (33-52), bazális szélesség: 35 (33-38), hossz: 18 (14-22)	gömbölyded; apikális nézetből: 6,6 (4,7-7,8)	csaknem kerek; apikális nézetben a nyúlványok hegyes sarkot formálnak; oldalnézetből dorzozentrálisan lapított	>100	> 7	<i>Doliodrilus diverticulatus</i> (Tubificidae: Limnodriloidinae) (Boggy Creek, Moreton Bay, Ausztrália, tengeri)	F
<i>T. rotundum</i> n. sp.		átmérő apikális nézetből: 26 (25-27), hossz: 23 (22-25), bazális szélesség: 25 (23-28)	majdnem kerek; ~4	oldal- és apikális nézetből is kerek; nyúlványok nem formálnak kiszélesedést	>100	> 3	fiatal <i>Tubificidae</i> spp. (Boggy Creek, Moreton Bay, Ausztrália, tengeri)	F

Triactinomyxon típusú actinospórák

A spóratestet egy viszonylag hosszú nyél köti össze a három processusszal.



típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max).	sporoplazma h.(min-max)	nyél h.(min-max)	processus h.(min-max)	teljes hossz, szélesség	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg (fajleírás esetében lelőhely)	
<i>Triactinomyxon ignotum</i> Štolc, 1899	Janiszewska, 1955; *Marques, 1984		20-30	*140-170	*175-220	110-165; 11-15	8	<i>Tubifex</i> sp. (egykori Csehszlovákia)	F
<i>T. magnum</i> Granata, 1923				*25-30	500 *500		16	<i>Limnodrilus udekemianus</i> (Fiume, Greve, Florence)	F
<i>T. légeri</i> Mackinnon et Adam, 1904 *1924		*15-20	15-20	*90-140		90-140; 11-16	24	<i>T. tubifex</i> (London)	F
<i>T. dubium</i> Granata, 1924, synonim <i>T. sp.</i> Léger 1904-vel							32	<i>T. tubifex</i> (Grenoble)	F
<i>T. mrázeki</i> Mackinnon et Adam, 1924		*25-65	25-65	*150	*120-130	150; 12	50-100	<i>T. tubifex</i> (London)	F
<i>T. ohridensis</i> Georgevič 1940		*20-30		*120-140		hossz: 120-140	8	<i>T. ohridensis</i> (St. Naoum, Ochrida tóhoz közel)	F

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	nyél h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	teljes hossz	másodlagos sejtek száma	poláris filamentum mérete (min-max)	alternatív gazda féreg (fajleírás esetében lelőhely)		
<i>T. petri</i> Georgevič 1940	Janiszewska, 1955		Megjegyzés: valószínűleg 2 faj lett egynek leírva						8		<i>Lumbriculus</i> (Ochrida tó)	F
<i>T. naidanum</i> Naidu, 1956	Marques, 1984				hossz: 100	hossz: 120		12		<i>Nais communis</i>	F	
<i>T. robustum</i> Marques, 1984	Marques, 1984	hossz: 50			hossz: 90-110			28		<i>Eiseniella tetraedra</i>	F	
<i>M. cotti</i> El-Matbouli et Hoffmann, 1989	El-Matbouli & Hoffmann, 1989							16		<i>Tubifex tubifex</i>	C	
<i>M. carassii</i> Klokaceva, 1914	El-Matbouli & Hoffmann, 1993			hossz: 20,4±1,62		hossz: 277,31±22,37	nyél+e-pispóra hossza: 181,95±7,76	~150		<i>T. tubifex</i>	C	
<i>M. arcticus</i> Pugachev and Khokhlov, 1979	Kent és mtsai, 1993		hossz: 7 (5-7,5)	hossz: 43,4 (40,5-49,5)	hossz: 77,8 (73,5-82)	hossz: 314,5 (294,5-360,5)			38 (37-40,5)	<i>Stylogdrilus heringianus</i>	C	
<i>M. hungaricus</i> Jaczó, 1940	El-Mansy & Molnár, 1997b		7,7(7-8); 3(2,5-3,5)	38,9(30-45); 9,5(9-10)	hossz: 80,8 (80-84); conical structure” hossza: 13µm	hossz: 196,7 (160-240)	315	~18		<i>T. tubifex</i> ; <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	C H	
<i>M. drjagini</i> Achmerov, 1954	El-Mansy & Molnár, 1997a	hossz: 39 (37-42)	7(6,5-7,5); 4(3,5-4,5)	32(30-35); 10,5(10-11,5)	66 (60-70); ~10	126 (120-130); 10 (9-10,5)	198 (190-200)	~14		<i>T. tubifex</i>	C H	
type, skót lazackelte-tőből, ahol <i>S. truttae</i> fertőzés van	McGeorge és mtsai, 1997		7; 4	52 (45-60); 12,4 (12-14)	130 (110-150); 15-ről 25-re szélesedik lefelé	hossz: 129 (107-153)		>60		nincs azonosítva		

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	nyél h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	teljes hossz	másodlagos sejtek száma; mérete	poláris filamentum csavarjainak száma; mérete	alternatív gazda féreg	
ausztrál tengeri	Roubal és mtsai, 1997		hossz: 3,1-4,7	hossz: 17-17,2	102-142; 7,7-21,6	hossz: 93,6-185			legalább 3 csavar	Limnodriloidinae és Phallo-drilinae alcsalád (<i>Duridrilus</i> sp.)	
<i>M.cerebralis</i>	El-Matbouli & Hoffmann, 1998		4,88(4,7-5,02); 3,22(3,1-3,32)		146,67 (135,25-155,83); 12,42 (11,5-14,51)	hossz: 193,62 (147,38-214,21)		száma:32-50			C
<i>M.portucalensis</i> Saraiva & Molnár, 1990	El-Mansy és mtsai, 1998a	36,6(36-37); 10,6(9,5-12)	5,2(4,5-5,5); 3,2(3-3,5)	31,9(31,5-32); 10,6(9,5-12)	101 (97-106); elején: 10,2 (8,5-12) és végén: 19,6 (19-20)	190,7 (156-225); 15,3 (14-16,5)	328 (326-330) spóratest+ nyél hossza: 143 (142-143,5)	száma:32		<i>Tubifex tubifex</i> , Ø <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	C H
kanadai Sasajewun tó TAM A	Xiao & Desser, 1998a		6(5,7-6,2); 4(3,8-4,1)	55(40-70); 11-13	spóratengely 215 (190-250); 19 (17-23)	370 (340-380); 21 (20-23) alapnál		~256; 0,8-1	3-5	<i>L. hoffmeisteri</i>	
TAM B			5(4,7-5,2); 3(2,8-3,1)	23 (20-25), 45 (40-50) késői; 18 (16-20), 15(14-16) késői	130 (120-145); 20 (18-23)	205 (200-210); 20 (18-21) alapnál		kb. 8-16, majd 32; 2, majd 4,5	3-5	<i>L. hoffmeisteri</i> , <i>T. tubifex</i>	
TAM C			5(4,7-5,2); 3(2,8-3,1)	18 (16-20), (28-31) késői; 10-13	195 (185-205); 32 (26-38)	290 (280-300); 25 (23-26) alapnál		8; 4,5-6	3-5	<i>L. hoffmeisteri</i>	
<i>T. ignotum</i> Stolc, 1899			5(4,7-5,2); 3(2,8-3,1)	40(38-44); 14(13-15)	175 (170-180); 26 (25-27)	193 (175-210); 22 (20-23) alapnál		8; 5	4-5	<i>L. hoffmeisteri</i>	
TAM D			6(5,7-6,2); 4(3,8-4,1)	22 (20-25), 43(40-50)késői; 14(13-15)	63 (60-65); 17 (16-18)	110 (105-115); 11 (10-12) alapnál		16, majd 32; 2,5 majd 4	4-5	<i>L. hoffmeisteri</i>	
TAM E			5(4,8-5,2); 3(2,9-3,1)	50 (47-53); 16 (15-17)	200 (190-210); 41 (40-42)	285 (270-300); 32 (30-33) alapnál		16, majd 32; 4-5	4-5	<i>L. hoffmeisteri</i> , <i>T. tubifex</i>	

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	nyél h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	teljes hossz	másodlagos sejtek száma; mérete	poláris filamentum csavarjainak száma; mérete	alternatív gazda féreg	
<i>T. dubium</i> Granata, 1924 <i>Triactinomyxon</i> sp. Léger, 1904	Xiao & Dessler, 1998a		5,5(5,3-5,8); 4(3,8-4,1)	31(30-32); 19(18-20)	spóratengely 145 (130-160) 25 (22-28)	260 (250-270); 27 (26-28) alapnál		32; 4-4,5	3-5; 34-36	<i>Tubifex tubifex</i>	
TAM F (inkább raabeia)			5(4,6-5,2); 3(2,7-3,1)	50; 6,4(5,7-7)		180 (160-200); 10-11 alapnál		száma:16	száma: 3-4	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Rhyacodrilus coccineus</i>	
százhalombattai Type 1	El-Mansy és mtsai, 1998b	36,6; 10,6	7; 3,5		102; 9,4 elején, és 16,5 végén	128; 10,6		száma: ~27		víz, <i>Stylaria, Tubifex</i>	H
2		101,2; 14,1	11,8; 5,9					mérete: 11,8x10,6		víz	H
3		47,1; 10,6	5,9; 4,5		150; 15,3 elején és 10,6 végén	127,5; 14,5		8; 6x4,7		<i>Nais, Tubifex</i>	H
4		41,2; 8,8	4,7; 2,4		137,7; 9,4 elején és 20 végén	173,4; 14,3		8; 5,9x4,7		víz, <i>Limnodrilus</i>	H
balatoni Type 1	El-Mansy és mtsai, 1998c	50,6; 12,9	7,1; 3,5		123,6; 21,2 elején	230; 18,8	404,1			víz (<i>Tubifex</i> vagy <i>Limnodrilus</i>)	H
2		25,4; 10,6	3; 2,9		117,7; 15,3 elején és 9,4 végén	152,2; 17,6	295,2			víz (<i>Tubifex</i> vagy <i>Limnodrilus</i>)	H
3		44,7; 11,8			87,1; 20 elején	224,6; 17,5	360	21; 3,5x3,5		víz (<i>Tubifex</i>)	H
4		45; 12,9	8; 5,9		149; 23,5 elején és 14,1 végén	281,7; 20,8	478,4			víz (<i>Limnodrilus</i>)	H
5		37,7; 13,5	5,9; 3,5		90,6; 12,9 elején és 17,7 végén	249; 16,1	377,8			víz (<i>Tubifex</i> vagy <i>Limnodrilus</i>)	H

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	nyél h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	teljes hossz	másodlagos sejtek száma; mérete	alternatív gazda féreg
<i>M.pseudo-dispar</i> Gorbunova, 1936	Székely és mtsai, 1999	50,4 (47-53); 15,8 (12,8-18)	5,1 (4-6); 3 (3-3)	45 (42-48); 15,8 (12,8-18)	157,3 (145-173); 15,8 (12,8-18)	hosszabb: 196,6 (190-204); rövidebb: 127,2 (104-144)	206,5 (179,2-244)	száma: 8	<i>Tubifex tubifex</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
<i>M. bramae</i> Reuss, 1906	Eszterbauer és mtsai, 2000	34,1(28-40); 11,6(10-12)	4,8 (4-6); 3,2 (3-4)	26,1 (20-32); 11,6 (10-12)	102,5 (99-108); 11,6 (10-12) közepén	246,8 (224-260); 11 (10-12) közepén	139 (128-152)	32; 3,1 (2-4)	<i>T. tubifex</i> , <i>ØL. hoffmeisteri</i>
egyiptomi 1 t	El-Mansy, 2001		6; 4	24; 10,5	136; 11,3 elején és 36 végén	100; 17,6		20; 4-4	víz
2 t			8; 4,5	49,5; 9	41,3; 4,5 elején és 7,5 végén	124; 23,2		60; 3-3	víz
3 t			5,3; 2,3	33,3; 25	250; 20,8 elején és 40 végén	247,5; 42		14; 2,3-2,3	víz
<i>M. macrocapsularis</i> Reuss, 1906	Székely és mtsai, 2002a	27,15 (23-31); 12 (10-14)	5,14 (4-6); 3,8 (3-4)	20,57 (16-24); 12 (10-14)	60,15 (53-69); 9,47 (9-10)	116,61 (94-141); 8,5 (8-10)		száma: 32 (elején talán 16)	<i>T. tubifex</i> , <i>ØL. hoffmeisteri</i>
észtonországi édesvíz Type 1 (≅ <i>M. pseudodispar</i>)	Rácz & Timm, 2002	37,6 (29-50); 12,23 (11-15)	5,33 (5-6); 3 (3-3)	32,2 (24-43); 12,23 (11-15)	134,33 (114-147); 16,54 (13,5-19,4)	hosszabb: 200,6 (168-254); 15 (13-19) rövidebb: 154,43 (140-188); 14,93 (13-18)		száma: 8	<i>T. tubifex</i>
Type 2 (≅ <i>M. macrocapsularis</i>)		25,99 (20-31); 13,11 (10-17)	5,65 (4-7); 3,72 (3-5)	19,93 (14-25); 12,4 (9-17)	56,02 (42-66); 9,56 (8-13)	113,63 (72-141); 9,52 (7-12)		száma: 16, majd 32	<i>T. tubifex</i>
Type 3		38,59 (29-48); 11,23 (9-13)	5,44 (4-6); 3,62 (3-5)	32,69 (25-41); 10,48 (8-12)	83,76 (73-96); 11,05 (9-14)	178,16 (146-230); 11,6 (9-14)		száma: 24	<i>T. tubifex</i>

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	sporoplazma h.(min-max); sz.(min-max)	nyél h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg	
japán lazackeltető befolyója Type 1	Székely és mtsai, 2002b		6 (5,5-6,2); 3,5 (3,2-3,8)	35 (28,9-30,8); 12,5 (10-14)	125 (112-150);	178 (162-200); 10 (7-14)	32	<i>Rhyacodrilus komarovi</i>	H
Type 2			5,6 (5-5,9); 3,7 (3,5-4,2)	62 (57,5-75); 9,1 (8,75-12,2)	138 (122-142);	187 (175-205); 13,8 (13-14,2)	64	<i>R. komarovi</i>	H
édesvízi lazacfarm, É-Skócia	Özer és mtsai, 2002	47,6; 15,2			136,5	hossz: 161,1	60	fiatal, nem azonosított	
pisztráng-keltető, Bajorország, type 1	Oumouna és mtsai, 2003		4±0,6; 3±0,3		spóratengely 170±10	hossz: 160±5	8	<i>Tubifex</i> sp.	
type 2			5±0,4; 4±0,2		67±2	hossz: 75±5	16	<i>Tubifex</i> sp.	
type 3			5±0,5; 4±0,1		80±5	hossz: 175±5		nincs azonosítva	
type 4			5±0,1; 3±0,4		155±5	hossz: 202±8	24-32	nincs azonosítva	
<i>Myxobolus intimus</i> Zaika, 1965	Rácz és mtsai, 2004	33,4 (25,8-42,3); 10,7 (8,1-12,7)	5,7 (4,7-7,3); 4,1 (2,9-5,8)	28,4 (22,1-38,8); 10,2 (8,3-12,3)	158,8 (144,5-176,3); 14,2 (11,5-17,3)	237,5 (214,5-265,6); 13,1 (10,5-15,8)	32	<i>T. tubifex</i>	D
százhalombattai TAM A	2004*	43 (40-46); 13 (11-15)	6; 4	hossz: 36 (34-38)	116 (107-129); 14 (11-16) spóratestnél, 20 (17-23) végén	214 (169-249); 18 (15-20)	24	<i>T. tubifex</i>	D
TAM B		44 (38-52); 9 (8-11)	4; 3	hossz: 38 (33-45)	113 (107-117); 9 (8-13) spóratestnél, 19 (16-24)végén	169 (132-185); 10 (9-13)	8	<i>T. tubifex</i>	D

*megírás alatt

típus (pl. lelőhely alapján) vagy faj	szerzők, évszám	spóratest h.(min-max); sz.(min-max)	poláris kapszula h.(min-max); sz.(min-max)	sporoplazma h.(min-max)	nyél h.(min-max); sz.(min-max)	processus h.(min-max); sz.(min-max)	másodlagos sejtek száma	alternatív gazda féreg	
százhalombattai TAM C	2004*	43 (42-45); 14 (13-15)	5; 2,5	37 (36-37)	149 (140-163); 13 (11-14) spóratestnél, 24 (22-29) végén	210 (194-224); 18 (16-20)	8	<i>Tubifex tubifex</i>	D
TAM D		31 (28-35); 9 (8-9)	5; 2,5	26 (23-28)	205 (199-210); 8 (7-9) spóratestnél, 15(13-16) végén	140 (118-159); 14 (12-16)	8 vagy 16	<i>T. tubifex</i>	D
tiszai TAM E	2004*	7(27-48); 12(9-17)	5,5; 2,7	30 (25-42)	241 (222-258); 11(9-14) spóratestnél, 17(14-21) végén	150 (120-182); 13 (12-14)	8	<i>T. newaensis</i>	D
TAM F		32(28-37); 11(10-13)	5; 2,5		140 (118-160); 11 (11-12) spóratestnél, 20 (19-21) végén	143 (121-165); 15 (13-17)		<i>T. tubifex</i>	D

*megírás alatt

10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Hálás köszönettel tartozom témavezetőmnek, egyben főnökömnek, DR. MOLNÁR KÁLMÁNNak, aki munkám során mindvégig sokat segített, támogatott. A témacsoport jelenlegi munkatársai közül szintén hálás köszönetemet fejezem ki DR. ESZTERBAUER EDITnek, DR. SZÉKELY CSABÁNAK és PATAKINÉ OSTOROS GYÖRGYINEK, korábbi munkatársaink közül pedig VÁRAINÉ KIS ZSUZSÁNAK és DÁNYI RITÁNAK a közös munkavégzésért, egymás segítéséért, az egymásra való odafigyelésért.

Mindannyiuknak köszönet azért, hogy egy olyan technikai háttér birtokában végezhettem munkámat, amely nagymértékben elősegítette az eredmények gyors elérését. Külön köszönet illeti DR. SZÉKELY CSABÁT és PATAKINÉ OSTOROS GYÖRGYIT, hogy áldozatos munkájukkal mindig rendelkezésre álltak az SPF halivadékok és oligochaeták. PATAKINÉ OSTOROS GYÖRGYIT a szövettani munka elvégzéséért is külön köszönet illeti.

Köszönettel tartozom DR. BASKA FERENCNEK a szövettani technikákban nyújtott segítségéért és a lelkes tanításáért; DR. MAJOROS GÁBORNAK és DR. SZÉKELY CSABÁNAK a cyclops-os kísérlet kivitelezéséhez nyújtott ötletért; DR. KIS JÁNOSNAK a statisztikai elemzésekben, az SPSS11.0 és a SigmaPlot program (ábrarajzoló), DR. RÓZSA LAJOSNAK a QP 2.0 használatában és az eredmények értelmezésében nyújtott segítségéért.

Szakdolgozóink közül külön köszönet illeti meg LETENYEI MÁRTÁT, aki a Tiszáról első ízben gyűjtött oligochaetákat és vizsgálta nyálkaspórák fertőzöttségüket a százhalombattai férgekkel együtt. Nem volt fáradtság irányítani munkáját, együtt dolgozni vele. Köszönet az eredményes kooperációért. Az előbb említett actinospóra minták molekuláris biológiai vizsgálatáért köszönet illeti DR. ESZTERBAUER EDITET és MARTON SZILVIÁT, aki olykor az oligochaeták vizsgálatába is besegített.

A korábban nálunk szakdolgozók közül DR. ZEMANKOVICS ESZTERNEK és MATLÁRI FERENCNEK is köszönet a jó hangulatú és eredményes együttműködésért.

Köszönöm az MTA Állatorvos-tudományi Kutatóintézet egykori igazgatójának, DR. NAGY BÉLÁNAK, hogy 1999-ben felvett az intézet munkatársai közé és intézetünk jelenlegi igazgatójának DR. HARRACH BALÁZSNAK, hogy azóta is folytathattam munkámat.

Végül, de nem utolsósorban családom minden egyes tagjának köszönöm a türelmet!