

FUNGAL DISEASES OF FISHES

by
Gordon A. Neish
Mycology Section,
Biosystematics Research Institute,
Agriculture Canada
Ottawa, Canada K1A 0C6

and
Gilbert C. Hughes
Department of Botany and
Institute of Oceanography
University of British Columbia
Vancouver, Canada V6T 1W5

T.F.H Publications,
Inc., Ltd.

Г. Нейш, Г. Хьюз

МИКОЗЫ РЫБ

Москва
«Легкая и пищевая
промышленность»
1984

ББК 47.2
НЗ8
УДК 597—12

Перевод с английского *С. Р. Золотаревой*
Научные редакторы проф. *В. А. Мусселлус, А. М. Марченко*

Нейш Г., Хьюз Г. Микозы рыб: пер. с англ. — М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1984. — 96 с.

В книге впервые в мире обобщены данные о болезнях рыб, вызываемых грибами. Дана характеристика микозов карповых, лососевых и других рыб. Предложены меры по профилактике этих заболеваний. Указаны проблемы, стоящие перед современной ветеринарной микологией.

Предназначена для микологов, ихтиопатологов, ихтиологов-рыбоводов. Книга входит в серию книг «Болезни рыб», выходящую под редакцией известных ученых Снежо и Аксельрода. В 1981 г. в издательстве вышла другая книга из этой серии «Стресс и болезни рыб» Ведемейера и др.

Табл. 8. Илл. 48. Библиография — 425 названий.

Гордон А. Нейш,
Гилберт С. Хьюз

МИКОЗЫ РЫБ

Редактор *С. Н. Шестаков*
Художник *С. Н. Орлов*
Художественный редактор *В. В. Зеркаленкова*
Технический редактор *Г. А. Алавина*
Корректор *Р. А. Взорове*

ИБ № 251

Сдано в набор 25.10.83. Подписано в печать 25.10.84. Формат 60x90 1/16. Бумага офсетная № 2. Литературная гарнитура. Офсет. Объем 6,0 + 1,0 п.л. вклейка. Усл.п.л. 6,0 + 1,0 вклейка. Усл.кр.-отт. 10,38. Уч.-изд.л. 8,89. Тираж 3000 экз. Зак. 1959. Цена 70 коп.

Издательство «Легкая и пищевая промышленность»,
113035, Москва, М-35, 1-й Кадашевский пер., д. 12.

Фотонабор сделан в Ярославском полиграфкомбинате Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 150014, Ярославль, ул. Свободы, 97. Отпечатан в Московской типографии № 6 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 109088, Москва, Ж-88, Южнопортовая ул., 24.

© 1980 by T. F. N. Publications, Inc., Ltd.
© Перевод на русский язык, «Легкая и пищевая промышленность», 1984.

Н 4002030000—195 195—84
044(01)—84

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ	4
ОТ АВТОРОВ	5
ПРЕДИСЛОВИЕ	6
ООМИЦЕТЫ (OOMYCETES)	7
Морфология и таксономия	7
Исследование сапролегниоза. Краткий исторический обзор	14
Сущность и причины сапролегниоза	20
Патология	28
Профилактика и лечение	33
БРАНХИОМИЦЕТЫ (BRANCHIOMYCES)	34
Систематика, патология и эпизоотология	34
Профилактика и лечение	41
ИХТИОФОНУС (ICHTHYOPHONUS)	42
Систематика	42
Морфология и развитие <i>Ichthyophonus hoferi</i>	45
Патология и эпизоотология <i>Ichthyophonus hoferi</i>	54
Профилактика и лечение	61
НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ (FUNGI IMPERFECTI)	61
Бластомицеты (<i>Blastomycetes</i>)	63
Гифомицеты (<i>Hyphomycetes</i>)	64
Целомицеты (<i>Coelomycetes</i>)	72
АСКОМИЦЕТЫ (ASCOMYCETES)	75
ДЕРМОЦИСТИДИУМ (DERMOCYSTIDIUM)	76
Введение	76
Эпизоотология	77
Патология	78
Профилактика и лечение	79
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (References)	80
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ	94

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Настоящая книга является первым и пока единственным в мире обобщением литературных данных о болезнях рыб, вызываемых грибами, — микозах рыб. Между тем микозы рыб и беспозвоночных приобретают все большее значение в современном рыбоводстве как пресноводном, так и морском. Известен ряд факторов в биотехнике интенсивных форм рыбоводства, способствующих возникновению микозов, некоторые из которых наносят большой ущерб. Поэтому к изучению грибов, возбудителей болезней рыб и беспозвоночных, их диагностике и профилактике привлечено сейчас особое внимание специалистов тех стран, где занимаются аквакультурой.

В предлагаемой читателю книге канадских авторов проанализированы все известные микозы лососевых, карповых и других рыб, описаны возбудители и эпизоотология, признаки болезней, даны методы диагностики и существующая профилактика. В то же время ознакомление с этой книгой показывает, что в области ихтиомикологии имеется еще очень много проблем, требующих скорейшего и всестороннего изучения. Не ясна систематика грибов, не достаточно изучена их морфология, много спорных вопросов в биологии возбудителей и эпизоотологии болезней, мало действенных мер профилактики и еще меньше терапии. Недостаточно изучены даже такие давно известные болезни, как бронхиомикоз, сапролегниоз и др.

Авторы книги использовали обширную литературу, посвященную грибным болезням, в том числе и советских авторов — И. Н. Дудки, И. И. Беспалого, Л. Х. Апазиди, А. А. Флоринской и др. К сожалению, авторы не успели включить в книгу недавно вышедшие работы А. М. Марченко, показавшего, что болезнь, получившую в СССР название микоза плавательного пузыря лососевых, вызывает не только *Phoma herbazum*, но и некоторые другие виды несовершенных грибов. Изучены не только возбудитель болезни и патология, но и определены источники инфекции, разработаны эффективные меры профилактики.

Эта книга из серии «Болезни рыб» является второй книгой, выходящей под редакцией крупных американских ученых Снежко и Аксельрода, переведенной на русский язык и изданной в Советском Союзе.

Книга написана хорошим языком, содержит много интересного фактического материала. Однако в ней есть и спорные сведения, требующие дальнейших исследований. Библиография очень полезна для специалистов, занимающихся изучением микозов рыб.

Книга представляет несомненный интерес не только для ихтиопатологов, но и для ветеринарных врачей, ихтиологов, физиологов, рыбоводов и других специалистов, работающих в области аквакультуры.

Проф. В. А. МУССЕЛИУС

ОТ АВТОРОВ

Мы сознаем всю меру ответственности за возможные погрешности в излагаемых данных и их интерпретации, но считаем, что не смогли бы завершить данную книгу без поддержки и сотрудничества друзей и коллег, предоставивших нам иллюстрации и рукописи до их опубликования и помогавших нам советом. Мы особенно признательны Либеро Аджелло, Гордону Р. Беллу, Вики С. Блейзер, Ивану Борони, Тревору П. Т. Эвелину, Джиянлуиджи Джуиссани, Роджеру Гусу, Этторе Гримальди, С. Дж. Хьюзу, Т. В. Джонсону, Бобу Кабату, Дугласу С. Кингу, Россу Ф. Нигрелли, Николь Норалд-Тинтигнер, Рафаэлю Педуцци, Френку О. Перкинсу, Х.-Х. Рейхенбах-Клинке, Рональду Дж. Робертсу, Ричарду Е. Вольке и Вильяму Т. Ясутаке. Если эта книга станет ценным вкладом в ветеринарную микологию, то этим успехом она в основном будет обязана тому, что указанные лица выразили готовность принять участие в ее подготовке.

Мы выражаем благодарность также Лауре Уильсон Нейш за ее неоценимую помощь в окончательной работе над рукописью, а также библиотекарям Университета Британской Колумбии, отдавшим много времени и сил правильному расположению ссылочного материала в книге. Опубликованный прежде иллюстративный материал воспроизведен в настоящей книге с любезного разрешения Academic Press, Inc., Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia, Journal of Fish Biology, Journal of the Fisheries Research Board of Canada, Journal of Pathology, Memorie del' Istituto Italiano di Idrobiologia and the University of Wisconsin Press. Мы очень признательны выше-названным организациям за оказанную помощь.

Выражаем благодарность д-рам С. Ф. Снежко и Х. Р. Аксельроду, редакторам данной серии книг, за их ценные советы и помощь, оказанную ими в процессе создания книги.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Цель данной книги — ознакомить рыбоводов-биологов, ихтиопатологов и микологов с современными понятиями о болезнях, вызываемых грибами. Об этих болезнях написана обширная литература, которая существует более двухсот лет на разных языках в различных журналах, книгах, диссертациях и докладах. Кроме того, многие литературные данные можно получить только в крупных научно-исследовательских библиотеках. Мы предприняли попытку подготовить обзор этих данных и обсудить микозы рыб с точки зрения миколога, акцентируя внимание на патологии рыб.

В процессе подготовки книги мы столкнулись с удивительным фактом. Многие основные вопросы микологии все еще остаются без ответа, несмотря на то что за последние десять лет значительно расширились исследования микозов рыб. Как ни странно, многие современные исследования вместо того, чтобы ответить на старые вопросы, поставили новые проблемы. Например, все еще не установлено систематическое положение *Branchiomycetes* и предстоит определить, существует ли он в естественных условиях в качестве сапротрофа. У нас также нет четкого представления о том, что в действительности представляет собой *Ichthyophonus hoferi*. Несмотря на то что большинство исследователей называет его грибом, данных, подтверждающих это, немного. В последнее время появилось много статей, в которых описаны болезни рыб, вызванные различными несовершенными грибами. Однако мы можем только предположить, как возникают эти инфекции. Не ясно также, почему те или иные несовершенные грибы вызывают заболевания, как их можно предупредить и лечить, если они являются причиной серьезных эпизоотий. В настоящей книге мы предприняли попытку не только суммировать данные о микозах рыб, но и выделить проблемы, требующие дальнейших микологических исследований.

ООМИЦЕТЫ (ООМУСЕТЕС)

МОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЯ

Наиболее известные и широко распространенные микозы рыб вызываются пресноводными грибами — представителями класса оомицетов. Как указывает Эйнсворт (Ainsworth, 1976), первые данные о заражении рыб грибами встречаются у Уильяма Ардерона (William Arderon, 1748), описавшего оомицетную инфекцию у плотвы.

Характерной особенностью, отличающей оомицеты от других классов грибов, является наличие подвижных спор с двумя жгутиками, один из которых гладкий, другой перистый. Иными словами, они являются двужгутиковыми гетероконтными зооспорами. Зооспоры образуются в структурах, называемых зооспорангиями. Для большинства оомицетов это основной способ бесполого размножения и распространения. Бесполое размножение происходит также с помощью хламидоспор и гемм. Оно характерно для грибов порядка Saprolegniales, которым в основном посвящена данная глава. Половой процесс оогамный, и класс оомицетов получил название по этому признаку. Слияние ядер неподвижных гамет приводит к образованию толсто-стенной покоящейся споры (ооспоры). От большинства других грибов оомицеты отличаются также тем, что содержат в стенках клеток клетчатку. Кроме того, в вегетативном состоянии большинство оомицетов имеет диплоидное ядро. Все оомицеты, рассматриваемые в данной главе, имеют зукарпический ценоцитический таллом, т. е. образуют нити, называемые гифами, которые в отличие от гиф так называемых высших грибов имеют ограниченное число поперечных перегородок, называемых септами. Совокупность гиф называют мицелием. Большинство указанных морфологических признаков показано на рис. 1 и 2.

Класс оомицетов подразделяют на четыре порядка: Lagenidiales, Peronosporales, Leptomitales и Saprolegniales. Виды оомицетов, отнесенные к паразитам, встречающиеся в естественных условиях или искусственно привитые на живой рыбе, в настоящее время отнесены к десяти родам (рис. 1, табл. 1). Из них род *Pythium* из порядка Peronosporales, род *Leptomit* из порядка Leptomitales и восемь родов (*Achlya*, *Aphanomyces*, *Calyptrolegnia*, *Dictyuchus*, *Leptolegnia*, *Pythiopsis*, *Saprolegnia*, *Thraustotheca*) из порядка Saprolegniales имеют виды, определенные как паразиты рыб. Они вызывают заболевания рыб в естественных условиях или при искусственном заражении. Ни один представитель порядка Lagenidiales [за исключением *Lagenidium rabenhorstii* Zopf, патогенность которого не доказана (Kahls, 1930)] не признан как паразит рыб. По количеству видов и частоте обнаружения из вышеуказанных родов следует выделить представителей двух родов сапролегний: *Achlya* и *Saprolegnia* (см.

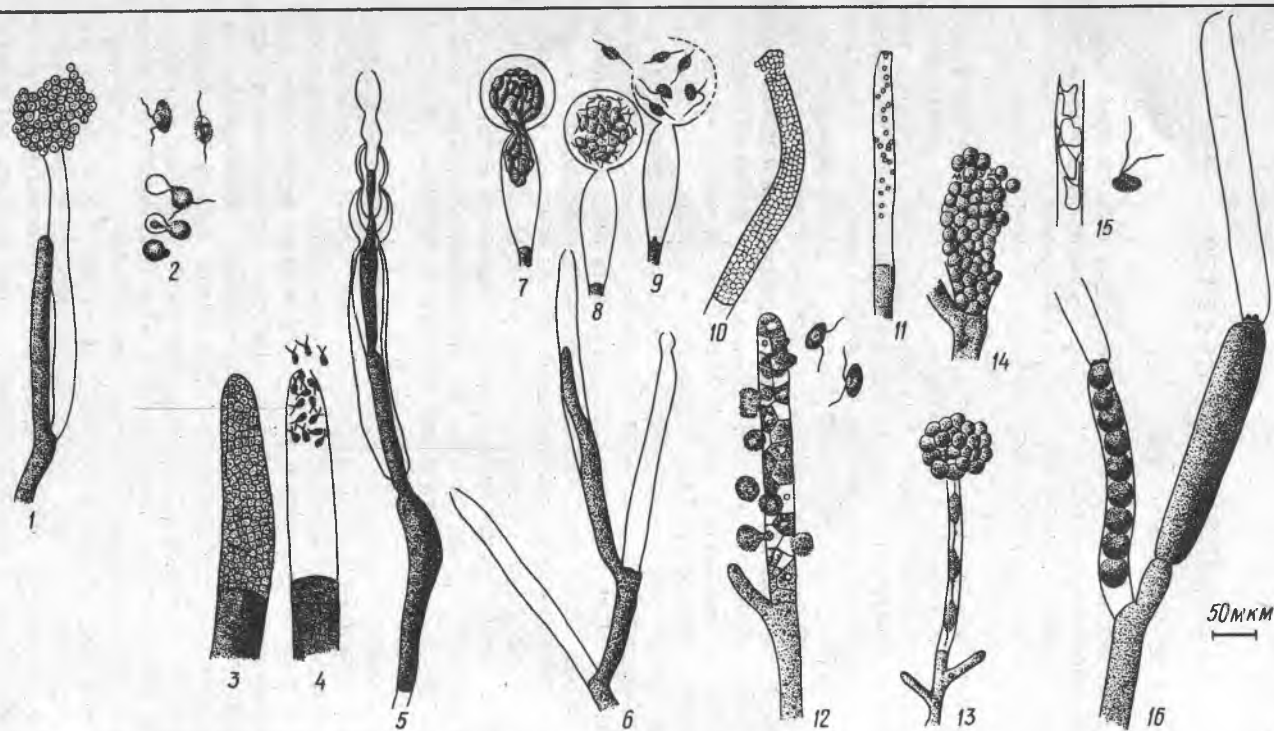


Рис. 1. Зооспорангии оомицетов, являющихся потенциальными паразитами рыб:

1, 2 – *Achlya* – первичные цисты, сгруппированные у выходной папиллы (1) и стадии выделения вторичной зооспоры из первичной цисты (2); 3, 4 – *Saprolegnia* – зрелый зооспорангий до (3) и в процессе (4) выделения первичных зооспор; 5, 6 – виды пролиферации, являющиеся характерным способом замены старого зооспорангия новым у видов *Saprolegnia*; 7, 8, 9 – *Pythium*-стадии выделения зооспор из пузырька; 10, 11 – *Calyptrolegnia*; 12 – *Dictyuchus*; 13 – *Aphanomyces*; 14 – *Thraustotheca*; 15 – *Leptolegnia*; 16 – *Leptomitus*; 1–4, 12 – по Webster (1970); 5, 6, 15, 16 – по Coker (1923); 10, 11, 14 – по Coker and Couch (1924); 7–9 – по Goldie-Smith (1952); 13 – по Cutter (1941). *Pythiopsis*, о котором Pickering и Willoughby (1977) сообщали как о паразите *Perca fluviatilis*, сюда не включен

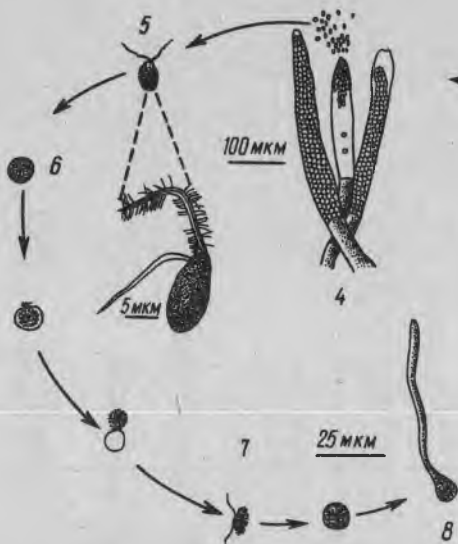


Рис. 2. Жизненный цикл *Saprolegnia*:

1 — мицелий; 2 — гемма; 3 — зооспорогенез; 4 — зооспорангии; 5 — первичная зооспора; 6 — инцистированная спора; 7 — вторичная зооспора; 8 — прорастающая зооспора; 9 — ооспорогенез; 10 — мейоз с последующей сингамией; 11 — антеридий; 12 — антеридиальная клетка; 13 — оогоний; 14 — ооспора

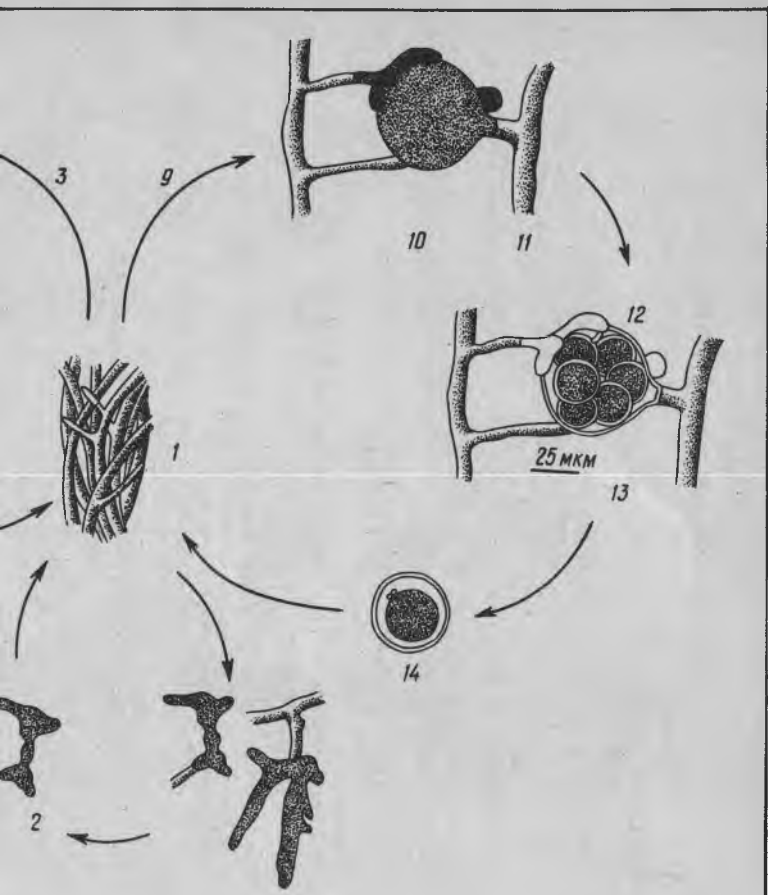


Таблица 1

Виды оомицетов, описанные как паразиты рыб¹

Грибы

Литературные источники

SAPROLEGNIALES

SAPROLEGNIALES

Achlya spp.

Achlya ambisexualis Raper

Achlya americana Humphrey²Achlya bisexualis Coker
and CouchAchlya caroliniana Coker³Achlya diffusa Harvey ex
Johnon³

Achlya dubia Coker

Achlya flagellata Coker

Achlya intricata Beneke

Achlya klebsiana Pieters²

Achlya orion Coker and Couch

Achlya prolifera Nees von
Esenbeck⁴Achlya proliferoides Coker³Achlya racemosa Hildebrand²Achlya sparrowii Reischer²

(= A. racemosa, Johnson, 1956)

Aphanomyces spp.

Aphanomyces laevis de Bary³Aphanomyces stellatus de
Bary²Calyptrolegnia achlyoides
(Coker and Couch) Coker²Dictyuchus sp²

Dictyuchus anomalus Nagai

Dictyuchus monosporus
Leitgeb²Dictyuchnus sterile Coker³

Isoachlya anisospora var.

indica Saksena and Bhargava²(= Saprolegnia declina,
Seymour, 1970)Isoachlya monilifera de Bary²(= Saprolegnia unispора,
Seymour, 1970)Isoachlya unispора Coker and
Couch (= Saprolegnia unispора,
Seymour, 1970)

Leptolegnia caudata de Bary

Protoachlya paradoxa Coker²(= Achlya (-proto) paradoxa,
Dick, 1973 a)

Pythiopsis sp.

Saprolegnia spp. (сюда отно-
сятся также неплодонося-
щие штаммы, классифици-

Tiffney, 1939 a; Vishniac and Nigrelli, 1957; Willoughby, 1970; Bhargava, Swarup and Singh, 1971; Nolard-Tintigner, 1973, 1974; Srivastava, 1976; Pickering and Willoughby, 1977; Jha, Seth and Srivastava, 1977

Vishniac and Nigrelli, 1957; Willoughby, 1970; Nolard-Tintigner, 1973, 1974

Scott and Warren, 1964

Vishniac and Nigrelli, 1957; O'Bier, 1960; Scott and O'Bier, 1962

Srivastava, 1976; Srivastava and Srivastava, 1977

Srivastava, 1976

Bhargava, Swarup and Singh, 1971; Srivastava, 1976

Tiffney and Wolf, 1937; Tiffney, 1939a; Domashova, 1971; Srivastava, 1976;

Howard, Seymour and Johnson, 1970

Vishniac and Nigrelli, 1957

Srivastava, 1976

Nolard-Tintigner, 1974; Srivastava, 1976; Srivastava and Srivastava, 1977 a

Srivastava, 1976

Hoshina, Sano and Sunayama, 1960

Vishniac and Nigrelli, 1957

Shanor and Saslow, 1944; Willoughby, 1970; Srivastava, 1976; Pickering and Willoughby, 1977

Vishniac and Nigrelli, 1957; Srivastava, 1976

Hoshina, Sano and Sunayama, 1960

Vishniac and Nigrelli, 1957

Nolard-Tintigner, 1974; Tiffney, 1939a

Srivastava, 1976; Srivastava and Srivastava, 1977 b

Nolard-Tintigner, 1974

Srivastava, 1976

Srivastava, 1976

Vishniac and Nigrelli, 1957

Domashova, 1971

Willoughby, 1970

Vishniac and Nigrelli, 1957

Pickering and Willoughby, 1977

Huxley, 1882 a, b; Clinton, 1894; Johnston, 1917; Coker, 1923;

Duff, 1930; Tiffney, 1939 a, b; Chidambaram, 1942; Chaudhuri,

Kochhar, Lotus, Banjeree and Khan, 1947; Aleem, Ruivo and

- рованные как *Saprolegnia parasitica* Coker или один из его синонимов, цитируемых Seymour, 1970)
- Saprolegnia australis* Elliot
Saprolegnia delica Coker (= *S. diclina*, Seymour, 1970)
Saprolegnia diclina Humphrey
- Saprolegnia diclina* Humphrey, Type 1
Saprolegnia ferax (Gruihuisen) Thuret
- Saprolegnia invaderis* Davis and Lazar (= *S. ferax*, Seymour, 1970)
Saprolegnia megasperma Coker²
Saprolegnia mixta de Bary (= *S. ferax*, Seymour, 1970)
Saprolegnia monoica Pringsheim (= *S. ferax*, Seymour, 1970)
Saprolegnia parasitica Coker в модификации Kanouse
- Saprolegnia shikotsuensis* Hatai, Egusa and Awakura
Saprolegnia subterranea (Disssmann) Seymour
Thraustotheca clavata (de Bary) Humphrey²
Thraustotheca primoachlya Coker and Couch² (Dick, 1973 а, предложил включить этот вид в род *Achlya*)

Théodoridès, 1953; Lennon, 1954; Vishniac and Nigrelli, 1957; Arasaki, Nozawa and Miyake, 1958; O'Bier, 1960; Scott and O'Bier, 1962; Scott and Warren, 1964; Dudka, 1964; Stuart and Fuller, 1968; Bhargava, Swarup and Singh, 1971; Nolard-Tintigner, 1971, 1973; Bootsma, 1973; Johnson, 1974; Srivastava, 1976; Neish, 1976, 1977; Hatai, Egusa and Nomura, 1977; Pickering and Willoughby, 1977; Hatai, Egusa and Homura, 1977; Pickering and Willeughby, 1977; Vishniac and Nigrelli, 1957; O'Bier, 1960; Scott and O'Bier, 1962; Dudka and Florinskaya, 1971; Nolard-Tintigner, 1973; McKey, 1967; Willoughby, 1970; Nolard-Tintigner, 1970, 1973; Srivastava, 1976; Miyazaki, Kubota and Tashiro, 1977; Hatai and Egusa, 1977; Willoughby, 1968, 1969, 1971, 1972, 1978

Tiffney, 1939a; Vishniac and Nigrelli, 1957; O'Bier, 1960; Hoshina, Sano and Sunayama, 1960; Scott and O'Bier, 1962; Nolard-Tintigner, 1970, 1971, 1973; Bhargava, Swarup and Singh, 1971; Srivastava, 1976; Srivastava and Srivastava, 1977c; Davis and Lazar, 1941

Vishniac and Nigrelli, 1957

Vishniac and Nigrelli, 1957; Dudka and Florinskaya, 1971

O'Bier, 1960; Scott and O'Bier, 1962; Domashova, 1971

Rucker, 1944; Hoshina, Sano and Sunayama, 1960; O'Bier, 1960; Scott and O'Bier, 1962; Norald-Tintigner, 1973; Srivastava, 1976

Hatai, Egusa and Awakura, 1977

Pickering and Willoughby, 1977

Vishniac and Nigrelli, 1957

Vishniac and Nigrelli, 1957

LEPTOMITALES

LEPTOMITACEAE

- Leptomitus lacteus* (Roth) Agardh
- Lennon, 1954; Willoughby, 1970; Pickering and Willoughby, 1977

PERONOSPORALES

PYTHIACEAE

- Pythium* sp.³
- Scott and Warren, 1964

¹ В этот список не включены виды, выделенные только от мертвых рыб или икры, однако включено большинство, если не все виды, паразитов, которые встречаются на рыбах в естественных условиях или которыми осуществили экспериментальное заражение.

² Виды паразитов, которыми осуществили экспериментальное заражение, но которые не встречались в естественных условиях как возбудители заболевания.

³ Виды паразитов, которыми осуществили экспериментальное заражение и которые встречаются как паразиты в естественных условиях. По сообщениям Srivastava (1976) о *Achlya caroliniana*, *A. diffusa*, *A. proliferoides*, *Aphanomyces laevis* и *Dichtyuchus sterile* и по данным Scott и Warren (1964) и Stuart и Fuller (1968) о *Pythium* spp. неясно, можно ли отнести перечисленные грибы к данной группе.

⁴ Это ссылки на инфекцию рыб, вызванную данным видом. Первые авторы обычно описывали *A. prolifera* как паразита рыб, но эти ссылки не включены в список, так как мы не уверены, что изолят был получен от живой рыбы или что он был правильно идентифицирован.

рис. 1, табл. I). Поэтому мы будем рассматривать семейство Saprolegniaceae в общих чертах, а эти два рода — детально.

Особенности образования зооспорангий и способа выделения зооспор имеют значение при дифференциации родов семейства Saprolegniaceae. Зооспоры рода Saprolegnia обычно инцистируются после отделения от зооспорангия, в то время как у рода Achlya инцистирование зооспор происходит у отверстия зооспорангия, где они скапливаются в виде округлого образования (см. рис. 1). Виды рода Saprolegnia имеют два типа зооспор (см. рис. 2). Первичная, или основная, зооспора имеет форму зерна со жгутиками на конце его. После выхода из зооспорангия эта зооспора в течение непродолжительного времени плавает и вскоре инцистируется. Затем циста может прорасти, образовав мицелий, или сформировать другой тип зооспоры — вторичную зооспору. Вторичная зооспора имеет форму почки или боба. Ее жгутики прикреплены латерально: перистый жгутик направлен вперед, а гладкий — назад. Вторичная зооспора плавает дольше, чем первичная, а затем также образует цисту. Циста может прорасти с образованием мицелия, или вновь сформировывать вторичную зооспору. Это повторяющееся образование зооспор называется полипланетизмом.

У грибов рода Achlya нет свободноплавающих первичных зооспор. Вторичные зооспоры появляются из цист у отверстия спорангия. У видов рода Aphanomyses образование цист также происходит у отверстия зооспорангия и таким же образом, как у Achlya. Aphanomyses отличается от Achlya более тонкими гифами, а также тем, что зооспоры в зооспорангии расположены в один ряд. У представителей рода Dictyuchus образование цист происходит в пределах зооспорангия, причем каждая сформировавшаяся вторичная зооспора выходит из него в отдельное отверстие.

Несмотря на то что различия в способе отделения зооспор от зооспорангия используют для определения родов сапролегний, следует иметь в виду, что эти различия зависят от состава питательных веществ и условий окружающей гриба среды. Например, Сальвин (Salvin, 1941) и Скотт (Scott, 1956) показали, что подвижность зооспор зависит от температуры, в результате чего изолят Saprolegnia может вести себя как Achlya, а изолят Aphanomyses, как Leptolegnia. Установлено, что дефицит ионов кальция может влиять на зооспорогенез у Achlya (Griffin, 1966). У видов рода Saprolegnia часто возникает апланетизм (Neish, 1977). Инцистирование и развитие зооспор происходит внутри зооспорангия и ростковые трубочки проникают через спорангиальную стенку (рис. 3). Это явление часто связывают со «старением» культуры и бактериальным загрязнением, однако механизмы, влияющие на зооспорогенез, изучены слабо. Важно определить, в какой степени зооспорангиальные признаки могут быть использованы для дифференциации родов с учетом их генетического родства. Например, последние работы по основному составу ДНК, несмотря на некоторую неубедительность, свидетельствуют о том, что род Saprolegnia состоит из более гомогенных элементов, чем род Achlya (Green and Dick, 1972; Neish and Green, 1976).

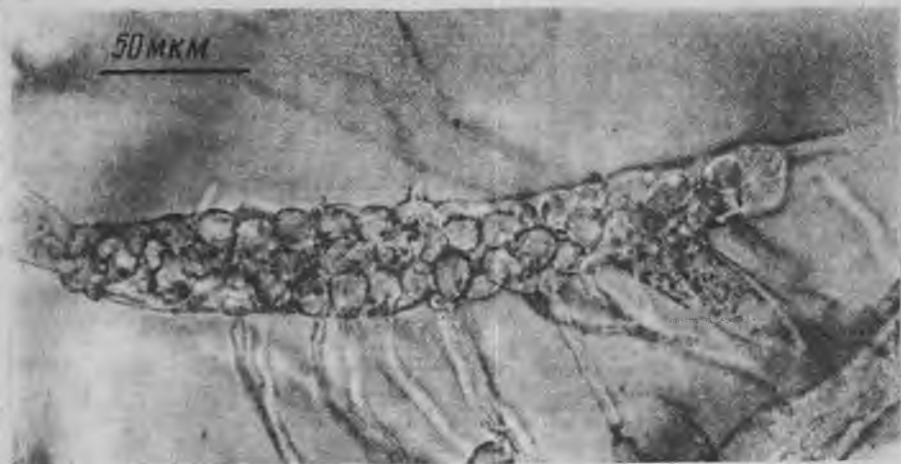


Рис. 3. Апланоидный зооспорангий с прорастающими *in situ* зооспорами [из *Journal of Fish Biology*, Academic Press, Inc. (London) Ltd.]

Если характеристика образования зооспорангия и отделения зооспор имеет значение при определении родов сапролегнией, то морфологические различия половых репродуктивных структур необходимы для дифференциации видов в пределах рода. Сапролегниевые грибы образуют различающиеся по морфологии гаметангии. Мужской гаметангий называется антеридием, женский — оогонием (см. рис. 2). Некоторые виды, особенно многие изоляты *Saprolegnia ferax*, не образуют антеридиев, а ооспоры развиваются партеногенетически. Несколько видов родов *Achlya* и *Dictyuchus* являются гетероталличными и размножаются половым способом только в том случае, когда скрещиваются раздельнополые штаммы, из которых один содержит антеридий, другой — оогоний. Однако у большинства видов культуры, полученные из одной одноядерной споры, образуют мицелий, который обычно имеет и антеридии, и оогонии, т. е. гомоталличны. В подобных случаях место ответвления антеридиальной ветви может сыграть роль важного диагностического критерия. Если клетка антеридия отходит от оогониального стебля непосредственно под оогонием, она называется гипогинной антеридиальной клеткой. Если антеридиальная ветвь отходит от оогониального стебля, то это андрогинный антеридий. Если она отходит от той же гифы, что и оогоний, но не от оогониального стебля оогония, это моноклинный антеридий; если антеридиальная ветвь отходит от другой гифы, это диклинный антеридий (см. рис. 2).

Мейоз происходит и в антеридиальной клетке, и в оогонии, и, поскольку самостоятельные мужские гаметы не образуются, необходим гаметангиальный контакт, способствующий оплодотворению. Совсем недавно этот процесс рассматривали Бикс и Гей (Beakes and Gag, 1977). После оплодотворения в оогонии оосферы становятся ооспорами. Доказательством является четкое перераспределение содержимого

протоплазмы и образование толстой оболочки. У *Saprolegniaceae* ооспоры имеют основной оопласт (Howard, 1971) зернистого типа, состоящий из большого количества липидообразного вещества, которое, вероятно, является запасом питательных веществ. Оно может иметь вид шарика, расположенного эксцентрично, или состоять из шариков, разбросанных по оопласту. Если оопласт слегка смещен, как показано на рис. 2, то ооспора называется субцентрической. Ооспоры сапролегний прорастают редко. Эту особенность их биологии рассматривали Дик (Dick, 1972), а также Дик и Вин-Тин (Dick и Win-Tin, 1973). Если развитие ооспоры все-таки происходит, то из нее образуются гифы, на которых могут появиться зооспорангии. Однако они могут и не образоваться.

ИССЛЕДОВАНИЕ САПРОЛЕГНИОЗА. КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Так как оомицеты, паразитирующие на рыбах, образуют на их коже легкоразличимый пушистый мицелий (см. рис. 1—4), го, очевидно, о них было известно еще в древности. Данные с описанием этих инфекций в Европе известны с середины восемнадцатого века (Arderon, 1748; Spallanzani, 1777, цитируемый Ramsbottom, 1916; Shrank, 1789, цитируемый Humphrey, 1893). В девятнадцатом столетии специалисты обсуждали идентичность этих грибов и их воздействие на пресноводных животных (Hannover, 1839, 1842, цитируемый Buchwald, 1971; Bennet, 1842; Goodsir, 1842; Areshoug, 1844; Unger, 1844; Robin, 1853; Berkeley, 1864).

Впервые об оомицетах сообщалось в европейской литературе в 1877 г. в связи с эпизоотией, получившей название «болезни лосося». Это заболевание впервые наблюдало в реках близ границы между Англией и Шотландией, но позже оно распространилось на другие реки Великобритании и причинило большой ущерб. В связи с этим было начато исследование этого заболевания, после чего в 1880 г. полученные результаты направили в обе палаты парламента (Buckland, Walpole and Young, 1880). Специалисты, исследовавшие это заболевание, не смогли прийти к определенному заключению относительно причин возникновения, распространения заболевания и его лечения и предложили «провести более широкие исследования с привлечением натуралистов, микроскопистов и других с целью выяснения причин возникновения вспышки *Saprolegnia* и определения методов лечения этого заболевания». Одни исследователи считали, что возбудителем «болезни лосося» является гриб (Stirling, 1879—1880; Huxley, 1882a, b), другие заявляли, что гриб лишь следствие болезни, возникновению которой способствовали различные благоприятные факторы. В отношении этих факторов мнения ученых расходились. К ним относили загрязнение и низкие уровни воды, плотные посадки рыб, а также строительство плотин, затрудняющих прохождение рыб, присутствие в воде погибшей рыбы, повреждения, которые рыбы получают на нерестилищах и при промысле.

Обычно с эпизоотией британского лосося, происходившей в 1877—1881 гг., связывали гриб *Saprolegnia ferax* и названия *Saprolegnia* и *Saprolegnia ferax* использовали как синонимы. Однако в литературе нет данных, свидетельствующих о том, что гриб, развивавшийся на рыбах, был действительно *S. ferax*. Это было доказано Нейш (Neish, 1976), мнение которой совпало с мнением Эдингтона (Edington, 1899) и Коукера (Coker, 1923). Последние отмечали, что грибы, поражающие рыб, в течение «продолжительного времени неправильно называли *S. ferax*». Теперь мы можем быть уверены в том, что грибы, выделяемые при «болезни лосося», не являются *S. ferax*. На основе клинических данных, полученных в 1877—1881 гг., в настоящее время «болезнь лосося» считают первой хорошо описанной эпизоотией, ныне известной под названием язвенный дермальный некроз (UDN) лососевых (Roberts, 1972; Murphy, 1973). Тщательные исследования грибкового агента UDN показали, что это особый штамм *Saprolegnia*, который в настоящее время называется *Saprolegnia diclina* тип I (Willoughby, 1969, 1971, 1977, 1978). Более того, *Saprolegnia diclina* тип I имеет много общего с изолятом

Таблица 2

Некоторые изоляты *Achlya* и *Saprolegnia*, выделенных от рыб или икры до 1923 г.

Вид	Выделено от вида рыб и икры	Литературный источник	Современный статус
<i>Achlya hoferi</i> Harz	Зеркальный карп	Harz, 1906	Сомнительный таксон (Johnson, 1956). См. также обсуждение <i>A. treleaseana</i> у Howard, Seymour and Johnson (1970)
<i>Achlya nowickii</i> Raciborski	Карп	Raciborski, 1886	Исключенный таксон (Johnson, 1956). См. также обсуждение <i>A. treleaseana</i> у Howard, Seymour and Johnson (1970).
<i>Achlya prolifera</i> C. G. Nees	Серебряный карась, японская бойцовая рыбка, <i>Oryzias latipes</i> , Gusai-chi	Sawada, 1912, 1919 (цит. Wolf, 1939)	Возможно <i>Achlya flagellata</i> Coker (Johnson, 1956)
<i>Achlya racemosa</i> var. <i>stelligera</i> Cornu	Икра форели	Humphrey, 1893	Синоним <i>Achlya colorata</i> Pringsheim (Johnson, 1956).
<i>Achlya radiosa</i> Maurizio	Икра американской палии	Maurizio, 1899	Все еще считается валид- ным видом (Johnson, 1956)
<i>Saprolegnia esocina</i> Maurizio	Щука (living pike)	Maurizio, 1896	Синоним <i>Saprolegnia ferax</i> (Gruih.) Thuret (Seymour, 1970)
<i>Saprolegnia floccosa</i> Maurizio	Икра американской палии	Maurizio, 1899	Синоним <i>S. ferax</i> (Seymour, 1970)
<i>Saprolegnia paradoxa</i> Maurizio	Икра кумжи (sea trout)	Maurizio, 1899	Синоним <i>S. ferax</i> (Seymour, 1970)
<i>Saprolegnia</i> hypogyna var. <i>Coregoni</i> Maurizio	Икра <i>Coregonus</i> spp.	Maurizio, 1899	Синоним <i>Saprolegnia hypo-</i> <i>gyna</i> (Pringsheim) de Bary (Seymour, 1970)

Saprolegnia sp. группы D, описанным Нейш (Neish, 1977) как паразит тихоокеанского лосося (*Oncorhynchus* spp.) из Британской Колумбии. Этот факт свидетельствует о существовании специфического штамма *Saprolegnia*, склонного к паразитированию на лососевых.

В ранних работах по «болезни лосося» часто не учитывали тот факт, что с этой болезнью могли быть связаны другие организмы. Так как бактериология находилась на начальной стадии развития, о вирусах тогда не было известно. Однако было ясно, что гриб является постоянным агентом болезни. Небезынтересно будет отметить, что еще в 1880 г. Рутерфорд предположил, что бактерии являются важным агентом «болезни лосося» (Rutherford, 1881). Кук, видный миколог того времени, подверг резкой критике это мнение (Cooke, 1880), но в 1903 г. предположение Рутерфорда получило поддержку Хьюма Паттерсона, который тщательно изучал «болезнь лосося» и убедительно показал, что возбудителем болезни является подвижная грамотрицательная бактерия, названная им *Bacillus Salmonis Pestis*. Исторический обзор исследований, вызванных эпизоотией 1877 г., завершает работа Хьюма Паттерсона. В течение многих лет считали, что в ней решена проблема установления причины возникновения «болезни лосося» (Drew, 1909; Smith, 1912; Rushton, 1925).

Конец девятнадцатого и начало двадцатого веков ознаменовались значительным развитием таксономии *Saprolegniaceae*, но ввиду того, что таксономические концепции еще не были разработаны, в таксономии и номенклатуре наблюдалась путаница. Грибы, выделенные от рыб и икры, не были исключением. В этот период были описаны новые виды. Позже от них отказались как от сомнительных определений или использовали их в последующих монографиях в качестве синонимов. Эти грибы показаны в табл. 2. Кроме неточного употребления названия *Saprolegnia ferax* также следует указать на неточное употребление названия *Achlya prolifera*. Первоначально *A. prolifera*

был описан Эсенбеком в 1823 г. (см. обсуждение у Johnson, 1956), но позже, в 1851 г., Прингшейм назвал им культуру, которая в настоящее время считается *Saprolegnia ferax* (Seutouir, 1970). Следовательно, некоторые организмы, считавшиеся *S. ferax*, возможно, не имели отношения к этому виду (и в случае с грибом «болезни лососей» почти нет сомнения в том, что этот гриб не имеет отношения к этому виду), в то время как другие культуры, носящие название *A. prolifera*, на самом деле могли быть *S. ferax*.

Конец девятнадцатого и начало двадцатого веков ознаменовались также быстрым развитием аквакультуры, и вскоре ученым из Австрии (Fiessiger, 1903), Канады (Harrison, 1918; Huntsman, 1918), Франции (Valery-Mayet, 1885; Vincent, 1908; Griffon and Maublanc, 1911), Германии (Beneke, 1886; Maurizio, 1895, 1896, 1897a, b, 1899), Польши (Walentowicz, 1885; Raciborski, 1886) и Соединенных Штатов Америки (Ryder, 1881, 1883; Humphrey, 1893; Henshall, 1898) стало ясно, что сапролегниевые грибы представляют опасность для пресноводных рыб на всех стадиях их жизненного цикла. Наблюдения этих ученых получили подтверждение других специалистов, которые описали случаи инфекций в аквариумах (Clark, 1874; Clinton, 1894) и естественных водоемах (Schnetzles, 1887; Blanc, 1888; Hardy, 1910; Johnston, 1917).

Классическая монография Коукера (Coker); *Saprolegniaceae* с примечаниями о других представителях водной плесени появилась в 1923 г. В этой работе Коукер описал *Saprolegnia parasitica*, при этом вопреки укоренившейся в таксономии традиции не стал наблюдать оогонии до того, как описать или идентифицировать культуру. Коукер охарактеризовал *S. parasitica*, взяв за основу субстрат (рыбу или икру), из которого он был получен, а также то, что гриб не образовывал оогоний при обычных условиях культивирования. Так, когда Кануз (Kanouse, 1932) выделила *Saprolegnia* spp. от некоторых рыб и икры, она предположила, что они являются *S. parasitica*. Кануз обнаружила оогонии в некоторых полученных культурах и отметила их отличие от оогоний грибов группы *S. ferax*. Она охарактеризовала *S. parasitica* как морфологически и физиологически самостоятельный организм, не отметив очевидного сходства полученных ею культур с *Saprolegnia diclina*. Кануз (Kanouse, 1932) сообщила также об экспериментах по питанию грибов, которые, вероятно, убедили Коукера (Coker and Matthews, 1937) и Тиффни (Tiffney, 1939a) в том, что *S. parasitica* образуют оогонии только при культивировании на специальных средах. Однако это не совсем точно. Совершенно очевидно, что Кануз наблюдала оогонии в культурах, полученных на семенах конопли в дистиллированной воде (в настоящее время это обычный метод). При описании *S. parasitica* Кануз использовала культуры, выращенные на семенах конопли, которые, по ее словам «... во многих отношениях ... являются более подходящими».

По Коукеру в модификации Кануз основными диагностическими признаками *S. parasitica*, выращенного на семенах конопли, были оогонии с тонкими без углублений стенками, диклинные антеридии и небольшие (18–22 мкм) субцентрические (sensu Coker, 1923) ооспоры. Коукер (Coker and Matthews, 1937) включил описание Кануз в свою более позднюю характеристику *S. parasitica*, поэтому можно считать, что он принял измененное описание Кануз, несмотря на то, что она не изучала его типовой материал.

Вероятно, современное представление о *Saprolegnia parasitica* сложилось к 1932 г. или, по крайней мере, к 1937 г. В последующие годы авторам не следовало бы пользоваться этим понятием для обозначения культур, не образующих оогоний. К сожалению, многие авторы (например, Tiffney, 1939a, b; Sparrow, 1952; Barrows, 1949; Hoshina and Ookubo, 1956; Dayal, 1958; Walf, 1958; Schmitt and Beneke, 1962; Lee, 1962; Gopalakrishnan, 1965, 1968; Bhargava, Swarup and Singh, 1971; Cline and Post, 1972; Volz and Beneke, 1972; Johnson, 1974) продолжали пользоваться названием *S. parasitica* в его первоначальном значении или использовали его без оговорки.

О'Бйер, один из первых указавший на ошибочность такой практики, писал: «Использование признаков бесполого размножения и паразитических свойств для определения данного вида сделали таксон как бы «вместилищем» для всех размножающихся только бесполом способом культур *Saprolegnia*, несмотря на то что для этого вида были описаны репродуктивные структуры».

«Автор считает, что самый легкий и верный путь к решению этой проблемы в настоящее время — это включить в *S. parasitica* только те грибы, у которых обнаружен половой процесс и которые обладают диагностическими признаками таксона».

Таким образом, название *Saprolegnia parasitica* использовалось и может использоваться в двух разных значениях. Во-первых, этим названием удобно обозначать любую

культуру *Saprolegnia*, которая не образует оогоний и получена от рыбы или икры. Такая идентификация возможна без каких-либо серьезных попыток культивировать эти организмы в условиях, способствующих образованию оогоний, несмотря на установленный факт, что внешние факторы, такие, как температура и освещение, оказывают влияние на образование оогоний у культур *Saprolegnia* (Krause, 1960; Szanislo, 1965; Lee and Scott, 1967; Neish, 1975a, 1977). Во-вторых, название *Saprolegnia parasitica* может также относиться к культурам *Saprolegnia* с тонкостенными оогониями, в основном с диклиными антеридиями и субцентрическими ооспорами независимо от субстрата, из которого получена культура.

Ввиду того что название *Saprolegnia parasitica* использовали в различных значениях, возникла путаница. Во многих случаях это давало возможность легко решить трудную таксономическую проблему. В качестве частичного решения этой проблемы Нейш (Neish, 1976) согласно пункту 69 Международного справочника по ботанической номенклатуре (Stafleu et al., 1972) предложила отказаться от названия *Saprolegnia parasitica* как от двусмысленного термина. Нейш (Neish, 1976) отметила, что такие признаки, как средний размер и тип ооспор (центрический и субцентрический), прежде считавшиеся первостепенными при дифференциации *S. parasitica* и других видов *Saprolegnia* с преимущественно диклиными антеридиями, играют незначительную диагностическую роль. Исходя из этих соображений, Нейш указала, что все культуры *S. parasitica* с органами полового размножения можно отнести к *Saprolegnia diclina*, не нарушая концепции Хамфри (Humphrey, 1893) о данном виде. Формально эта точка зрения не была изложена в микологической литературе, но в последнее время микологи, изучавшие эти грибы, стали включать их в комплекс *S. diclina* — *S. parasitica*. Кроме *S. diclina* и *S. parasitica* в этот комплекс также включены *S. kauffmanianana* Pieters, *Saprolegnia* sp. тип I Willoughby (ныне носящий название *S. diclina* тип 1), культуры *Saprolegnia*, описанные Нейш (Neish, 1976, 1977), а также *S. shikotsuensis*, описанная другими исследователями (Hatai, Egusa and Awakura, 1977). *Saprolegnia australis* Elliot также относится к этой группе, но это спорно. Эти грибы включены в табл. 1 как паразиты рыб.

В одной из работ Уиллоуби (Willoughby, 1978) довольно подробно обсуждалась таксономия комплекса *S. diclina* — *S. parasitica*. Он принял предложение Нейш (Neish, 1976) рассматривать *S. parasitica* Coker в модификации Кануз как синоним *S. diclina* и, опираясь на результаты исследований, которые он проводил с этими грибами в озерах, разделил *S. diclina* на три субспецифические группы, руководствуясь характеристиками роста, уделяя особое внимание соотношению длины и ширины оогония. Уиллоуби отметил, что *S. diclina* тип 1, описанный им, встречается в качестве паразита только на лососевых рыбах, что *S. diclina* тип 2, также описанный им, паразитирует только на окуне (*Perca fluviatilis* L.), а *S. diclina* тип 3 является только сапротрофом.

В 30-х годах кроме работы Кануз (Kanouse, 1932) о *S. parasitica* появилось несколько других крупных работ о сапролегниозе, в числе которых были большой обзор на русском языке Шерешевской (Shereshevskaya, 1932), работа Монсмы (Moïnsma, 1937), посвященная популяциям водной плесени в одном из рыбопитомников, и исследование Тиффни по таксономии и патогенности грибов, вызывающих сапролегниоз в северо-восточной части Соединенных Штатов Америки (Fiffney, 1939a, b).

В 1941 г. Дэвис и Лазар описали *Saprolegnia invaderis* (= *S. ferox*), который, по их мнению, вызывает инфекцию пищеварительного тракта у молоди радужной форели (*Salmo gairdneri*). Эта работа, а также работа Агерсборга (Agersborg, 1933) о «кишечном фунгицитозе» молоди палии (*Salvelinus fontinalis*) были до недавнего времени единственными работами, в которых в качестве первоначальной локализации сапролегниевой инфекции описан кишечник, а не поверхность тела рыб (например, кожа, жабры, ноздри). Это явление подтвердили Миазаки, Кубота и Таширо (Miyazaki, Kubota and Tashiro, 1977) и Хатаи и Егуза (Hatai and Egusa, 1977). Они обнаружили, что *Saprolegnia diclina* иногда вместе с пока еще неопределенными нитевидными грибами с септированными гифами поражает кишечник молоди радужной форели и лосося амаго (*Oncorhynchus rhodurus* f. *macrostomus*). Сапролегниевые грибы паразитируют не только на коже, жабрах и в мускулатуре (Bootsma, 1973; Nolard-Tintigner, 1973, 1974), но и в кишечнике.

Впервые тщательное исследование сапролегниоза тихоокеанского лосося (*Oncorhynchus* spp.) было осуществлено Рюкером (Rucker, 1944). Он пришел к заключению, что гриб, определенный им как *Saprolegnia parasitica* Coker sensu Kanouse, был вторичным агентом, неспособным самостоятельно вызвать инфекцию, и что первичным возбудителем инфекции является миксобактерия *Flexibacter columnaris*. Даль-



Рис. 4. Голова лосося (*Salmo salar*), пораженного язвенным дермальным некрозом (UDN). Видны полное изъязвление (показано стрелкой) и менее тяжелое поражение. (Воспроизведено с любезного разрешения Робертса, Ширера, Манро и Эльсона и *Journal of Pathology*.)

нейшие исследования сапролегниоза тихоокеанского лосося (McKay, 1967; Neish, 1976) подтвердили мнение о том, что сапролегниевые грибы могут вызвать первичную инфекцию тихоокеанского лосося. При этом мнение Рюкера не было опровергнуто. Это очевидное расхождение будет рассмотрено ниже.

К числу наиболее значительных исследований 50-х годов относятся два исследования, проведенные Ленноном (Lennon, 1954) и Вишняком и Нигрелли (Vishniak and Nigrelli, 1957). Леннон пришел к выводу, что *Leptomitus lacteus* развивается на ранах рыб, нанесенных морскими миногами (*Petromyzon marinus*). Это одно из тех немногих сообщений (см. табл. 1), в которых *L. lacteus* считается паразитом живых рыб. Вишняк и Нигрелли (Vishniak and Nigrelli; 1957) заражали различными грибами (см. табл. 1) один вид рыб (*Xiphophorus maculatus*). Это исследование дополняет работу Тиффни (Tiffney, 1939b), который пользовался культурой одного вида гриба для заражения различных видов рыб (табл. 3).

В 1964 г. эпизоотия атлантического лосося (*Salmo salar*) была зарегистрирована в южной части Ирландии, а впоследствии распространилась в Великобританию (Munro, 1970) и далее в континентальную Европу (de Kinkelin and Turdu, 1971). В настоящее время отмечается ослабление болезни, однако в 1966—1974 гг. она причиняла значительный ущерб. Позже были начаты многочисленные исследования и подготовлены обзорные статьи (Pyefinch and Elson, 1967; Elson, 1968; Carbery, 1968; Carbery and Strickland, 1968; Strickland and Carbery, 1968; Munro, 1970; Stevenson, 1970; Roberts, 1972; Murphy, 1973; Wilson, 1976).

Подробное клиническое описание, сделанное Хаксли (Huxley, 1882a, b), Эллинтонем (Ellington, 1889) и вышеуказанными учеными, не оставляет никаких сомнений

Таблица 3

Виды костистых рыб, зараженные сапролегниевыми грибами в экспериментальных условиях

Вид	Литературный источник
ANABANTIDAE	
Anabas testudineus (Bloch)	Srivastava and Srivastava, 1977a
Colisa fasciata (Bloch and Schneider)	Srivastava, 1976; Srivastava and Srivastava, 1977a, c
Colisa lalia (Hamilton-Buchanan)	Srivastava, 1976; Srivastava and Srivastava, 1977a, b
Helostoma temmincki Cuvier and Valenciennes	Scott and Warren, 1964
ANGUILLIDAE	
Anguilla japonica Temminck and Schlegel	Hoshina and Ookubo, 1956; Hoshina, Sano and Sunayama, 1960
CATOSTOMIDAE	
Erimyzon sucetta (Lacépède)	Tiffney, 1939 b
CENTRARCHIDAE	
Lepomis gibbosus (Linnaeus)	Tiffney, 1939 b
(син. Eupomitus gibbosus)	
Micropterus salmoides (Lacépède)	Tiffney, 1939 b
Pomoxis nigromaculatus (Lesueur)	Tiffney, 1939 b
(син. P. sparoides)	
SICHLIDAE	
Tilapia sp.	Nolard-Tintigner, 1970
CYPRINIDAE	
Carassius auratus (Linnaeus)	Tiffney, 1939 b
Cirrhinus mrigals (Hamilton-Buchanan)	Srivastava and Srivastava, 1977 c
Puntius sophore (Hamilton-Buchanan)	Srivastava, 1976; Srivastava and Srivastava, 1977 a, b, c
Semotilus atromaculatus (Mitchill)	Tiffney, 1939 b
CYPRINODONTIDAE	
Fundulus heteroclitus (Linnaeus)	Tiffney and Wolf, 1937; Tiffney, 1939 b
Poecilia reticulata Peters (син. Lebistes reticulatus)	Tiffney, 1939 b; Scott and Warren, 1964; Nolard-Tintigner, 1970; 1971, 1973, 1974
Mollienesia latipinna Lesueur	Scott and Warren, 1964
Xiphophorus helleri Heckel	Scott and Warren, 1964; Nolard-Tintigner, 1970, 1971, 1973, 1974
Xiphophorus maculatus (Guenther)	Vishniac and Nigrelli, 1957; Scott and Warren, 1964
ESOCIDAE	
Esox niger Lesueur (син. E. reticulatus)	Tiffney, 1939 b
ICTALURIDAE	
Ictalurus nebulosus Lesueur (син. как Ameiurus nebulosus)	Tiffney, 1939 b
NETOPTERIDAE	
Notopterus chitala (Hamilton-Buchanan)	Srivastava and Srivastava, 1977 a
PERCICHTHYIDAE	
Morone americana (Gmelin)	Tiffney, 1939 b
PERCIDAE	
Perca flavescens (Mitchill)	Tiffney, 1939 b
SALMONIDAE	
Oncorhynchus kisutch (Walbaum)	McKay, 1967; Neish, 1976
Salmo gairdneri Richardson (син. S. irideus)	Tiffney, 1939 b
Salmo salar Linnaeus (син. S. sebago)	Tiffney, 1939 b
Salmo trutta Linnaeus (син. S. fario)	Tiffney, 1939 b

в том, что последняя эпизоотия фактически идентична эпизоотии 1887 г. и в настоящее время эта болезнь повсеместно называется язвенными дермальным некрозом (UDN) (Roberts, 1972). Язвенный дермальный некроз считается болезнью, отличающейся от обычного сапролегниоза, который возникает у ослабленных или половозрелых рыб (Roberts and Shepherd, 1974; Baudouy and Tiffery, 1973).

Характерной особенностью язвенного дермального некроза являются повреждения, появляющиеся на бесчешуйной поверхности тела рыб, особенно на голове. Сначала они имеют вид небольших бесцветных пятен овальной формы, которые часто изъязвляются и кровоточат (рис. 4). Причина появления этих первых повреждений неизвестна. Согласно наиболее распространенной гипотезе возбудителем болезни является эпителиотропный вирус (Roberts, 1972; O'Brien, 1974), но прямых доказательств нет (Hill, 1976; Meier, Klinger and Müller, 1977; Meier, Klinger, Müller and Luginbühl, 1977). Независимо от того, является ли вирус истинным возбудителем нет сомнения, что развитию болезни способствует стресс (O'Brien, 1974; Reichenbach-Klinke, 1974) и, возможно, сублетальные концентрации загрязнителей (Reichenbach-Klinke, 1975; Wachs, 1973). Попутно следует отметить, что эти два фактора могут иметь отношение к болезни, поскольку сублетальные концентрации загрязнителей вызывают стрессовую реакцию (Donaldson and Dye, 1975). Недавно Мейер, Клингер и Мюллер (Meier, Klinger and Müller, 1977) подготовили обзор этиологии с комментариями о UDN.

Первичные повреждения независимо от причины их появления не оказывают губительного воздействия, а лишь являются очагом для внедрения паразитических бактерий и грибов. Это мнение подтверждается данными, свидетельствующими о том, что их повреждения можно вылечить (рис. 5), если обработать рыб малахитовым зеленым (Dunne, 1970; Roberts et al., 1971).

Хьюм Паттерсон (Hume Paterson, 1903) считал, что возбудителем «болезни лосося» являются бактерии. Впоследствии было показано, что *Bacillus Salmonis Pestis*, возможно, представляла собой смесь культур *Aeromonas ligulifaciens* и *Pseudomonas fluorescens* (Risset, 1946; Carbery, 1968). Эти бактерии выделяются при геморрагической септицемии (Wolke, 1975). Они часто встречаются в пресной воде и могут быть выделены от здоровых рыб (Collins, 1970). В настоящее время они считаются обычными факультативными патогенами рыб и не относятся к возбудителям UDN. Тем не менее гипотеза, утверждающая, что возбудителем UDN может быть тот или иной вид или штамм бактерий, заслуживает внимания. Наиболее серьезное предположение заключается в том, что возбудителем UDN является миксобактерия и что данная болезнь фактически холодноводная форма «столбчатой болезни» (Jensen, 1965; Brown, 1966; Brown and Collins, 1966). Однако ученые, упорно отстаивавшие это мнение, позднее отказались от него (Brown, 1968; Collins and Brown, 1968), и в настоящее время полученные данные опровергают предположение, что возбудителем UDN является первичная бактериальная инфекция.

В настоящее время ученые считают, что сапролегния играет важную роль в возникновении UDN. Из опытов, проведенных Робертсом и др. (Roberts et al., 1971), следует «...насколько важно не допускать проникновения сапролегниевых грибов в противном случае исход будет фатальным». По мнению Мерфи (Murphy, 1973), «несмотря на отсутствие фактов, подтверждающих, что основная этиологическая роль в UDN принадлежит грибам, гриб *Saprolegnia parasitica*, например *Saprolegnia diclina* тип 1, несомненно, играет важную роль в исходе болезни».

Эти выводы изменяют существовавшее представление рыбоводов и ихтиопатологов о роли оомицетов в возникновении болезней рыб, ранее считавших их «вторичными агентами», способными поражать только «ослабленных рыб». В этом есть значительная доля правды, но, на наш взгляд, не отражены все взаимоотношения между грибом и рыбой, и по сути дела значительно упрощена проблема.

СУЩНОСТЬ И ПРИЧИНЫ САПРОЛЕГНИОЗА

Сапролегниевые грибы можно считать широко распространенными представителями пресноводных экосистем. Любой водоем, в котором обитают рыбы, является благоприятной средой для этих грибов. Однако в большинстве случаев они не вызывают заболеваний рыб.



Рис. 5. Полное излечение поражений UDN у лосося (*Salmo salar*), обработанного малахитовым зеленым. [Воспроизведено с любезного разрешения Робертса, Болла, Манро и Ширера и *Journal of Fish Biology*, Academic Press, Inc. (London) Ltd.]

Как же мы объясняем возникновение этих инфекций? Известны две гипотезы. Согласно первой гипотезе болезнь возникает только там, где имеются специфические патогенные штаммы сапролегниевых грибов, и то, что рыбы не заболевают, объясняется отсутствием этих штаммов. Согласно второй гипотезе возможный хозяин, постоянно подвергающийся воздействию спор гриба, заболевает только тогда, когда находится в ослабленном состоянии и неспособен бороться с инфекцией. Мы полагаем, что вторая гипотеза более распространена и более точна.

Однако в подтверждение гипотезы о патогенных штаммах имеются данные, которые свидетельствуют о существовании специфичных штаммов *Saprolegnia*, паразитирующих на лососевых рыбах. Это было доказано Нейш (Neish, 1976, 1977) на примере тихоокеанского лосося Канады (рис. 6) и Уиллоби (Willoughly, 1978) на примере лососевых Великобритании. Признаки, отражающие сходство между *Saprolegnia diclina* тип 1 Уиллоби и изолятами группы D Нейш (Neish, 1977), следующие: 1) продукция оогоний происходит только при низких температурах (примерно 5–12°C); 2) продукция оогоний низкая; 3) стенки оогоний тонкие без углублений (см. рис. 6, 3; 6, 7); 4) при низкой продукции ооспор имеется большое число недоразвитых оосфер (см. рис. 6, 3; 6, 7); 5) относительно мелкие, обычно субцентрические ооспоры (см. рис. 6, 5); 6) антеридии, вероятно, диклинные (см. рис. 6, 3 и 6, 7) антеридии покрывают всю поверхность оогония (см. рис. 6, 4). Степень сходства между этими штаммами следует

еще установить (Willoughby, 1978), так же как и взаимосвязь между этими и другими изолятами *Saprolegnia*, относившимися к комплексу *S. diclina* – *S. parasitica* и выделенными от лососевых (Neish, 1976, 1977; Hatai and Egusa, 1977; Hatai Egusa and Nomura, 1977).

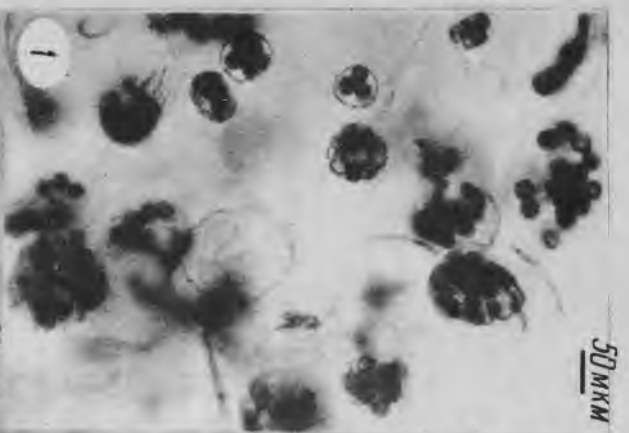
По данным Педуцци, Нолард-Тинтигнер и Биццоццо (Peduzzi, Nolard-Tintigner and Bizzozero, 1976), существует взаимосвязь между количеством образующего химотрипсिनopodobного протеолитического фермента и способностью изолята *S. fegax* и четырех изолятов комплекса *S. diclina* – *S. parasitica* переходить от сапротрофного способа питания к некротрофному.

Даже если согласиться с существованием специфических паразитических штаммов, наличием сезонных вариаций их количества (Suzuki, 1960a, b; Suzuki and Hatakayama, 1961; Hughes, 1962; Roberts, 1963; Hunter, 1975), а также с тем, что присутствие инфицированных рыб способствует увеличению патогенных штаммов в данном районе (Willoughby and Pickering, 1977), еще не известно, что грибы, паразитирующие на рыбах данного бассейна реки (Dudka, 1964; Willoughby, 1969, 1970, 1971; Willoughby and Pickering, 1977), отсутствуют в этом бассейне в какое-либо время года. Поэтому правильнее предположить, что рыбы в большей или меньшей степени постоянно подвергаются воздействию потенциально паразитических грибов. Это предположение верно даже для районов со значительными сезонными колебаниями температуры воды (Neish, 1976). Если условия окружающей среды также благоприятствуют инфекции, то напрашивается вывод о том, что главным фактором в ее возникновении является состояние хозяина.

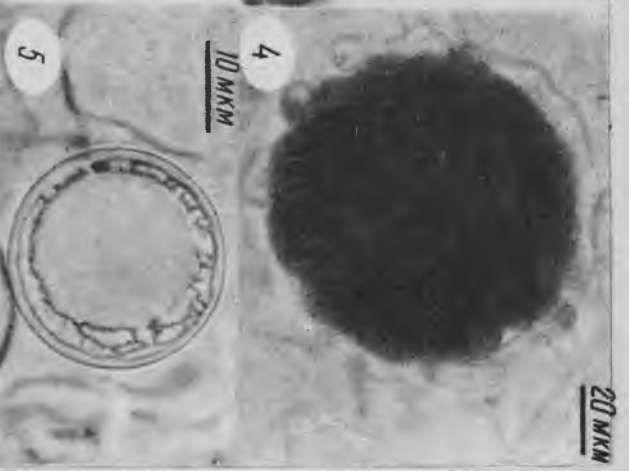
Согласно второй гипотезе можно предположить, что сапролегниевые грибы являются условно-патогенными факультативными паразитами или, пользуясь менее двусмысленной терминологией Кука (Cooke, 1977), антагонистическими факультативными симбионтами, которые становятся некротрофами, если развиваются на живом организме, и сапротрофами, если получают питание из неживых источников. Этот вывод вряд ли можно считать оригинальным. Его часто использовали для доказательства, что сапролегниоз является результатом вторичной инфекции, вместо того чтобы признать этот вывод как один из шагов на пути к повышению сложных симбиотических взаимоотношений. Возбудителями многих серьезных заболеваний рыб, включая заболевания, вызываемые псевдомонадами, аэромонадами, миксобактериями и простейшими, являются условно-патогенные паразиты (Roberts et al., 1963; Wedemeyer, 1970; Snieszko, 1974), но сапролегниевые грибы по той или иной причине стали считать менее серьезными, чем указанные возбудители. Например, если у рыбы обнаружены одновременно аэромонадная инфекция и сапролегниевые

Рис. 6. Некоторые морфологические признаки *Saprolegnia*, группы D, штаммы Нейш (Neish, 1977):

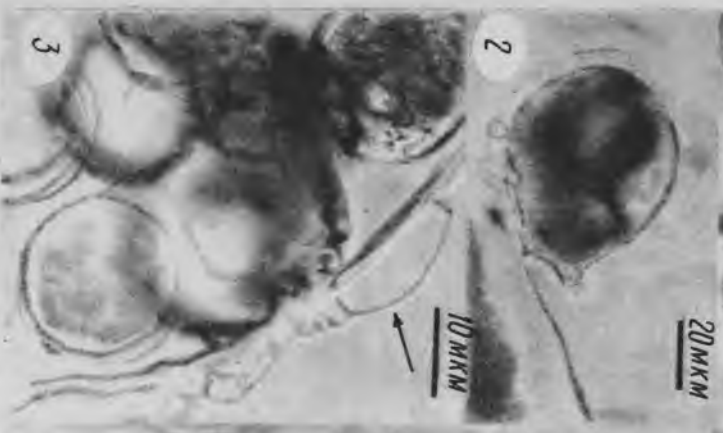
1 – группа оогоний из культуры на семенах конопли; 2, 3, 4, 6, 7 – оогонии. Заметьте тонкие диклинные антеридии на 2, 3, 4 и 7 и тонкую стенку оогония, хорошо видную на 3, 6 и 7. Стрелка на 3 указывает на маленькую, слегка вздутую антеридиальную клетку; 5 – субцентрическая ооспора. Ооспоры видны также на поз. 3, 6 и 7. [Рис. 6, 4, 5, 6 воспроизведены с любезного разрешения Г. А. Нейша и *Journal of Fish Biology*, Academic Press, Inc. (London) Ltd.]



50 μ m



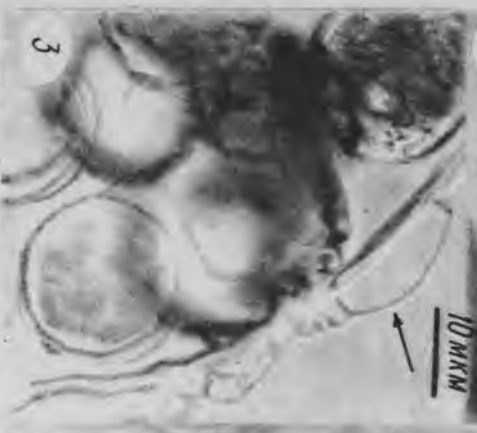
20 μ m



20 μ m



20 μ m



10 μ m



10 μ m



10 μ m



10 μ m



10 μ m

грибы, многие ихтиопатологи определили бы аэромонад как «первичный возбудитель», а грибы как «вторичный возбудитель». Во многих случаях такая интерпретация может быть правильной. Однако, к сожалению, при этом игнорируется тот факт, что в определенных условиях сапролегниевые грибы могут являться возбудителями, вызывающими гибель рыб, осложняя течение при смешанной инфекции.

Данные, подтверждающие предположение о том, что сапролегниевые грибы могут играть роль первичных патогенов, получены в опытах с контролируемой инфекцией. Цель искусственного заражения — установить, является ли тот или иной организм патогенным для рыб. Успешные опыты по воспроизведению болезни должны подтверждать постулаты Коха и в то же время выявлять условия, способствующие возникновению заболевания.

Экспериментальное заражение оомицетами считается успешным, если будут выполнены два условия. Во-первых, за развитием гриба наблюдают на живой рыбе и определяют его способность распространяться на живую ткань. Иными словами, устанавливают его способность переходить от сапротрофии к некротрофии. Если гриб обнаружен на мертвой рыбе или не распространяется за пределы некротической ткани на живой рыбе, то паразитизм не считается установленным. Во-вторых, определяют, является ли гриб паразитирующим на рыбе, испытуемым, а не каким-либо другим штаммом. Второе условие выполнить трудно, поскольку трудно различить родственные штаммы. Поэтому при повторном выделении штамма могут быть допущены ошибки. В связи с этим при проведении опыта нужно не допускать попадания других оомицетов в экспериментальные аквариумы. С этой целью рыбу перед опытом следует обработать фунгицидными препаратами, инвентарь и аквариумы дезинфицировать, а также подавать в них стерильную воду или иметь контрольные варианты, в которых в отличие от опытных содержали рыб, не зараженных испытуемым штаммом.

До настоящего времени не разработан опытный метод определения потенциального паразитизма оомицетов на рыбах. Отдельные авторы (Hume Patterson, 1903; Rucker, 1944; Egusa, 1965; Egusa and Nishikawa, 1965) считают, что микозы можно воспроизвести только при одновременном воздействии на рыб бактериальных инфекций. Другие авторы получили предположительно первичные инфекции, подвергнув рыб воздействию зооспор сапролегниевского гриба, которого они подозревали в паразитизме (Tiffney, 1939 b, Hoshina and Ookubo, 1956; Hoshina, Sano and Sunayama, 1960; O'Bier, 1960; Scott and Warren, 1964; McKay, 1967). Однако в большинстве случаев вышеупомянутые и другие авторы сообщали, что необходимо или, по крайней мере, желательно поранить рыбу перед заражением грибом (Tiffney and Wolf, 1937; Srivaslava and Srivastava, 1977 a, c). В некоторых исследованиях (Hoshina and Ookubo, 1956; Neish, 1976) это осуществляли нанесением мицелия на рану. Следует отметить, что инфицирование бывает успешнее при применении не гиф, а спор (Nolard-Tintigner, 1973; Willoughby and Pickering, 1977).

В табл. 3 дан список видов рыб, погибших от экспериментально полученных предположительно первичных инфекций, вызванных сапролегниевыми грибами. Даже при беглом знакомстве с таблицей становится очевидным, что в большинстве опытов использовались особи, относящиеся к двум близким родам (*Poecilia*, *Xiphophorus*), и, если исключить этих рыб, окажется, что лишь немногие исследования подтверждают результаты первоначальных сообщений. Следовательно, за исключением японского угря (*Anguilla japonica*) и кижуча (*Oncorhynchus kisutch*), очень мало известно об условиях, позволяющих экспериментально вызывать сапролегниевые инфекции у других рыб. Так же мало известно об условиях, способствующих возникновению сапролегниоза в естественных условиях.

Часто указывалось, что сапролегниевые инфекции в большинстве случаев наблюдаются при ранениях и повреждениях рыб, а также при неблагоприятных условиях содержания, способствующих возникновению заболевания. Отсюда следует, что грибы выступают в роли «паразитов ран», иными словами, кожа вообще и слизь в частности представляет собой как физический, так и биохимический барьер на пути проникновения инфекции, и если этот барьер преодолен, то инфекция может беспрепятственно распространяться в организме рыбы. Данные на эту тему довольно подробно анализировались Вильсоном (Wilson, 1976), Уиллоби и Пикерингом (Willoughby and Pickering, 1977), а также Ричардсом и Пикерингом (Richards and Pickering, 1978). Эти авторы считают, что в результате снижения секреции слизи, а также ослабления (по неизвестным причинам) ее фунгистатической способности создаются благоприятные условия для возникновения инфекции. Согласно наблюдениям половозрелые лососевые (мы не располагаем данными о других видах рыб) больше подвержены инфекциям, чем неполовозрелые представители этого семейства рыб.

Нейш (Neish, 1976, 1977) на примере тихоокеанского лосося подчеркивает роль стресса в распространении сапролегниевых инфекций. Для этого необходимо иметь больше экспериментальных данных. В то же время существующие данные убедительны и объясняют, как физиологические изменения, происходящие в рыбах, могут повысить их восприимчивость к заражению паразитами, к которым они обычно резистентны. Следует, однако, иметь в виду, что большинство доказательств, на которые опирается данная гипотеза, почерпнуто из опытов с лососевыми. Это можно объяснить тем, что физиология лососевых более понятна (по крайней мере, нам), чем физиология других пресноводных рыб. Такова наша точка зрения. Мы представляем нашу схему и надеемся, что она в конечном итоге найдет более широкое применение. Данные Рота (Roth, 1972) по белому чукучану (*Catostomus commersonii*) дают основание полагать, что мы не ошибаемся.

На рис. 7 показано, каким образом стресс способствует повышению восприимчивости лососевых к сапролегниозу. При составлении данной схемы мы частично использовали схему Родди и Уолласа

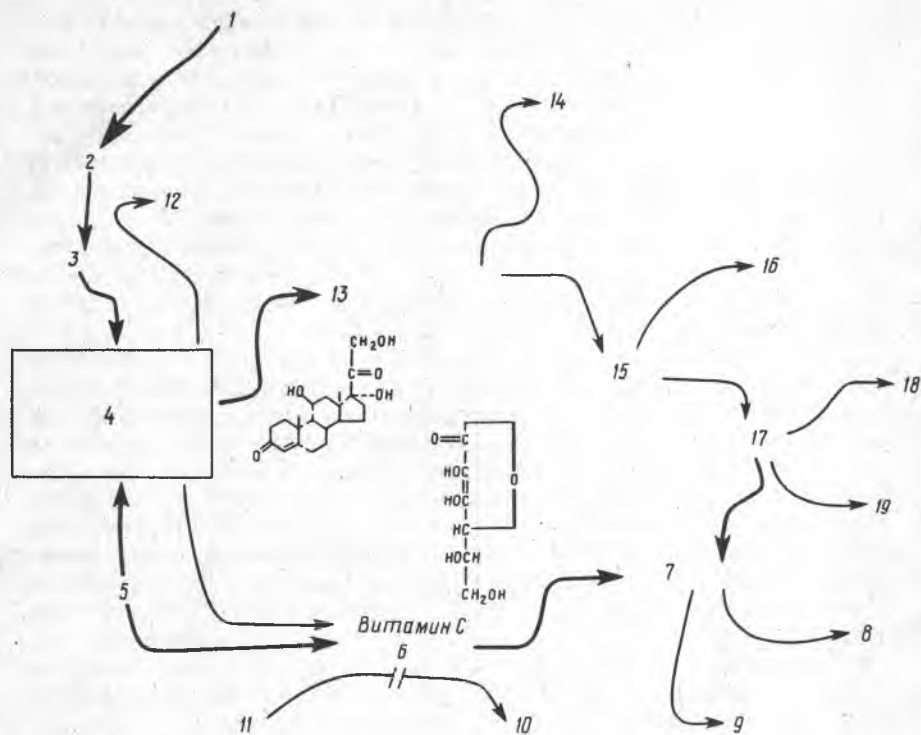


Рис. 7. Роль стресса в возникновении сапролегниоза:

1 — стрессовый фактор; 2 — гипофиз; 3 — интерреналовая ткань; 4 — повышение уровня кортикостероидов плазмы; 5 — истощение; 6 — дефицит витамина С; 7 — недостаток коллагена; 8 — хрупкие кости; 9 — плохое заживление ран и язв; 10 — коллаген; 11 — гидроксирование пролина; 12 — ослабление воспалительной реакции, уменьшение лимфоцитов; 13 — усиление глюконеогенеза; 14 — увеличение глюкозы в крови; 15 — уменьшение аминокислот; 16 — повышенное выделение азота; 17 — дефицит протеина; 18 — атрофия скелетных мышц; 19 — слабая реакция антител на инвазию антигена

(Roddie and Wallace, 1975), которая в свою очередь основана на работе Селье (Selye, 1950). Ведемейер (Wedemeyer, 1970), а также Ведемейер, Мейер и Смит (Wedemeyer, Meyer and Smith, 1976) показали, как можно теорию стресса применить к рыбам.

Различные стрессовые факторы, включающие как внешние, так и внутренние раздражители, действующие отдельно или совместно, воздействуют через гипофизарно-интерреналовую систему и способствуют повышению уровня кортикостероидов плазмы. Это ведет к ослаблению воспалительной реакции (McLeay, 1975) и усилению протеинового катаболизма, регулируемого кортикостероидами, и глюконеогенеза (Woodhead, 1975). В конечном итоге это может привести к дефициту протеина, что в свою очередь способствует атрофии скелетных мышц, замедлению процесса образования антител и ослаблению синтеза коллагена. Недостаточное количество коллагена

отрицательно сказывается на процессе заживления ран и язв. К стрессовым факторам относятся плотные посадки рыбы, уход за нею, травматизация, субоптимальные температуры воды, а также присутствие в воде ядовитых химикалий в сублетальных концентрациях. Заражение грибами также относится к числу стрессовых факторов.

В данной работе описан нормальный метаболизм. Изменения в организме, способствующие возникновению инфекции, носят не качественный, а количественный характер и связаны с теми периодами жизни рыбы, когда особенно высоки уровни кортикостероидов плазмы. Их часто обнаруживали при хроническом стрессе, например в рыбопитомниках, где в условиях высоких посадок содержатся рыбы с безусловным рефлексом на захват территории и агрессивную реакцию на других рыб, проникающих на их участок. Высокие уровни кортикостероидов плазмы могут быть также связаны с изменениями осморегуляторной функции рыб (Olivereau, 1962; Utida et al., 1972; Woodhead, 1975), с усилением катаболизма протеина при получении энергии (например, в периоды истощения) или неспособностью рыб выделять гормоны (Woodhead, 1975). У тихоокеанского лосося высокие уровни кортикостероидов наблюдаются в период миграции рыбы по течению, когда происходит трансформация пестрятки в смольта (McLeay, 1975) и в период миграции против течения в связи с наступлением половой зрелости рыбы (Woodhead, 1975).

Заслуживает внимания и метаболизм аскорбиновой кислоты у рыб. Рыбы испытывают потребность в витамине С, что убедительно доказано на примере лосося (Ashley, Halves and Smith, 1975). У созревающего лосося запасы аскорбиновой кислоты истощаются, и способность рыбы восстанавливать ткани при повреждении кожи заметно ослабляется (Triplett and Calaprice, 1974; Ashley, Halver and Smith, 1975). Для молоди лосося это нехарактерно, особенно при правильном кормлении. Однако следует отметить, что и в данном случае при возникновении стресса у рыб повышается уровень кортикостероидов плазмы, что также способствует истощению запасов аскорбиновой кислоты (Wedemeyer, 1969, 1970).

Необходимо подчеркнуть, что гипотеза о стрессе, которую мы излагаем в данной работе, является дополнением к наблюдениям английских ученых о секреции слизи. Действительно, существуют данные, свидетельствующие о том, что образование слизи регулируется эндокринной системой. Роль основного гормона в этом процессе выполняет пролактин, но существуют и другие данные, не подкрепляющие эту точку зрения (Lam, 1972). Возможно, существует взаимосвязь между содержанием пролактина и уровнем кортикостероидов интерренальной ткани (Utida et al., 1972; Meyer, 1972), но мы не будем рассматривать ни характера этой взаимосвязи, ни ее влияния на восприимчивость рыб к сапролегниозу.

Мы считаем, что есть прямая связь между повышенным уровнем кортикостероидов плазмы у рыб и их восприимчивостью к сапролегниозу. Высокие уровни гормонов могут быть реакцией на

физиологические потребности рыб в определенные периоды жизненного цикла (например, в период смолтификации, достижения половой зрелости). Они могут быть связаны с повышением гипофизарно-интерреналовой активности в стрессовых условиях или быть следствием обоих факторов, действующих совместно. С повышением уровней кортикостероидов плазмы, особенно при истощении, рыба становится наиболее восприимчивой к инфекциям. В то же время снижается сопротивляемость ее кожного покрова. Эти факторы, вместе взятые, способствуют повышению восприимчивости рыб к заражению сапролегниевыми грибами и другими убиквитарными факультативными патогенами. Вариации в реакции различных особей, видов и популяций рыб на различные внутренние и внешние стрессовые факторы в различные периоды жизненного цикла проливают свет на ряд явно противоречивых результатов, полученных учеными, которые проводили опыты с инфекционными заболеваниями.

Мы полагаем, что гипотеза стресса объясняет механизм действия сапролегниевых грибов как первичных патогенов. В то же время эта гипотеза дает более точное определение того, что мы называем «ослабленной рыбой». Несомненно, для подкрепления гипотезы необходимо иметь больше опытных данных. Мы не сомневаемся в том, что дальнейшие исследования в этой области дадут более обнадеживающие результаты.

Следует добавить, что наша концепция сапролегниоза согласуется с гораздо более обширными научными данными по микозу человека и животных. В настоящее время общепризнанным является тот факт, что кортизонотерапия или болезни, влияющие на иммунитет, например диабет или лейкемия, могут создать у пациента предрасположенность к микозам, даже к так называемым условно-патогенным грибам, возбудителями которых могут быть широко распространенные и обычно непатогенные грибы (Conant et al., 1971; Chick, Balows and Fuscolow, 1975).

ПАТОЛОГИЯ

Выделение и культивирование паразита. Сапролегниевые грибы можно легко выделить из почвы или воды, пользуясь различными «приманками», такими, как семена конопли (Johnson, 1956; Seymour, 1970; Stervens, 1974) или различными агаровыми средами, предназначенными для этой цели (Ho, 1975; Willoughby and Pickering, 1977). От рыб и икры паразита можно выделить, высевая мицелий непосредственно на агаровую среду, содержащую соответствующий бактериостатический агент или антибиотики (Neish, 1975b, Willoughby and Pickering, 1977). Следует, однако, принять меры, чтобы выделенные грибы были именно те, которые вызвали поражение рыб. Для этого мицелий должен быть получен от живой или свежезабитой рыбы. В этом случае снижается риск выделения сапротрофных загрязнителей. Данные по сапролегниевым грибам от мертвых рыб и икры нельзя рассматривать как результат паразитизма, пока не будет подтверждена их инфекционность экспериментально.

Даже если изолят получен от живой или свежезабитой рыбы и высеян на питательный агар, возможен конкурентный эффект, в результате которого подавляется рост истинного патогена, а более активный сапротрофный гриб становится доминирующим. Поэтому желательнее непосредственно после выделения грибов исследовать пораженные ткани с целью изучения присутствующих морфологических форм грибов. Уиллоби (Willoughby, 1978) описал метод, при котором кусочки пораженных тканей исследуют в течение нескольких дней с целью изучения развивающихся форм грибов.

Даже при соблюдении всех перечисленных выше условий в дальнейшем необходимо получить односпоровые штаммы от первичных культур и определить в эксперименте их патогенность для того же вида (или по крайней мере того же рода) рыбы, от которой они были получены. Как уже указывалось, подобную процедуру проделывали всего несколько раз. При проведении экспериментов по заражению рыб следует иметь в виду, что отрицательные результаты не являются доказательством того, что штамм непатогенен.

Вышеупомянутые соображения носят в некотором отношении теоретический характер. На практике, по крайней мере в случае с лососевыми, при достаточном количестве штаммов от свежезабитых рыб создается ясное представление о грибе, имеющем действительное отношение к заболеванию (Neish, 1977; Willoughby, 1978). На наш взгляд, это происходит потому, что виды *Saprolegnia*, выделенные от этих рыб, так же активны, как сапротрофы и некротрофы. Кроме того, настоящие данные свидетельствуют о том, что эти поражения обусловлены одним грибом. Однако вышеуказанные факты не имеют универсального значения и в этой области необходимы дальнейшие исследования.

Макроскопические изменения. При заражении оомицетами рыбы и ее икры на них образуются пушистые белые наросты (цв. табл. I—V), благодаря которым значительно облегчается диагностика болезни. Цвет мицелия белый, но может варьировать в зависимости от цвета частиц, которые задерживаются в нем. Благодаря присутствию осадочных частиц мицелий часто имеет коричневатый оттенок. При микроскопическом исследовании мицелия из пораженных участков рыб виден характерный прозрачный ценоцитический мицелий (рис. 8), часто с большим количеством спорангиев. По их морфологическим признакам можно провести предварительную идентификацию до рода. При лечении сапролегниоза обычно отпадает необходимость видового определения гриба, поскольку для всех оомицетов используются одни и те же химиотерапевтические и химиофилактические обработки. Следует, однако, иметь в виду, что при этом рыба может быть поражена и другими инфекциями (вирусными, бактериальными, протозойными), которые труднее диагностировать, и присутствие сапролегниевых грибов может замаскировать характерные признаки и симптомы этих болезней, как нередко бывает, когда сапролегниевые инфекции сопровождают бактериальные септицемические заболевания.



Рис. 8. Водный препарат мицелия *Saprolegnia* sp., взятого с инфицированного лосося (*Oncorhynchus* sp.). Стрелкой указан зооспорангий, выделяющий зооспоры через атипичную латеральную выходную папиллу [с разрешения The Journal of Fish Biology, Academic Press, Inc. (London) Ltd.]

При сапролегниевых инфекциях рыб мицелий распространяется за пределы первичного очага и близлежащие поражения сливаются. По мере развития болезни рыба становится вялой, быстро устает и слабо реагирует на внешние раздражители. Присутствие на теле рыбы светлых грибковых пятен делает ее более заметной, а также затрудняет ее движение. В таком состоянии рыба становится легкой добычей для хищников. Незадолго до гибели у рыбы наблюдается потеря равновесия.

Заметное влияние на появление и развитие поражений оказывают температурные условия. Однако механизм их действия на развитие болезни не известен. Необходимо провести больше исследовательских работ в этой области. Исследования в нашей лаборатории (McKay, 1967; Neish, 1976) молоди кижуча показали, что низкие температуры благоприятны для хозяина и могут замедлять развитие инфекции. Например, в одном опыте Нейш (Neish, 1976) обнаружила, что рыбы при 7°C жили в 3 раза дольше, чем при 17°C, прежде чем погибли от инфекции. Эти результаты совпадают с данными о том, что рост гиф и образование зооспор грибами с понижением температуры замедляются. В то же время низкие температуры благоприятны для хозяев, представителей холодолюбивых видов (Brett, Shelbourn and Shoop, 1969).

Фактически любой участок на поверхности тела рыбы может

быть инфицирован. Обычно это наружный покров (см. цв. табл. I—IV), но могут быть и жабры (цв. табл. XI, б), глаза (цв. табл. IX), ноздри. Известны случаи инфицирования кишечника.

Форма и локализация поражений на рыбе специфичны. В некоторых случаях это происходит потому, что типичные раны и повреждения, являющиеся очагом инфекции, имеют специфическую локализацию на теле рыбы. Например, на голове атлантического лосося, пораженного UDN, или хвостовом стебле у молоди лосося. Этот участок на теле рыб подвергается заражению потому, что более сильные особи обычно нападают на слабых рыб («хватают за хвост»). Стресс в сочетании с повреждениями способствует распространению инфекции.

В некоторых случаях неизвестно, почему поражения имеют четкую форму и локализацию. Ричардс и Пикеринг (Richards and Pickering, 1978), например, отметили различия в форме и локализации пятен в зависимости от пола зрелой кумжи. Уайт (White, 1975) также сообщал о различиях в форме пятен в зависимости от пола указанного вида. Причиной этого явления считают различия в структуре кожи, характеризующиеся количеством бокаловидных клеток у самцов и самок. Мак-Кей (McKay, 1967) и Нейш (Neish, 1976, 1977) рассматривали характер инфекции у молоди и половозрелых тихоокеанских лососей, Хатаи, Егуза и Номура (Hatai, Egusa and Nomura 1977)— у молоди радужной форели. В Восточной Европе отмечен характерный сапролегниоз обонятельных ямок карпа, известный под названием «болезни Стаффа» (Bauer, Musselius and Strelkov, 1973).

Никаких сомнений не вызывает тот факт, что сапролегниевые грибы поселяются на мертвых икринках, а затем распространяются на соседние живые. Поэтому, если в рыбопитомниках не обрабатывать икру препаратами или не удалять мертвую икру, выклев ее будет очень низким.

Гистопатология. Наиболее известными методами обнаружения сапролегниевых грибов в тканях рыб являются окраска гистологических срезов уротропин-нитратом серебра методом Грокотта (Grocott, 1955) (Buscke, 1972; Nolard-Tintigner, 1973, 1975; Bootsma, 1973; Wolke, 1975) и реакция Шиффа с периодной кислотой и дополнительным окрашиванием световым зеленым (ШИК — световой зеленый) (Roberts et al., 1969, 1970; Neish, 1977). При использовании метода Грокотта гифы окрашиваются от коричневого до черного цвета (цв. табл. VIII—X), а при использовании реакции ШИК они приобретают оттенки от розового до красного (цв. табл. VI, б, VII, XI, б). В тканях гифы гриба лишены перегородок, нерегулярно ветвятся и очень похожи на гифы в культуре, что свидетельствует об отсутствии влияния некротрофного способа питания.

Ткань, которую подвергают гистологическому исследованию, фиксируют немедленно после гибели рыбы, чтобы предупредить посмертное развитие гиф. К числу распространенных фиксаторов относятся жидкость Буэна и 10%-ный забуференный нейтральный фор-

малин. Бак (Buske, 1972) создал руководство по гистологическим методам применительно к тканям рыб.

Как указывалось, в большинстве случаев сапролегниевые инфекции поражают наружный покров и могут быть причиной быстрого разрушения эпидермиса, в результате чего рыба лишается защитного слизистого покрова. Проникновение гиф через основной слой эпидермиса в дерму приводит к разрушению наружного покрова (сравните цв. табл. VI, *a* и *b*). В тех случаях, когда сапролегниевые инфекции развиваются на кожном покрове, фактической причиной гибели рыб является нарушение осморегуляции (Gardner, 1974; Hargens and Perez, 1975).

При поражении жаберной ткани (цв. табл. XI), кроме того, затрудняется дыхание.

Следует подчеркнуть, что сапролегниевые грибы способны поразить любую ткань (цв. табл. VI—XI). Подтверждением являются исследования Нолард-Тинтигнер (Nolard-Tintigner, 1973, 1974). Другие исследователи расширили и подтвердили эти данные (Bootsma, 1973; Dukes, 1975; Wolke, 1975; Neish, 1977; Halai and Egusa, 1977). Следовательно, общее определение сапролегниоза как «дерматомикоза» является неточным и вводит в заблуждение. Такое представление о сапролегниозе возникло, очевидно, потому, что эти инфекции возникают обычно в наружном покрове и только после гибели рыб гриб проникает в мышцы.

Воспалительная реакция у рыб при сапролегниозе, по мнению Вольке (Wolke, 1975), «удивительно слабая». Вольке (Wolke, 1975) отмечал инфильтрацию мышц лимфоцитами и макрофагами. Нолард-Тинтигнер (Nolard-Tintigner, 1973) сообщала, что основными воспалительными клетками в мышцах являются гистиоциты, а в кровеносной системе — моноциты. Бутсма (Bootsma, 1973) не обнаружил воспалительных клеток, а Нолард-Тинтигнер (Nolard-Tintigner, 1973) сообщала, что у 20% обследованных ею рыб вообще отсутствовала воспалительная реакция в мышцах.

При первичном сапролегниозе присутствие или отсутствие воспалительных клеток не оказывает никакого влияния на развитие инфекции.

Результаты гистологических исследований естественных инфекций необходимо оценивать критически, не забывая, что заболевание может быть результатом смешанной инфекции. Вольке (Wolke, 1975), например, обсуждал этот аспект в связи с образованием лейкоцитотоксина у *Aeromonas salmonicida*.

Вряд ли сапролегниевые грибы продуцируют токсины (Rucker, 1944; Nolard-Tintignes, 1973; Peduzzi, Nolard-Tintigner and Bizzozero, 1976). Вред, наносимый этими грибами, выражается в некрозе ткани в прилегающих к гифам участках. Если грибы являются единственным патогеном, время наступления гибели рыбы зависит от скорости роста гриба, его первоначальной локализации, типа и количества пораженной ткани и индивидуальной сопротивляемости рыбы болезни.

ПРОФИЛАКТИКА И ЛЕЧЕНИЕ

В течение продолжительного времени мерам по предупреждению сапролегниевых инфекций и лечению пораженных рыб уделялось большое внимание. Было испытано большое количество химикалиев с целью определения эффективности борьбы с этими грибами *in vitro* (Scott and Warren, 1964; Hodkinson and Hunter, 1970; Bootsma, 1973; Srivastava, 1976) и *in vivo* (Hoffman and Meyer, 1974). Это акрифлавин, колларгол, медный купорос, дикват, формалин, генциановый фиолетовый, гризеофульвин, детергент гардиолового типа (типол), гидрохинон, малахитовый зеленый, мербромин (меркурохром), нейтральный красный, нифурпиринол (фуранейс), озон, 2-феноксизтанол, хромовокислый калий, хлористый натрий и азотнокислое серебро (Hoffman and Meyer, 1974; Srivastava, 1976). С целью борьбы с сапролегниозом икры рыб кроме профилактических обработок химическими средствами применяли облучение воды ультрафиолетовыми лучами (Kokhanskaya, 1973), а также разработали и биологические методы борьбы с использованием бактерий (Mazilkin, 1957) и ракообразных (Oseid, 1977), как паразитов грибов.

Малахитовый зеленый, не содержащий цинка, вероятно, является широко распространенным средством борьбы с сапролегниозом, несмотря на то, что это потенциальный мутаген, канцероген и тератоген (Steffens et al., 1961; Glagoleva and Malikova, 1968; Nelson, 1974), и его использование в СССР ограничено (Bauer, Musselius and Strelkov, 1973). Популярность этого средства объясняется тем, что оно является недорогим и в то же время эффективным фунгицидом и к тому же не требует строгого разграничения терапевтических и токсических доз. Нельсон (Nelson, 1974) подготовил обзор литературных данных по использованию малахитового зеленого в рыбоводстве. Рекомендации по практическому применению этого химикалия можно найти у Хоффмана и Мейера (Hoffman and Meyer, 1974), Вуда (Wood, 1974), Робертса и Шеперда (Roberts and Shepherd, 1974). Для ванн и душей малахитовый зеленый используют в количестве 1—5 мг/л, для кратковременных погружений — 67 мг/л, для местных аппликаций при лечении лосося — 100 000 мг/л (цв. табл. XXII).

Формалин также является недорогим и широко распространенным химиофилактическим и химиотерапевтическим средством. Недавно Шник (Schnick, 1973) подготовила обзор литературных данных по использованию формалина в рыбоводстве. Данные по применению формалина можно найти у Рюкера (Rucker, 1963), Шник (Schnick, 1973), Вуда (Wood, 1974), Хоффмана и Мейера (Hoffman and Meyer, 1974), Робертса и Шеперда (Roberts and Shepherd, 1974). Следует иметь в виду, что при использовании формалина возможно выпадение в осадок параформальдегида, поэтому раствор необходимо тщательно перемешивать.

Несмотря на то что малахитовый зеленый и формалин нашли широкое применение, они не являются идеальными терапевтическими средствами, и мы надеемся, что будут проведены дальнейшие

исследования с целью разработки более эффективных средств. С этой точки зрения недостаточно внимания уделялось соли (NaCl) как химиотерапевтическому средству, несмотря на то что она дорога, безопасна и, вероятно, эффективна (Davis, 1953) при использовании в концентрациях около 30 000 мг/л. Заслуживает внимания новый подход в этой области, например предложение Осеида (Oseid, 1977) использовать изопод *Asellus militaris* для борьбы с распространением грибов. Это позволит ограничить использование фунгицидов, воздействие которых на природу, рыбу и человека полностью не выяснено.

БРАНХИОМИЦЕТЫ (BRANCHIOMYCES)

СИСТЕМАТИКА, ПАТОЛОГИЯ И ЭПИЗООТОЛОГИЯ

Бранхиомикоз (загнивание жабр, Kiemenfäule) был обнаружен первым ихтиопатологом Марианной Плен, описавшей *Branchiomyces sanguinis* Plehn как паразита карпа (*Cyprinus Carpio*) на Мюнхимской научно-исследовательской биологической станции летом 1911 г. (Plehn, 1912, 1924). В дальнейшем наблюдения были дополнены сообщениями Шаринга и Уолтера (Scheuring and Walter, 1926), Шеринга и Гашота (Scheuring and Gaschott, 1928), тщательными исследованиями Шеперклауса (Schäperclaus, 1929) и Вундша (Wundsch, 1929, 1930). Вундш (Wundsch, 1929, 1930) описал второй вид *Branchiomyces demigrans* Wundsch, как паразита щуки (*Esox lucius*) и линя (*Tinca tinca*). Эти первые исследования в Германии и других странах Европы способствовали так называемому стандартному описанию бранхиомикоза в том виде, в каком его представили Шеперклаус (Schäperclaus, 1954), Кейц (Keiz, 1959), Барш (Bartsch, 1968), Амляхер (Amlacher, 1970), Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1973) и др. По этому описанию бранхиомикоз можно разделить на два типа:

1) бранхиомикоз карпа (сюда относится также бранхиомикоз линя, серебряного карася и колюшковых), возбудителем которого является *Branchiomyces sanguinis* (цв. табл. XIII);

2) бранхиомикоз щуки и линя, возбудителем которого является *Branchiomyces demigrans*.

Оба вида *Branchiomyces*, известные как паразиты жаберных тканей, образуют разветвленные ценоцитические гифы, способные образовать апланоспоры путем эндогенного дробления (цв. табл. XIV–XVI). Эти два вида отличаются друг от друга морфологическими признаками и особенностями развития (табл. 4).

Основными диагностическими признаками, используемыми для дифференциации этих видов, являются утолщенные стенки гиф, более крупные споры, а также способность развиваться вне кровеносных сосудов, приписываемые *B. demigrans* (отсюда специфичный эпителий, происшедший от латинского глагола *demigrare* — эмигрировать).

Диагностические признаки, использованные для дифференциации *Branchiomyces sanguinis* и *Branchiomyces demigrans* (по данным Schäperclaus, 1954; Amlacher, 1970 и др.)

	<i>B. sanguinis</i>	<i>B. demigrans</i>
Основной хозяин	<i>Syrpinus carpio</i>	<i>Esox lucius</i> , <i>Tinca tinca</i>
Локализация	Обычно локализуется в кровеносных сосудах жаберной дуги, жаберных лепестков и пластинок	Гифы могут проникать в жаберные лепестки и распространяться на их поверхности
Морфометрические признаки		
диаметр гифы	8—30 мкм	Обычно 13—14 мкм, до 22—28 мкм на конце гифы
толщина стенки гифы	0,2 мкм	0,5—0,7 мкм
диаметр споры	5—9 мкм	12—17 мкм

Различия между этими двумя видами, возможно, не такие резкие, как показано в табл. 4. Беспалый (Bespalý, 1950) сообщает, что наблюдал обе формы в одной культуре, содержащейся в кровяном бульоне. Луцкий (Lucky, 1970) отметил, что критерии, служащие для дифференциации этих двух видов, свидетельствуют в основном о том, что в данном случае наблюдается изменчивость одного вида, как реакция на различных хозяев и условия окружающей среды. Гримальди и др. (Grimaldi et al., 1973), изучавшие бранхиомикоз у рыб из озер Италии и Швейцарии, не смогли определить, какому из этих двух известных ранее видов гриба принадлежат выделенные ими штаммы.

Классический метод решения подобной проблемы в микробиологии — получение чистых культур изучаемых организмов и сравнение их в контролируемых условиях. Это связано с определенными трудностями, особенно если изучаемый организм очень требователен к условиям культивирования. В этом случае получение культур требует затраты больших усилий, но это не относится к виду *Branchiomyces*. Беспалому (Bespalý, 1950) удалось без особых затруднений получить культуры в кровяном бульоне, а Апазиди (Apazidi, 1959) обнаружила, что *B. sanguinis* хорошо развивается в среде, содержащей 10%-ный отвар из экскрементов утки, 10% желатины и 0,1% лимонной кислоты с pH 5,8. Данко, Сабо и Саколцаи (Dankó, Szabó and Szakolczai, 1967), а также Педуцци (Peduzzi, 1973) удалось культивировать штаммы *Branchiomyces* на стандартной агаровой среде, которая обычно имеется в микологических лабораториях. Несмотря на легкость, с которой были получены эти культуры, а также микологическую, биологическую и экологическую роль видов *Branchiomyces*, эти организмы почему-то не привлекли более пристального внимания микологов. Более того, в коллекции эти культуры не хранились, хотя их можно хранить и пересевать без особых затруднений.

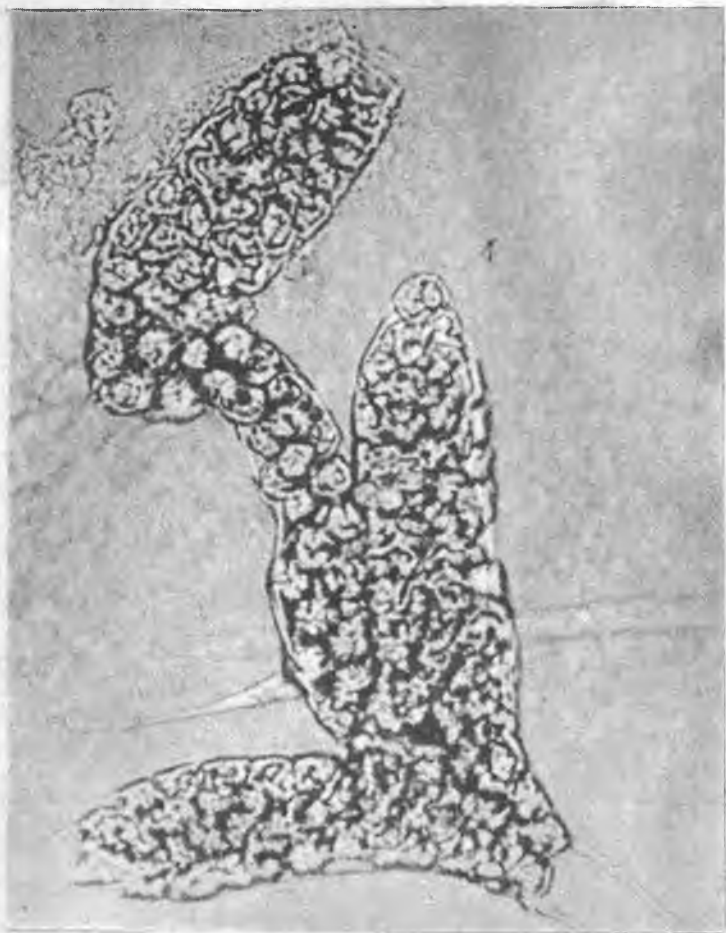


Рис. 9. Раздавленный в воде препарат культуры, полученной от уклейки, инфицированной *Branchiomyces* sp., из озера ди Аннон, Италия. Рост на агаре с экстрактом жабр. $\times 600$. (Воспроизведено с любезного разрешения Педуцци, Менга и Полли.)

Описание штаммов *Branchiomyces* в культуре, представленной Данко, Сабо и Саколцаи (Dankó, Szabó and Szokolczai, 1967), а также Педуцци (Peduzzi, 1973), следовало снабдить более точной иллюстрацией, но вообще внешний вид *Branchiomyces* в культуре такой же, как и в жабрах инфицированных рыб (рис. 9). По данным Данко, Сабо и Саколцаи (Dankó, Szabó and Szokolczai, 1967) через неделю после инокуляции на поверхности мальтозного агара Сабуро появляются тонкие коричневые колонии, похожие на пленку. Очевидно, гифы находятся на поверхности агара и не образуют ни воздушных, ни погруженных гиф. Споры появлялись в более зрелых гифах,

а размеры спор и гиф были такие же, какие наблюдали у рыб. Педуцци (Peduzzi, 1973), очевидно, обнаружил спорангии, а на семенах конопля геммы. Трудно, однако, сравнить штамм Педуцци (Peduzzi, 1973) со штаммом Данко, Сабо и Саколцаи (Dankó, Szabó and Szakolczai, 1967) только на основе опубликованных ими характеристик. У нас создалось впечатление, что у этих культур есть некоторые различия в морфологии и особенностях развития.

Педуцци (Peduzzi, 1973) показал, что антигенная структура его штамма *Branchiomycetes* имела большое сходство с таковой четырех различных штаммов *Saprolegnia*. На основе этого факта и морфологических признаков *Branchiomycetes* он предположил, что этот род может принадлежать семейству *Saprolegniaceae*. Будет весьма интересно, если новые данные подтвердят это предположение.

До недавнего времени бранхиомикоз считали болезнью со сравнительно ограниченным числом хозяев и географическим распространением. Кроме того, полагали, что эта болезнь встречается при определенных условиях окружающей среды (Schäperclaus, 1954; Amlacher, 1970; Bauer, Musselius and Strelkov, 1973). Поэтому при типичной вспышке бранхиомикоза поражаются двух-трехлетние карпы, содержащиеся в пруду в Восточной Европе (например в Южной Польше, Чехословакии, Венгрии, Югославии, на Украине). В таких прудах содержится большое количество азотных органических соединений, которые образуются в результате внесения в воду прудов различных видов удобрений с целью повышения продуктивности. Обычно вспышки бранхиомикоза наблюдают в самые теплые месяцы (июль — август) часто после периода повышенных температур (выше 20°C).

В последние годы стало известно, что бранхиомикоз опасен не только для прудовых рыб в Восточной Европе, но и поражает многие виды рыб и имеет широкое географическое распространение. По данным Сарига (Sarig, 1971), бранхиомикоз распространен в Израиле и других странах Средиземноморского побережья. Хора и Пиллей (Hora and Pillay, 1962) указали, что бранхиомикоз довольно часто встречается у рыб, культивируемых в Индо-Тихоокеанском районе, а Егуза и Охива (Egusa and Ohiwa, 1972) описали распространение бранхиомикоза у японского угря (*Anguilla japonica*) в прудах. Мейер и Робинсон (Meyer and Robinson, 1973), а также Вольке (Wolke, 1975) обнаружили бранхиомикоз у пяти видов рыб из прудов Арканзаса и Род-Айленда в восточной части Соединенных Штатов Америки. Гримальди и др. (Grimaldi et al., 1973) значительно расширили уже известный перечень хозяев бранхиомикоза в Восточной Европе. Эти данные получены в результате исследований, проводившихся указанными авторами после того, как Гримальди (Grimaldi, 1971) открыл эпизоотию уклейки (*Alburnus alburnus alborella*) в Лаго Маджоре в Северной Италии, возбудителем которой был *Branchiomycetes*. При обследовании других видов рыб в других озерах Италии и Швейцарии стало очевидным, что 21 вид

из 24 обследованных был в той или иной степени поражен этой болезнью (табл. 5).

В результате исследований Гримальди (Grimaldi, 1971), а также Гримальди и др. (Grimaldi et al., 1973) были установлены два других серьезных момента. Во-первых, бранхиомикоз встречается как в крупных глубоких озерах, так и в небольших тепловодных высокоэвтрофных прудах и озерах. Во-вторых, хронические инфекции могут возникать у многих видов рыб, которые, как полагали, не подвержены эпизоотиям, вызываемым *Branchiomycetes*. Эти данные коренным образом меняют традиционное представление о бранхиомикозе. Трудно судить, является ли быстрое увеличение видового состава хозяев и географического распространения болезни за последние десять лет результатом фактического распространения болезни или увеличения числа ихтиопатологов, занимающихся изучением бранхиомикоза.

Гримальди и др. (Grimaldi et al., 1973) предполагают, что повышенная эвтрофикация некоторых озер способствует развитию патогенных штаммов *Branchiomycetes*. С другой стороны, это создает благоприятные условия для развития карповых — рыб, наиболее восприимчивых к инфекции. Чаще всего в этом случае страдают рыбы рода *Alburnus*. Далее, эти авторы считают, что инфекция может распространиться на менее эвтрофные озера водным путем. В качестве частичного подтверждения своей гипотезы они ссылаются на отсутствие бранхиомикоза у популяций рыб некоторых олиготрофных озер в Швейцарии, не сообщаемых с близлежащими озерами Северной Италии. В более поздних работах Гиуссани, Боррони и Гримальди (Giussani, Borroni and Grimaldi, 1976) обсуждается потенциальная роль температуры и неионизированного аммиака как факторов, способствующих инфекции уклейки в Лаго Маджоре. Они обнаружили взаимосвязь между повышенной температурой (20,5—25,5°C), резким повышением концентрации неионизированного аммиака до 10 мкг/л и распространением бранхиомикоза. Резкое повышение концентрации неионизированного аммиака весной, когда температура колебалась между 10 и 14°C, способствовало развитию бактериального жаберного заболевания, однако при этом не было случаев обнаружения *Branchiomycetes*.

Таблица 5

Виды рыб, восприимчивых к бранхиомикозу

Вид	Литературный источник
ANGUILLIDAE	
<i>Anguilla anguilla</i>	Crimaldi et al., 1973
<i>Anguilla japonica</i>	Egusa and Ohiwa, 1972
ATHERINIDAE	
<i>Atherina boyeri</i> (= <i>A. mochon</i>)	Grimaldi et al., 1973
CENTRARCHIDAE	
<i>Micropterus dolomieu</i>	Meyer and Robinson, 1973
<i>Micropterus salmoides</i>	Meyer and Robinson, 1973 Grimaldi et al., 1973

Lepomis gibbosus	Grimaldi et al. 1973; Wolke, 1975
Lepomis macrochirus	Wolke, 1975
COBITIDAE	
Cobitis taenia	Grimaldi et al., 1973
Coregonus spp.	Radulescu, Vasiliu-Suceveanu and Luscan, 1957; Einsele, 1959; Lopukhina, 1959; Tesarcik and Hoska, 1962; Tesarcik, Smisek and Hluzek, 1965; Rehulka and Tesarcik, 1972; Grimaldi et al., 1973
Coregonus albula	Huculak, 1958
CYPRINIDAE	
Alburnus albidus	Grimaldi, 1971
(= Alburnus alburnus alborella)	Grimaldi et al., 1973
Carassius auratus gibelio	Heuschmann, 1935; Schäperclaus, 1954
Carassius carassius	Shcherbina, 1960
Chondrostoma soëta	Grimaldi et al., 1973
Cyprinus carpio	Plehn, 1912; Scheuring and Walter, 1926; Scheur- ind and Gaschott, 1928; Schäperclaus, 1929, 1954; Volf, 1933; Bepalyi, 1949; 1950; Ivasik and Dem- chenko, 1959; Shcherbina, 1960; Rehulka and Tesarcik, 1972 и многие другие
Gobio gobio	Scerban, 1954
Leuciscus cephalus	Grimaldi et al., 1973
Rutilus pigus	Grimaldi et al., 1973
Scardinius erythrophthalmus	Grimaldi et al., 1973
Tinca tinca	Wundsch, 1929; Rehulka and Tesarcik, 1972; Grimaldi et al., 1973
ESOCIDAE	
Esox lucius	Wundsch, 1929, 1930; Volf, 1956; Grimaldi et al., 1973
GADIDAE	
Lota lota	Grimaldi et al., 1973
GASTEROSTEIDAE	
Gasterosteus aculeatus	Schäperclaus, 1954
ICTALURIDAE	
Ictalurus melas	Grimaldi et al., 1973
PERCIDAE	
Perca fluviatilis	Grimaldi et al., 1973
SALMONIDAE	
Salmo gairdneri	Tománek, 1962; Barthelmes, Mattheis and Meyer, 1968; Witala and Zielonka, 1974; Grimaldi et al., 1973
Salmo trutta	Grimaldi et al., 1973
Salvelinus alpinus	Grimaldi et al., 1973
SILURIDAE	
Siluris glanis	Dankó, Szabó and Szakolczai, 1967; Lucký, 1970

¹ Поскольку данные поступали в основном из Европы, для большинства рыб мы придерживаемся номенклатуры Бланка и др. (Blanc et al., 1971).

Бранхиомикоз может возникнуть внезапно, часто протекает быстро, при этом потери за 2—4 дня достигают 30—50%. Рыба гибнет в результате аноксии. Пораженные рыбы ведут себя очень беспокойно. Существует некоторое расхождение в оценке других симптомов болезни. Например, Бауер, Мусселиус и Стрелков (Bauer, Musselius and Strelkov, 1973) отмечают, что пораженная рыба не заглатывает воздух,

а Амляхер (Amlacher, 1970), а также Мейер и Робинсон (Meyer and Robiuson, 1973) указывают, что у больной рыбы наблюдаются явные признаки нарушения дыхания.

Не все виды рыб, даже если они восприимчивы к болезни, заболевают в зараженном пруду. Данко, Сабо и Саколцаи (Dankó, Szabó and Szakolczai, 1967) указывали на большие потери сома (*Silurus glanis*), в то время как карп, линь и белый толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*) в тех же прудах не болели.

При бронхиомикозе гифы гриба препятствуют циркуляции крови по жабрам и пораженные участки теряют обычный ярко-красный цвет, становясь коричневыми в результате кровоизлияний и тромбозов, а также беловатыми или сероватыми вследствие ишемии (цв. табл. XIII). Жабры внешне напоминают мрамор, что характерно для острого бронхиомикоза (Rehulka and Tesarcik, 1972; Bauer, Musselius and Strelkov, 1973). При микроскопии можно наблюдать не только некроз пораженных тканей, но и размножение эпителиальных клеток и слипание пластинок (цв. табл. XIV). Некротические участки могут отслаиваться и стать очагами сапролегниевых инфекций. Однако не все больные рыбы погибают: могут выздороветь, а отмершая ткань восстановится.

Замечены различия в воспалительных реакциях. Мейер и Робинсон (Meyer and Robinson, 1973) указывали, что у рыб не наблюдалось заметной воспалительной реакции и не было зарегистрировано проникновения лейкоцитов в пораженный участок. В то же время Данко, Сабо и Саколцаи (Dankó, Szabó and Szakolczai, 1967) сообщали, что обычно наблюдали лейкоцитарную воспалительную реакцию. Беспалый (Bespalyi, 1950) отметил увеличение гранулоцитов, моноцитов и полиморфноядерных лейкоцитов, а также значительное уменьшение числа лимфоцитов.

Пока не известен точный источник инфекции и как она возникает. Неизвестно также, передается ли инфекция от рыбы к рыбе или иначе. Предполагают, что гриб появляется в естественных условиях как сапробионт, но, насколько нам известно, этот организм удавалось выделить только от одного естественного источника — жабр рыб. Штаммы *Branchiomycetes* сравнительно легко развиваются в культуре, но интересно отметить, что никогда при многочисленных микологических исследованиях воды и грунта прудов и естественных водоемов не удавалось обнаружить этот гриб. Возможно, это происходит отчасти оттого, что микологам не удавалось определить гриб. Принято считать, что апланоспоры, образуемые грибами, служат источником инфекции.

Однако это не было подтверждено опытным путем, и данные по заражению рыб этими спорами отсутствуют. Педуцци (Peduzzi, 1973) успешно инфицировал уклею, инокулируя мицелий на жаберной дуге микрошпателем. Однако естественный путь заражения не известен.

Амляхер (Amlacher, 1970) отмечал, что виды *Branchiomycetes* поражают предпочтительно выносящие жаберные артерии, в то время как

Гримальди и др. (Grimaldi et al., 1973) обнаружили, что у различных видов рыб поражаются различные участки жаберной дуги, причем у каждого вида рыбы поражается свой характерный участок.

ПРОФИЛАКТИКА И ЛЕЧЕНИЕ

Для лечения бранхиомикоза использовали различные химикалии. Данко, Сабо и Саколцаи (Dankó, Szabó and Szakolczai, 1967) писали об успешном лечении сома *Silurus glanis*. Рыбу погружали в раствор малахитового зеленого (0,3 мг/л) на 24 ч. Хьюет (Huet, 1972) рекомендует применять ванну с содержанием 1–4 мг/л активного ингредиента benzalkonium chloride в течение 1 ч или 100 мг/л медного купороса в течение 10–30 мин. Мейер и Робинсон (Meyer and Robinson, 1973) считают, что длительные ванны с содержанием 0,5 мг/л медного купороса или 0,1 мг/л малахитового зеленого оказывают токсическое действие. Некоторый эффект был отмечен при обработке формалином первоначально в концентрации 15 мг/л, а затем при повторном его употреблении в концентрации 25 мг/л. Другие ученые (Alikuhni, 1957; Shcherbina, 1952) рекомендуют солевые ванны (3–5%) для профилактики и борьбы с этим заболеванием. Однако эффективность этих обработок пока недостаточно выяснена. Не определена также доза, которую следует применять в зависимости от качества и жесткости воды, а также вида, возраста и состояния зараженной рыбы. В любом случае внезапное возникновение и быстрое течение бранхиомикоза приводят, как правило, к высокой смертности, прежде чем будут приняты меры по борьбе с болезнью. В связи с этим меры борьбы с бранхиомикозом должны носить скорее профилактический, чем лечебный, характер.

Рейхл (Reichle, 1973) предлагает скармливать рыбе, пораженной бранхиомикозом, метиленовый синий, особенно в тех случаях, когда болезнь сопровождается вторичными инфекциями. Поскольку метиленовый синий влияет на содержание гемоглобина (Task, 1960) и число эритроцитов (Reichenbach-Klinke, 1975), то мы считаем, что этот способ нуждается в дальнейшей проверке.

Меры по предупреждению бранхиомикоза включают устранение факторов окружающей среды, способствующих возникновению инфекции. Следует предупреждать повышение температуры воды и излишнее накопление продуктов распада органических веществ в прудах в критические теплые месяцы. Необходимо также обеспечивать усиленный водообмен в прудах, контролировать добавочные дозы удобрений, сокращать количество корма, предназначенного рыбе, контролировать количество водоплавающей птицы в пруду.

Химиофилактические меры включают добавление медного купороса в качестве альгицида и добавление негашеной извести (CaO) с целью повышения pH и очистки воды. Шеперклаус (Schäperclaus, 1954) предлагает вносить 8 кг/га медного купороса в пруды со средней глубиной 0,5 м и 12 кг/га в пруды со средней глубиной 1,0 м. Медный купорос вносят в четыре приема по 2–3 кг/га соот-

ветственно с месячным интервалом с середины мая до середины августа. При соблюдении правил первоначальные концентрации достигают 0,3—0,4 мг/л. Подобная концентрация хорошо переносится большинством рыб и не превышает предельно допустимого значения (1,0 мг/л) для питьевой воды, установленной Агентством США по защите окружающей среды. Следует, однако, иметь в виду, что медь токсична для многих водных организмов и эффективная и безопасная доза в значительной степени зависит от качества воды и вида рыбы, подвергающейся обработке. Медный купорос, так же как и другие химиофилактические средства, не следует использовать бессистемно. Мы советуем читателю обратиться к обзору литературных данных Джексона (Jackson, 1974) по использованию медного купороса, а также принять во внимание замечания Гарднера и Ля Роша (Gardner and LaRoche, 1973) и Рейхенбаха-Клинке (Reichenbach Klinke, 1975) о возлействии медного купороса на рыб. Следует иметь в виду, что Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1975) резко высказывается против применения солей меди в рыбоводстве, считая, что их можно применять только в критических ситуациях.

Силлс (Sills, 1974) подготовил обзор по использованию известки в рыбоводстве. Бауер, Мусселиус и Стрелков (Bauer, Musselius and Strelkov, 1973) рекомендуют вносить в пруды, зараженные бранхиомицесом, 150—200 кг/га негашеной известки (CaO). Эту дозу вносят с двухнедельным интервалом в летние месяцы и ежедневно в периоды вспышки болезни. Следует контролировать pH: он не должен превышать 9,0 (Schäperclaus, 1954).

При вспышках бранхиомикоза рыб не следует кормить, а мертвых рыб необходимо удалить из прудов и закопать в ямы с известью. Во избежание дальнейших вспышек бранхиомикоза необходимо спустить, осушить пруды и продезинфицировать их негашеной известью.

ИХТИОФОНУС (ICHTHYOPHONUS)

СИСТЕМАТИКА

Род *Ichthyophonus*, называемый так в настоящее время (Sprague, 1965), состоит из двух видов: *I. hoferi* Plehn и *Mulsow* и *I. gasterophilum* (Caullery and Mesnil) Sprague. *I. gasterophilum* — малоизученный вид. Сначала Коллери и Меснил (Caullery and Mesnil, 1905) отнесли его к роду *Ichthyosporidium*. Эти ученые считали, что он относится к тому же роду, что и *Ichthyosporidium phymogenes*, описанный в то же время. *I. gasterophilum* обнаружили в протоках желудочных желез и пилорических придатков двух морских рыб: *Ciliata mustela* (-*Motella mustela*) и *Liparis liparis* (= *Liparis vulgaris*). У другой морской рыбы *Srenilabrus melops* *I. phymogenes* вызвал образование опухоли в грудной полости. Коллери и Меснил (Caullery and Mesnil, 1905) кратко описали эти два новых вида, но не обозначили ни один из них как типовой вид. Очевидно, *I. gasterophilum* был грибом, а *I. phymogenes* [в настоящее время называемый *Ichthyosporidium giganteum* (Théolan)

Swarczewsky, 1914], — простейшим. Таким образом, в течение ряда лет одни специалисты использовали родовое название *Ichthyosporidium* для обозначения организмов, которых считали грибами (Pettit, 1911, 1913; Fish, 1934; Sproston, 1944; Sindermann and Scatterwood, 1954; Reichenbach-Klinke, 1954, 1955, 1960; Dorier and Degrange, 1961), другие — для обозначения простейших.

В 1908 г. Робертсон описала паразита камбалы *Platichthys flesus* (= *Pleuronectes flesus*), которого считала представителем простейших рода *Ichthyosporidium*, сходным с *I. gasterophilum*. Позднее Плен и Малсов (Plehn and Mulsow, 1911) описали похожего паразита радужной форели *Salmo gairdneri*. На основании наблюдений за развитием этого организма при культивировании они пришли к заключению, что это гриб, родственный хитридиевым. Затем Плен и Малсов описали монотипный род *Ichthyophonus*, отнесли его к грибам и назвали единственный вид *I. hoferi* в честь Хофера, который первый описал болезнь, сопровождающуюся потерей равновесия (*Taumelkrankheit*) у форели. Пети (Pettit, 1911) считал, что Робертсон изучала гриб и что его же исследовали Плен и Малсов. Пети (Pettit, 1913) отнес *Ichthyophonus hoferi* к роду *Ichthyosporidium*, а организм, обнаруженный Плен и Малсовым, получил новое название *Ichthyosporidium hoferi* (Plehn and Mulsow) Pettit. Плен и Малсов отказались от названия *Ichthyophonus hoferi*, как от младшего синонима. Это изменение не было признано Нерейсхеймером и Клоди (Neresheimer and Clodi, 1914), Эллисом (Ellis, 1928), Даниелом (Daniel, 1933a, b) и Шеперклаусом (Schäperclaus, 1954), предпочитавшими сохранить название *Ichthyophonus*. Спрег (Sprague, 1965) привел убедительный аргумент в пользу сохранения названия *Ichthyophonus* для грибов, *Ichthyosporidium* — для простейших. Далее он (Sprague, 1966) предложил отказаться от названия *Ichthyosporidium*, поскольку известные в настоящее время виды этого рода относят к микроспоридиям.

Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1973) предположил, что *Ichthyophonus hoferi* идентичен *I. gasterophilum* и эти виды могут быть также идентичны *Lymphosporidium truttae*, описанному Калкинсом (Calkins, 1900) как паразит *Salvelinus fontinalis*. Данных, подтверждающих это предположение, недостаточно.

Кроме *I. hoferi* и *I. gasterophilum* были описаны два других вида *Ichthyophonus*: *I. intestinalis* Léger and Hesse, 1923 у *Salmo trutta* и других лососевых и *I. lotae* Léger, 1924 у *Lota lota* (= *Lota vulgaris*). Оба гриба были обнаружены только в пищеварительном тракте рыб. Полагали, что они не имеют отношения к какому-либо патологическому состоянию. В более поздней работе Леже (Léger, 1927) отметил, что он культивировал «сферулы», которые, очевидно, были стадией развития *I. intestinalis*, и обнаружил, что эти тела образовали мицелий с органами бесполого и полового размножения, характерными для энтомофторовых грибов рода *Basidiobolus*. Далее, он считал, что *I. hoferi*, *I. intestinalis* и, вероятно, *I. lotae* (хотя это не уточнялось) следует отнести к роду *Basidiobolus*. Поэтому названия *Basidiobolus intestinalis* (Léger and Hesse) Léger и *B. lotae* (Léger) Léger иногда

появляются в списках видов грибов, которые считаются паразитами рыб.

По описанию и иллюстрациям Леже (Léger, 1927) можно предположить, что у него были основания для перевода *I. intestinalis* в род *Basidiobolus*. Это было принято Дрехслером (Drechsler, 1955). Однако Бенджамин (Benjamin, 1962) считает, что название *Basidiobolus intestinalis* в публикациях никогда не было валидным, и таксономический статус *B. intestinalis*, а также недостаточно полно описанного *B. lotae* вряд ли будет установлен, поскольку нет сохранившихся культур, а характеристики этих организмов слишком кратки, чтобы можно было говорить о точной идентификации. Предположение считать *B. lotae* и *B. intestinalis* одним и тем же организмом (Reichenbach-Klinke, 1973) или синонимами *B. ganagum* (Ciferri, 1957) является недоказанным, поскольку основано только на предположении.

Вслед за исследованиями Леже появились сообщения о выделении *Basidiobolus ranarum* Eidam от рыб (Nickerson and Hutchinson, 1971). По данным Янга (Yang, 1962), *Basidiobolus meristosporus* Drechsler (вариант *B. haptosporus* Drechsler fide Srivastava и Thirumalachar, 1967) может быть возбудителем заболевания икры и молоди карпа (*Cyprinus carpio*), однако данные о патогенности *B. meristosporus* носят сомнительный характер, и, на наш взгляд, следует еще доказать, что виды рода *Basidiobolus* могут быть активными патогенами рыб.

Леже (Léger, 1927), включивший *I. hoferi* в род *Basidiobolus*, руководствовался следующими соображениями. Во-первых, он считал, что конидии, полученные им в культурах *Basidiobolus*, были сходны со структурами, обнаруженными Плен и Малсовым (Plehn and Mulsov, 1911) в их культурах *I. hoferi*. Во-вторых, Леже пришел к заключению, что «сферулы», описанные Пети (Pettit, 1913), были сходны со «сферулами» *I. intestinalis*. Первое наблюдение не заслуживает особого внимания. Конидии на рисунках Леже (Léger, 1927), имеют лишь незначительное сходство со структурами, изображенными Плен и Масловым (Plehn and Mulsov, 1911), что не подтверждает гомологичность этих структур. Согласно второму наблюдению Леже Дорье и Дегранже (Dorier and Degrange, 1961) пришли к заключению, что «сферулы», описанные Пети (Pettit, 1913) как стадия развития *I. hoferi*, являются фактически одноядерной стадией *Basidiobolus intestinalis*. Согласно современным данным вряд ли есть основание считать, что *Basidiobolus* и *Ichthyophonus* относятся к одному роду.

Несмотря на общую тенденцию относить род *Ichthyophonus* к *Entomophthorales*, исчерпывающих данных для подтверждения этой точки зрения нет. В обзоре по таксономии *Entomophthorales* Уотерхаус (Waterhouse, 1973 b) исключил *Ichthyophonus* как «сомнительный род». На наш взгляд, данных, подтверждающих предполагаемое родство *I. hoferi* с грибами, явно недостаточно, и, как это будет видно в следующих разделах, решение этих таксономических проблем усложняется тем, что название *I. hoferi* использовали, очевидно, для описания нескольких видов организмов, и *I. hoferi* стал таксоном с нечетко обозначенными границами вида. Учитывая современные данные, а так-

же то, что культуры организмов, которые считались *I. hoferi*, не сохранились, определить правильность применения этого и других названий для обозначения описываемых организмов невозможно.

МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ *ICHTHYOPHONUS HOFERI*

Существует пять основных работ по морфологии и развитию *I. hoferi*. Из них три работы (Daniel, 1933a; Fish, 1934; Sindermann and Scattergood, 1954) посвящены в основном инфекциям атлантической сельди (*Clupea harengus harengus*) в западной части Северной Атлантики, а одна (Sproston, 1944) — инфекциям обыкновенной скумбрии (*Scomber scombur*) в восточной части Северной Атлантики. Джонсон и Сперроу (Johnson and Sparrow, 1961) подготовили обзор по этим четырем работам. В работе Дорье и Дегранже (Dorier and Degrange, 1961) рассмотрены инфекции пресноводных лососевых (*Salmo gairdneri*, *Salvelinus fontinalis*) в Европе. Дорье и Дегранже (Dorier and Degrange, 1961) составили обзор по работе Нересхеймера и Клоди (Neresheimer and Clodi, 1914), занимавшихся исследованием *Ichthyophonus* — инфекции европейских лососевых.

I. hoferi часто появляется в тканях инфицированных рыб в виде сферической толстостенной многоядерной клетки (рис. 10, 11; цв. табл. XVIII, XIX, XXI), называемой «цистой», «спорой», «стадией покоя» или «покоящейся спорой». В данном контексте применение термина «циста» нежелательно. Этот термин больше применим для обозначения капсулы из соединительной ткани и ретикуло-эндотелиальных клеток, инцистирующих паразита (Robertson, 1909). Ниже будем пользоваться термином «покоящаяся спора», обозначающим метаболически неактивную клетку. Далее при обсуждении развития и морфологии *I. hoferi* мы будем пользоваться терминологией, которую использовали первые исследователи для описания своего материала, а не той, которую они применяли при стандартизации терминологии по негомологичным структурам.

Диаметр покоящихся спор 10–250 мкм. Диаметр ядра равен примерно 2–4 мкм. Разные авторы указывают, что в центре ядра находится ядрышко с тонкими «лучиками», которые соединяют его с гранулами, связанными с ядерной мембраной. Хроматин, по-видимому, расположен вокруг ядрышка (Dorier and Degrange, 1961). Цитоплазма дает положительную ШИК-реакцию и реакцию Бауера, что свидетельствует о наличии в ней гликогена, обычного запаса углевода в грибах. Стенка покоящейся споры дает выраженную ШИК-реакцию — признак того, что она состоит из полисахаридов. Так и должно быть, если *I. hoferi* считается грибом. Стенка покоящейся споры имеет различную толщину (примерно 2–11 мкм) и, по данным Амляхера (Amlacher, 1965), может состоять из трех слоев.

Даниель (Daniel, 1933a) и Фиш (Fish, 1934) приходят к выводу, что у сельди покоящаяся спора может образовать многоядерную толстую гифу. При этом, по Даниелю, цитоплазма переходит из споры в гифу, после чего в результате дробления образуются «дочерние

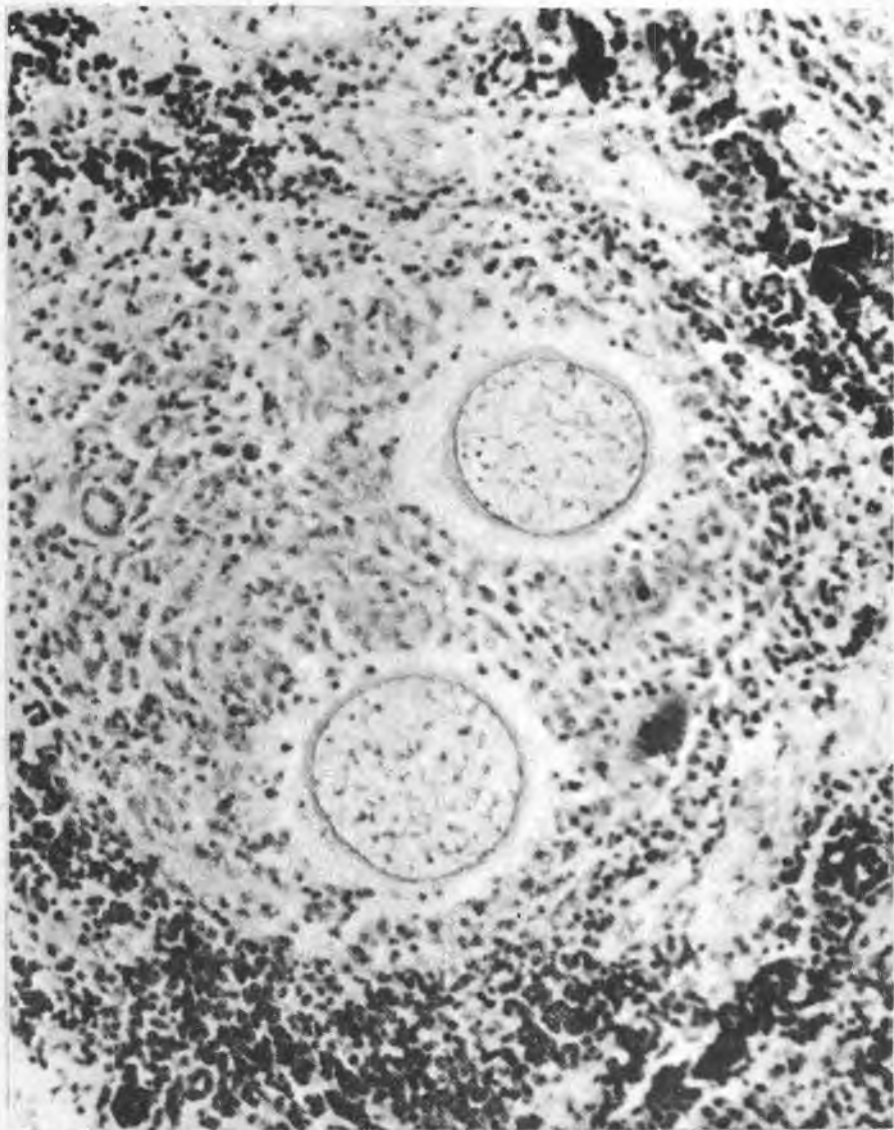
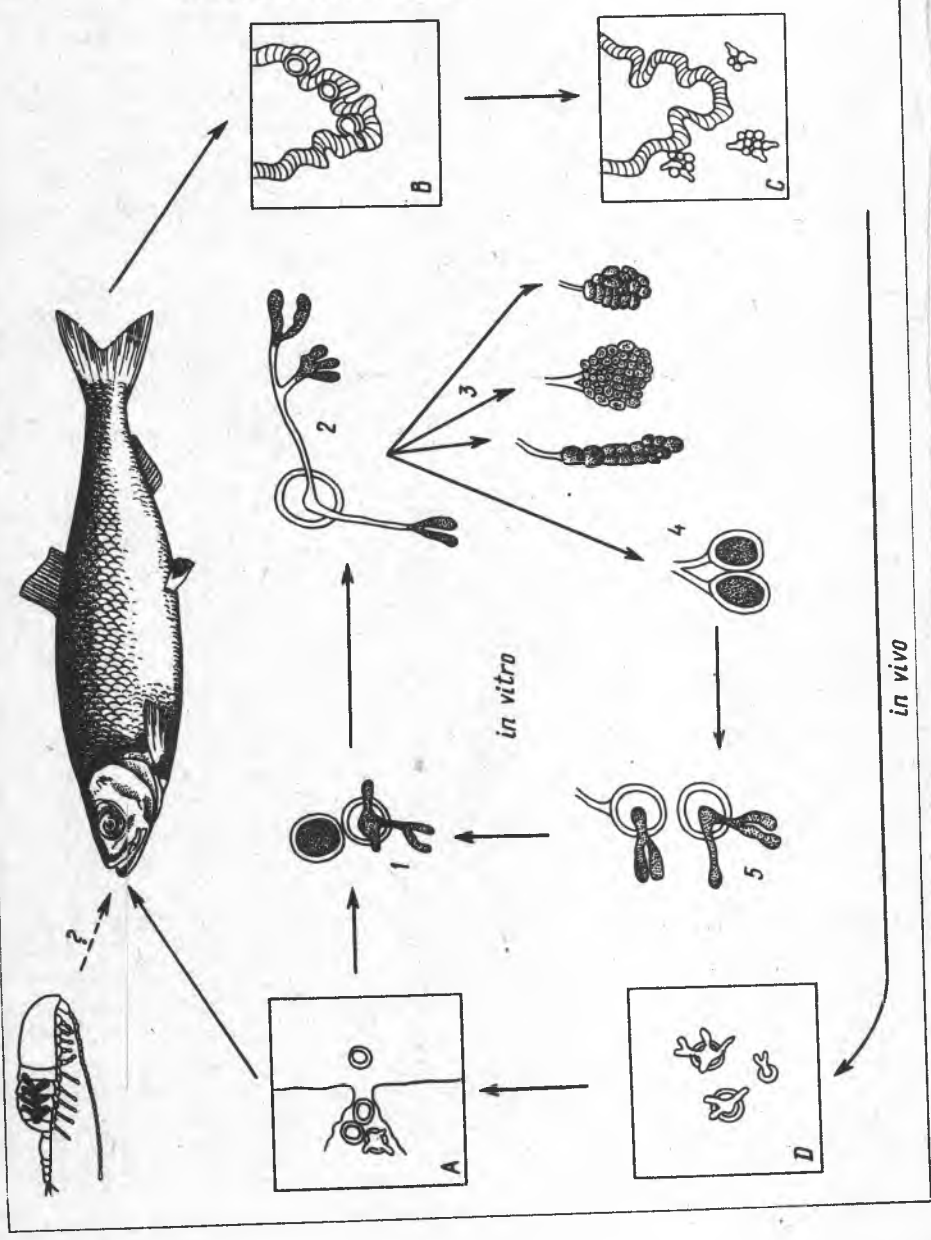


Рис. 10. *Ichthyophonus hoferi*. Покоящиеся споры (вызывающие острую гранулематозную реакцию) и гигантские клетки в селезенке рыб. $\times 160$, окраска гематоксилин-эозином. [Воспроизведено с любезного разрешения Вольке из «Pathology of Bacterial and Fungal Diseases Affecting Fish» в книге «The Pathology of Fishes» под редакцией William E. Ribelin and George Migaki (Madison: The University of Wisconsin Press; Copyright, 1975, by the Board of Regents of the University of Wisconsin System, 94–97)].



Рис. 11. Покоящиеся споры *Ichthyophonus* в кишечнике желтохвостой лиманды (*Limanda ferruginea*). (Воспроизведено с любезного разрешения Рагиери и Нигрелли.)

Рис. нити, попл, лант, дит и (Sin, Scat, Разр, (А - (1-5) пок; та ж



1954, 1960, см. цв. табл. XX) сообщали об успешном культивировании



Рис. 11. Покоящиеся споры *Ichthyophonus* в кишечнике желтохвостой лиманды (*Limanda ferruginea*). (Воспроизведено с любезного разрешения Рагиери и Нигрелли.)

споры» различных размеров и с разным числом ядер (рис. 12). Покоящаяся спора может образовать «дочерние споры» эндогенно, без предварительного образования гифы. Фиш (Fish, 1934) признает эти два способа развития, но сам не описал и не иллюстрировал переход цитоплазмы из покоящейся споры в гифу до дробления на «дочерние споры». Фиш указывает также, что гифа может ветвиться, но очень слабо. И Даниель, и Фиш считают, что «дочерние споры» после дробления выбрасываются в результате разрыва гифы, а если гифа не образуется, то в результате разрыва стенки покоящейся споры.

Даниель (Daniel, 1933a) предполагает существование и третьего способа развития, который он назвал «фрагментацией». При этом стенка покоящейся споры разрывается и выбрасывает ядра, из которых каждое «...окружено крошечными кусочками цитоплазмы». Ядра, вокруг которых впоследствии образуется стенка, превращаются в многоядерные покоящиеся споры (см. рис. 12). Фиш (Fish, 1934) не соглашается с этим и считает, что можно увидеть ядра и цитоплазму как бы «рассеянными в ткани». Однако при более тщательном обследовании обнаруживается, что они окружены стенкой гифы, «...которая из-за прозрачности плохо заметна».

Способ развития, описанный Синдерманом и Скаттергудом (Sindermann and Scattergood, 1954), как они предполагали для *I. hoferi* (рис. 13), несколько отличается от способа, описанного Даниелем (Daniel, 1933a) и Фишем (Fish, 1934). По данным Синдермана и Скаттергуда, покоящаяся спора образует сложные зародышевые трубки, которые *in vivo* представляют собой тупоконечные псевдоподиообразные гифы, максимальная длина которых в 3—4 раза превышает диаметр покоящейся споры. Эти данные явно противоречат результатам Фиша (Fish, 1934), который отмечал, что появляется только одна зародышевая трубка и максимальный размер гифы в 20—25 раз превышает диаметр покоящейся споры. По данным Синдермана и Скаттергуда, после прорастания цитоплазма выбрасывает из покоящейся споры в гифу [вероятно, способом, аналогичным тому, который описал Даниель (Daniel, 1933a)]. Далее следует эндогенное дробление, в результате которого образуется от пяти до нескольких сотен апланетических образований, которые Синдерман и Скаттергуд назвали «гифенными телами». Из «гифенных тел» могут развиваться новые споры. Как указывают Джонсон и Сперроу (Johnson and Spargow, 1961), «гифенных тел» (по терминологии Синдермана и Скаттергуда) может образоваться гораздо больше, чем «дочерних спор», описанных Даниелем (Daniel, 1933a) и Фишем (Fish, 1934), поэтому трудно судить, описывали ли эти авторы одно и то же или разные явления. Синдерман и Скаттергуд отметили также, что эндогенное дробление может произойти в покоящейся споре без предварительного развития гиф.

Синдерман и Скаттергуд (Sindermann and Scattergood, 1954) изучали также развитие *I. hoferi in vitro* (см. рис. 13). Другие авторы (Plehn and Mulsow, 1911; Fish, 1934; Forster, 1941; Reichenbach-Klinke, 1954, 1960, см. цв. табл. XX) сообщали об успешном культивировании

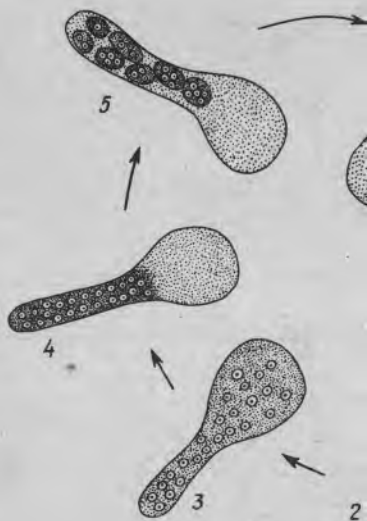
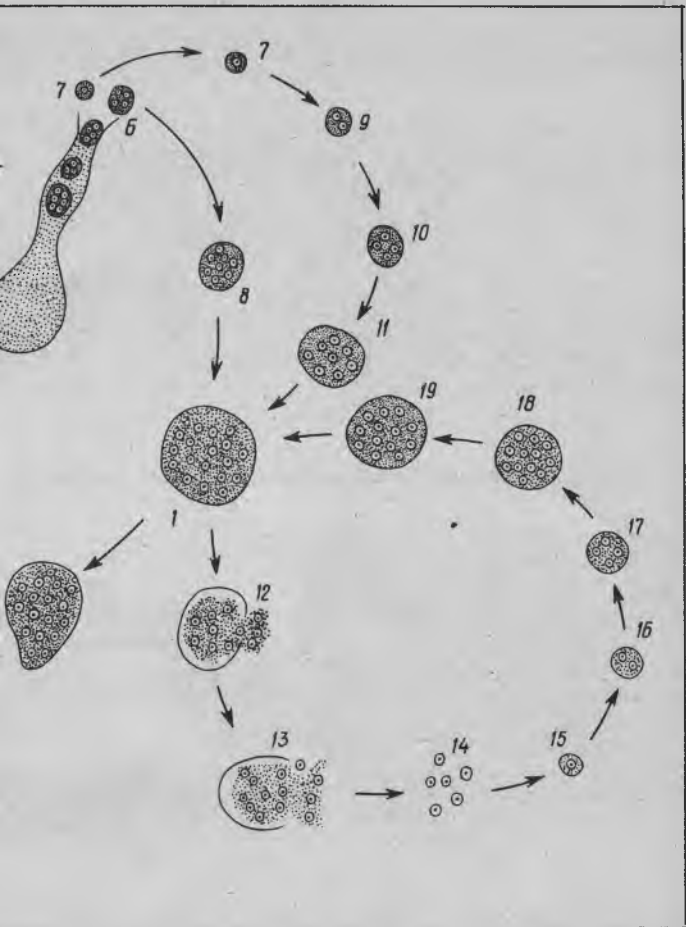


Рис. 12. Цикл развития *Ichthyophonus hoferi* по Даниелю (Daniel, 1933a); видно развитие толстой гифы и образование «дочерних спор» (стадии 1–5), развитие покоящейся споры из дочерней споры (стадии 7–11) и развитие покоящейся споры методом «фрагментации» (стадии 12–19)



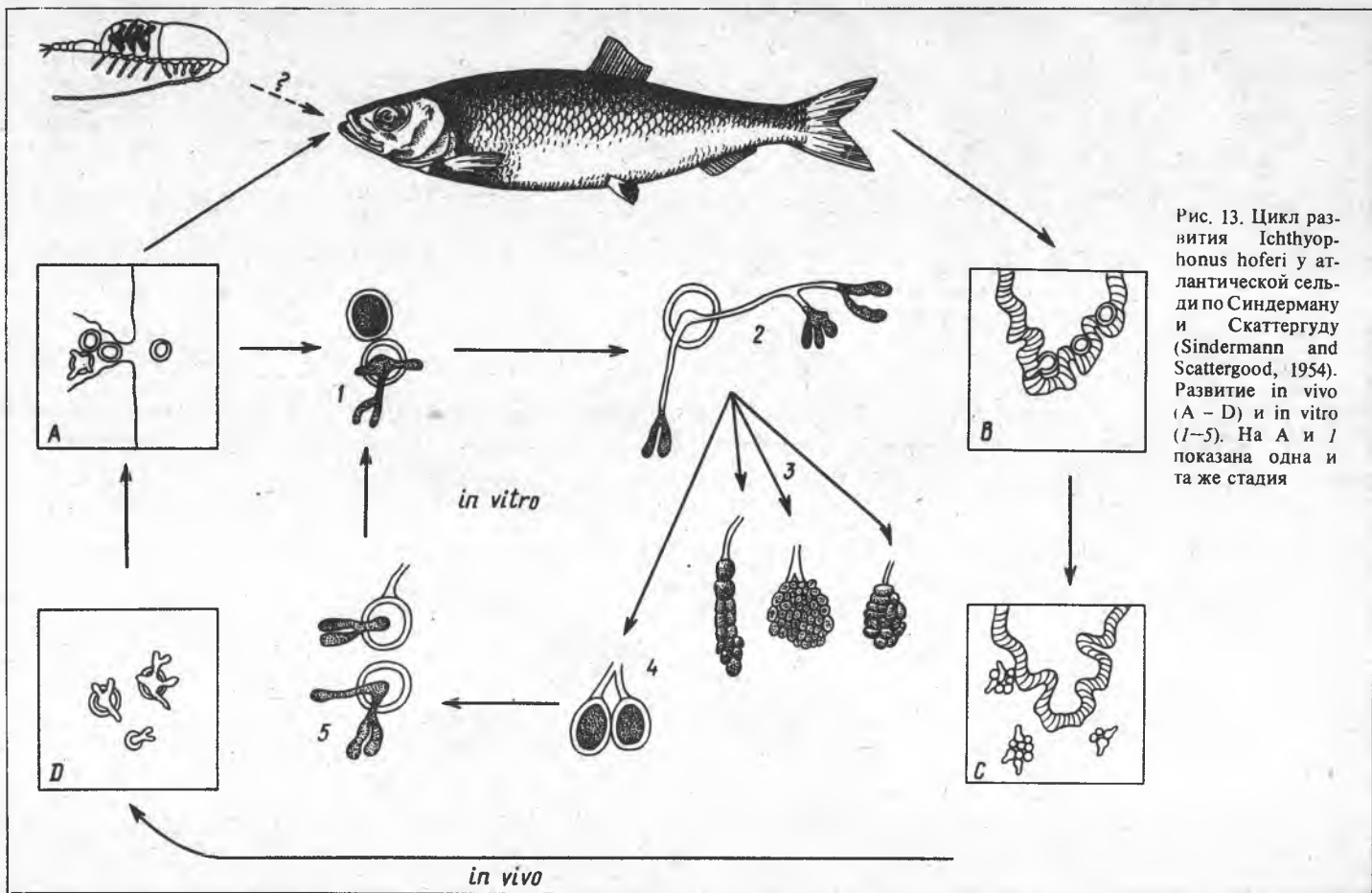


Рис. 13. Цикл развития *Ichthyophonus hoferi* у атлантической сельди по Синдерману и Скаттергуду (Sindermann and Scattergood, 1954). Развитие *in vivo* (A - D) и *in vitro* (1-5). На A и 1 показана одна и та же стадия

I. hoferi, но Синдерман и Скаттергуд описали культуральные признаки I. hoferi более подробно.

Инокулюмом, который использовали Синдерман и Скаттергуд для этой работы, служил грибковый материал, выделенный асептически из сердца или боковой мускулатуры сельди. Этот материал был привит непосредственно на поверхность скошенного декстрозного агара Сабуро¹ с добавлением 1% сыворотки крупного рогатого скота. Развитие и рост инокулюма обычно наблюдали через 7—10 дней после посева. Посевы культивировали при температуре 3—20°C, причем оптимальной была температура 10°C. Только крупные «покоящиеся споры» прорастали, образовывали длинные тонкие ветвящиеся ценоцитические гифы с утолщенными окончаниями. Гифы развивались в основном в агаре, и их развитие было слабее, чем у рыб. Спустя 30—60 дней после достижения диаметра культуры 5—15 мм, ее рост фактически прекращался, но жизнеспособность культур сохранялась по крайней мере в течение 14 мес.

Цитоплазма выбрасывалась спорой почти сразу после прорастания и концентрировалась около конца гифы, где в результате дробления образовывались многочисленные «гифенные тела», не развивающиеся в культуре, или толстостенные споры, иногда прорастающие в культуре (см. рис. 13).

По данным Дорье и Дегранже (Dorier and Degrange, 1961), цикл развития I. hoferi у пресноводных лососевых в Европе можно охарактеризовать следующим образом.

Рыб заражали путем введения через рот латентных «цист» (покоящихся спор) (рис. 14, 1). Некоторые из этих «цист» трансформируются непосредственно в «амебобласты» и подвергаются эндогенному цитоплазматическому дроблению (рис. 14, 4). Другие «цисты» прорастают, образуя нити или гифы (рис. 14, 2) или выбрасывают «плазмодий» (рис. 14, 3). Два последних способа прорастания завершаются образованием «амебобластов» с более тонкими стенками и меньшего размера, чем «амебобласты», образованные из латентных цист (рис. 14, 5).

Стенки «амебобластов» разрываются и в кишечник выбрасываются одно- или двухъядерные «амебоидные образования». Некоторые «амебоидные образования» далее не развиваются, становятся неактивными и приобретают сферическую форму (рис. 14, 8). Выброшенные с фекалиями, они разрушаются при контакте с водой. Другие «амебоидные образования» проникают в стенку кишечника и переносятся с кровью во внутренние органы или мышцы, где превращаются в одно- или двухъядерные «цисты» (рис. 14, 9). Эти цисты развиваются быстро, становятся многоядерными, накапливают запасы липидов и гликогена и превращаются в «латентные цисты», которые инкапсулируются

¹ Синдерман и Скаттергуд не указывают точного состава этой среды. Она может состоять из 1—1,5% пептона, 2,0% глюкозы или мальтозы и 1,25—3,5% агара. Иногда добавляют 0,5% глицерина. Для выделения патогенных грибов часто используют различные варианты этой среды с добавлением соответствующих антибиотиков (Conant et al., 1971; Stevens, 1974).

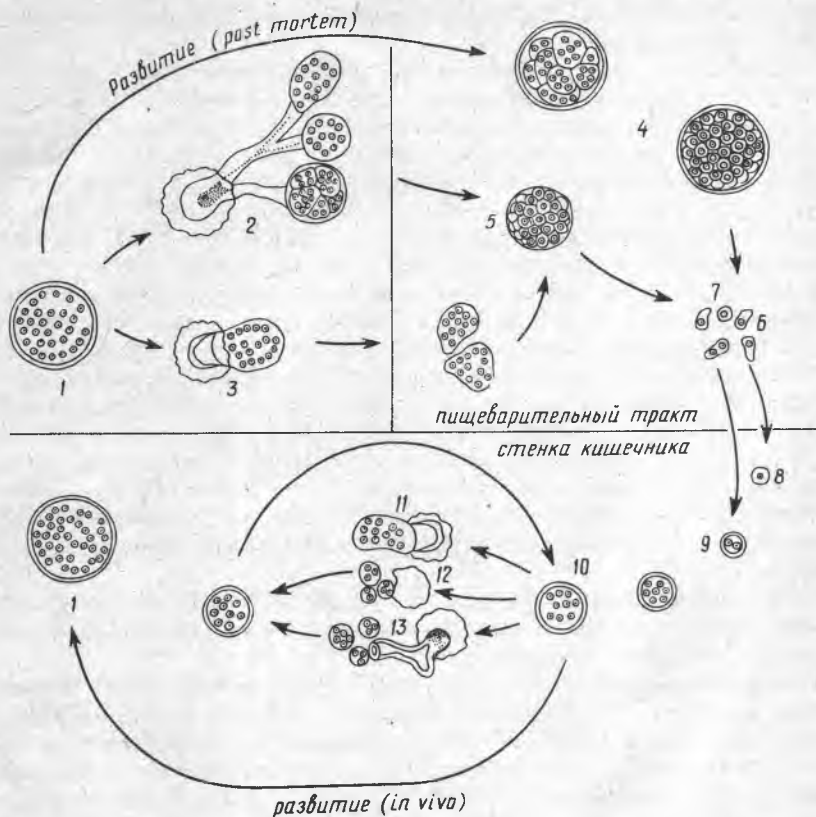


Рис. 14. Цикл развития *Ichthyophonus hoferi* у пресноводных лососевых по Дорье и Дегранже (Dorier and Degrange, 1961). Объяснение см. в тексте.

хозяином (рис. 14, 1). Другие «цисты» могут выбрасывать «плазмодий» (рис. 14, 11) или образовывать «споры» путем эндогенного дробления, которые выбрасываются в результате разрыва стенки «цисты» (рис. 14, 12) или через концы короткой неправильной формы гифы (рис. 14, 13). Эти «эндоспоры» или «плазмодии» могут стать причиной вторичной инфекции хозяина.

По данным Спростон (Sproston, 1944), у скумбрии *Ichthyophonus hoferi* полиморфный и состоит из следующих структур: 1) крупные продолговатые «хламидоспоры» с устойчивой экзоспорой; 2) «куполообразные конидии», сходные с конидиями, образуемыми энтомофторовыми грибами; 3) «гифенные тела» [не путать с «гифенными телами», описанными Синдерманом и Скаттергудом (Sindermann and Scattergood, 1954)] различной формы, способные округляться и инцистироваться; 4) «разветвленные конидиофоры», содержащие «эндоконидии», которые в виде амебоидных тел выделяются в кровеносные сосуды;

5) «простые булавовидные спорангии», которые содержат также «эндоконидии»; 6) «гифенные сращения», которые в дальнейшем могут перерасти в сходные гифы; и наконец, 7) «споры, образуемые в результате слияния гиф», которые описывают как «покоящиеся споры» с толстой устойчивой стенкой, служащие, как считают исследователи, для заражения новых восприимчивых организмов. Эти структуры и их взаимопревращения показаны на рис. 44 работы Спростон.

Если предположить, что все стадии развития, описанные Спростон (Sproston, 1944), действительно имеют отношение к одному и тому же организму, то маловероятно, что это тот же *I. hoferi*, который описали Синдерман и Скаттергуд, или *I. hoferi*, описанный Дорье и Дегранже. Результаты Спростон не были подтверждены и, если не считать обзора Джонсона и Сперроу (Johnson and Sparrow, 1961), авторы более поздних работ (Reichenbach-Klinke and Elkan, 1965; Amlacher, 1970; Sindermann, 1970; van Duijn, 1973; Reichenbach-Klinke, 1973; Wolke, 1975; Alderman, 1976) полностью игнорировали работу Спростон или уделяли ей незначительное внимание. Спростон (Sproston, 1944) пыталась сопоставить свои результаты с данными предыдущих исследователей, а Джонсон и Сперроу (Johnson and Sparrow, 1961) хотели сравнить результаты наблюдений Спростон с результатами Синдермана и Скаттергуда (Sindermann and Scattergood, 1954). Тем не менее *I. hoferi* Спростон остается неизвестным организмом.

Дополнительные морфологические вариации *I. hoferi* были описаны такими авторами, как Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1954, 1956a, b, 1973), Рейхенбах-Клинке и Элкан (Reichenbach-Klinke and Elkan, 1965), которые сообщили, что «плазмодий» может образовывать широкие трубчатые булавовидные «макрогифы» (шириной 7–15 мкм) или тонкие несептированные нити шириной 2–3 мкм, носящие название «микрогиф». Цепочки коричневых толстостенных «эндоконидий» диаметром 1,5–4,0 мкм могут отшнуровываться от концов «микрогиф», однако они могут образоваться и без развития гиф. По данным Рейхенбаха-Клинке, «микрогифы» обнаружены только у морских рыб. К другому типу спор, встречающихся у морских рыб, относятся конидии шириной 10–20 мкм и предположительно «покоящиеся споры» шириной 4–6 мкм. У тропических пресноводных рыб развитие «макрогиф» может резко ограничиваться в результате деления на «дочерние плазмодии», которое происходит сразу после прорастания. В культуре «макрогиф» *I. hoferi* Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1954) была получена структура, названная «корневым выростом клетки» [Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1973) неправильно принял его за аску]. Роль этой структуры не известна.

Шеперклаус (Schäperclaus, 1953), Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1956c) и Элкан (Elkan, 1965) предполагали возможность существования двух видов, или форм, *Ichthyophonus*. Первая форма, известная под названием «лососевая форма», встречается у пресноводных и морских холодноводных рыб и характеризуется способностью образовывать длинные зародышевые трубчатые гифы; кроме того, у

«цист» отсутствует пигментация. Вторая форма, или «форма аквариумных рыб», обычно характерна для пресноводных тропических рыб: у нее полностью отсутствуют гифы и имеются дегенеративные меланизированные «цисты». Позже, изучая культуры, выделенные от вида *Symphysodon* (цв. табл. XX), и анализируя опыты по заражению, проведенные Херкнером (Herckner, 1961), Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1973) пришел к заключению, что обе формы относятся к одному виду.

Предполагаемый полиморфизм, приписываемый *I. hoferi*, имеет значение при различии этих инфекций и инфекций, вызываемых другими организмами, для которых также характерна хроническая, пролиферативная, гранулематозная реакция. Эта проблема дифференциального диагноза кратко обсуждалась Мюроном и Бергиссером (Meuron and Burgisser, 1973) и Вольке (Wolke, 1975).

Известно тщательное исследование Амляхера (Amlacher, 1965), который изучал ихтиофоз у радужной форели и возможный ихтиофоз у некоторых пресноводных аквариумных рыб. На основе гистопатологических исследований, изучения культур и опытов по заражению рыб Амляхер пришел к заключению, что симптомы *Ichthyophonus* болезни у аквариумных рыб фактически очень похожи на симптомы туберкулеза рыб, вызываемого кислотоустойчивыми бактериями. В этой области необходимо провести дальнейшие исследования, но уже сейчас следует подчеркнуть необходимость окраски патологического материала, подозреваемого в заражении *Ichthyophonus*, методом Циля — Нельсена для выявления на кислотоустойчивые бактерии, особенно при исследовании материала от пресноводных тропических рыб.

ПАТОЛОГИЯ И ЭПИЗООТОЛОГИЯ *ICHTHYOPHONUS HOFERI*

При изложении материала мы допускаем, что основные исследования инфекции у рыб из Северо-Атлантического района (табл. 6.) и лососевых из Европы и Северной Америки (табл. 7) касаются не одного паразита, а родственных организмов, которых мы пока будем называть *Ichthyophonus hoferi*. Включение в излагаемый материал работы Спростон (Sproston, 1944) несколько сомнительно, поскольку, как мы указывали ранее, она дает в характеристике *I. hoferi* несколько необычных морфологических вариаций, которые не были обнаружены другими исследователями. Исследованиям этих инфекций у пресноводных тропических или «аквариумных» рыб будет уделяться незначительное внимание. Это не означает нашу убежденность, что ихтиофоз не поражает этих рыб. Мы считаем, что необходимо провести дальнейшие исследования, чтобы установить степень поражаемости рыб истинным ихтиофозом и гранулематозными инфекциями, вызываемыми другими организмами.

Первоначально ихтиофоз называли *Taumelkrankheit*, или «пьяной болезнью», в связи с нарушением координации движения у зараженной форели, отмеченным Хофером (Hofer, 1893). Однако внешние

Таблица 6

Ихтиофоз, зарегистрированный у рыб из северной части Атлантического океана¹

Вид	Литературный источник
<i>Alosa pseudoharengus</i> (сельдь)	Fish, 1934; Sindermann, 1958
<i>Aphanopus carbo</i> (угольщик) ²	Agius, 1978
<i>Clupea harengus harengus</i> (атлантическая сельдь)	Cox, 1916; Daniel, 1933a; Fish, 1934; Sindermann and Scattergood, 1954; Sindermann 1956, 1958 ³
<i>Gadus morhua</i> (атлантическая треска)	Machado-Gruz, 1961; McVicar and McKenzie, 1972; Hendricks, 1972; Möller, 1974
<i>Limanda ferruginea</i> (желтохвостая лиманда)	Powles et al., 1968; Ruggieri et al., 1970; Hendricks, 1972
<i>Melanogrammus aeglefinus</i> (пикша)	Robertson, 1909
<i>Muhocephalus octodecemspinosus</i> (длиннорогий керчак)	Hendricks, 1972
<i>Platichthys flesus</i> (камбала)	Robertson, 1908, 1909
<i>Pleuronectes platessa</i> (морская камбала) ⁴	Johnstone, 1906, 1920
<i>Pollachius virens</i> (сайда)	Priebe, 1973
<i>Pseudopleuronectes americanus</i> (зимняя камбала)	Ellis, 1928; Fish, 1934
<i>Salmo trutta</i> (кумжа)	Robertson, 1909
<i>Scomber scombrus</i> (обыкновенная скумбрия)	Johnstone, 1913; Sproston, 1944; Sindermann, 1958

¹ Насколько нам известно, подробных данных по южной части Атлантического или другого океана или морей нет; исключение составляет Средиземное море. Эти данные можно найти у Рейхенбаха-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1956b). Синдерман (Sindermann, 1963, 1970) представляет данные, подтверждающие возможность появления *I. hoferi* в северной части Тихого океана.

² Сообщения об инфекции, вызванной «Ichthyophonus-подобным» грибом.

³ Синдерман и Скаттергуд (Sindermann and Scattergood, 1954), Синдерман (Sindermann, 1958) сообщили об успешных экспериментальных инфекциях атлантической сельди, фундулюса (*Fundulus heteroclitus*), серебряного карася и веслоногого рачка (*Calanus finmarchicus*) с использованием для заражения материала от атлантической сельди, инфицированной естественным путем.

⁴ Так же, как и Фиш (Fish, 1934), мы считаем, что нет оснований включать в настоящий список данные по этому виду, несмотря на то что они были включены в другие списки подобного типа (Sindermann and Scattergood, 1954; Johnson and Sparrow, 1961).

Таблица 7

Ихтиофоз, зарегистрированный у пресноводных лососевых

Вид	Литературный источник
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (кижуч)	Gustafson and Rucker, 1956
<i>Oncorhynchus nerka</i> (нерка)	Gustafson and Rucker, 1956
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (чавыча)	Gustafson and Rucker, 1956
<i>Salmo gairdneri</i> (радужная форель)	Laveran and Pettit, 1910; Plehn and Mulsow, 1911; Pettit, 1913; Neresheimer and Clodi, 1914; Rucker and Gustafson, 1953; Gustafson and Rucker, 1956; Ross and Parisot, 1958; Bellet, 1959; Dorier and Degrange, 1961; Erickson, 1965; Amlacher, 1965
<i>Salmo trutta</i> (кумжа)	Neresheimer and Clodi, 1914
<i>Salvelinus fontinalis</i> (паляя)	Pettit, 1913; Neresheimer and Clodi, 1914; Dorier and Degrange, 1961

симптомы, которые могут считаться патогномичными для ихтиофоза, отсутствуют. *I. hoferi* вызывает системные гранулематозные поражения. Восприимчивость рыбы к инфекции, поражаемые ею органы,

степень патологического воздействия пролиферирующего и инцистированного паразита и симптомы заболевания зависят от вида рыб, а также от их индивидуальных особенностей.

Дорье и Дегранже (Dorige and Degrange, 1961) отмечали, что у радужной форели, заразившейся, вероятно, в результате поедания свежей скумбрии, наблюдались беспорядочные, иногда спиралевидные или «винтообразные» движения, характерные для «пьяной болезни». Однако эти ученые обнаружили, что экспериментально зараженные особи погибали до того, как их центральная нервная система значительно поражалась инфекцией, и характерные симптомы заболевания не успевали проявиться. У некоторых форелей, обследованных Дорье и Дегранже, прекращался рост и наблюдалось истощение, в то время как другие тяжело пораженные особи внешне не отличались от неинфицированных рыб. Трудно объяснить эти наблюдения Дорье и Дегранже. Спиралевидные плавательные движения и потеря равновесия, характерные для «пьяной болезни», вызванной *Ichthyophonus*, являются симптоматическими и для болезни, возникающей при недостатке тиамин у рыб. Как известно (см. обсуждения у Spieszko, 1972, и Ashley, 1972), мясо свежей рыбы, скармливаемой культивируемым лососевым (кумже, ручьевой и радужной форели), содержит тиаминазу (Kraupitz and Woolley, 1944), которая гидролизует в этих кормах большую часть тиамин. Если мясо свежей рыбы не подвергают тепловой обработке с целью инактивации ферментов или в корм дополнительно не вводят тиамин, то у рыб, получающих такой корм, может развиваться болезнь, вызванная недостатком тиамин, с симптомами, характерными для «пьяной болезни». Поэтому при изучении ихтиофоза культивируемых рыб необходимо также знать, чем их кормят.

Ракер и Густафсон (Rucker and Gustafson, 1953), исследовавшие ихтиофоз радужной форели из Западного Вашингтона, пришли к заключению, что на начальных стадиях заболевания у рыб не было замечено отсутствия аппетита или характерных плавательных движений. По мере развития заболевания рыбы проявляли заметное беспокойство, кожа вдоль боковой линии темнела, а позже это потемнение распространялось на все участки тела. Наблюдалось выпячивание брюшка в результате увеличения печени, селезенки и почки. По данным Ракера и Густафсона, поражение мозга возникало редко. Это противоречит результатам Эриксона (Erickson, 1965), который указывает, что поражение мозга инфицированной радужной форели из Южного Айдахо ассоциировалось с искривлением позвоночника, вызванным атрофией мышц (цв. табл. XVII, XIX). Это явление сходно с сигмовидным искривлением позвоночника, зарегистрированным у сельди (Sindermann and Scattergood, 1954, Sindermann, 1956). Авторы полагали, что искривление позвоночника возникает в результате проникновения инфекции в центральную нервную систему сельди, хотя у радужной форели такие симптомы наблюдаются также при недостатке аскорбиновой кислоты или гриптофана (Ashley et al., 1975). Другие признаки инфекции непостоянны. У атлантической сельди



Рис. 15. Узелки на сердце желтохвостой лиманды (*Limanda ferruginea*), вызванные *Ichthyophonus*. (Воспроизведено с любезного разрешения Рагиери и Нигрелли.)

(Sindermann and Scattergood, 1954) поражение боковой мускулатуры сопровождается так называемым «эффектом наждачной бумаги», огрублением кожи из-за большого количества бугорков, образованных некротическими участками, возникшими вследствие быстрого размножения гриба в субэпидермальной ткани. Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1956b) наблюдал слепоту и пучеглазие при ихтиофозе морских окуней из Средиземного моря. Он же (Reichenbach-Klinke, 1960) сообщил, что изъязвления на голове и спине (*Lochkrankheit*) типичны для цихлид, а у лабиринтовых наблюдаются покраснение и изъязвления, более сходные с симптомами заболевания атлантической сельди. Сообщения об изменении пола у пораженных ихтиофозом рыб (Wurmbach, 1951) и «патологическом партеногенезе» (Stolk, 1958, 1959, 1961) у карпозубых рыб нуждаются в подтверждении.

При вскрытии больных рыб в пораженных органах часто обнаруживают белые макроскопические узелки из соединительной ткани (рис. 15). *I. hoferi* вызывает острую очаговую гранулематозную реакцию, приводящую к циррозу и атрофии пораженных органов, при которых большая часть нормальной ткани замещается ретикуло-эндотелиальной грануляционной тканью.

Никакая ткань или орган неимунны к инфекции, но, как правило, органы с хорошим кровоснабжением, особенно сердце и печень, поражаются инфекцией чаще. Однако отсутствие инфекции в этих органах, т. е. отсутствие узелков, не является свидетельством того,

что рыба не заражена. В этих случаях паразита можно обнаружить в мазках из тканей органов, подозреваемых в поражении (например, печени, почек, селезенки).

Было проведено несколько гистопатологических исследований *Ichthyophonus*. Одним из последних и наиболее тщательных исследований является работа Амляхера (Amlacher, 1965), изучавшего ихтиофоз у *Salmo gairdneri*. Амляхер также подготовил обзор по соответствующим аспектам крупных предыдущих исследований, включая работы Робертсон (Robertson, 1908, 1909), Лаверана и Петти (Laveran and Pettit, 1910), Плен и Малсова (Plehn and Mulso, 1911), Петти (Pettit, 1913), Нерешеймера и Клоди (Neresheimer and Clodi, 1914), Даниеля (Daniel, 1933a, b), Фиша (Fish, 1934), Синдермана и Скаттергуда (Sindermann and Scattergood, 1954), а также Дорье и Дегранже (Dorier and Degrange, 1961).

Согласно Амляхеру, первая реакция ткани хозяина заключается в повышении активности лейкоцитов, особенно эозинофильных гранулоцитов. Лейкоциты окружают паразита, причем многие из них погибают. Процесс сопровождается появлением фиброцитов, которые окружают (одним или несколькими слоями вытянутых клеток) покоящуюся спору паразита, лейкоциты и некротические остатки. В результате появляется характерная гранулема, состоящая из толстостенной многоядерной покоящейся споры, которая расположена внутри нее и окружена некротическими клетками, заключенными в капсулу из соединительной ткани. В других случаях паразит может быть окружен вытянутыми, радиально расположенными клетками или эпителиоидными клетками, заключенными в капсулу из соединительной ткани. Присутствуют также гигантские клетки, особенно в инфицированных почках. В пустые покоящиеся споры часто проникает соединительная ткань.

На примере нескольких исследований было показано, что инфекция возникает после потребления корма, содержащего жизнеспособные споры *I. hoferi* (Pettit, 1913; Neresheimer and Clodi, 1914; Fish, 1934; Gustafson and Rucker, 1956; Sindermann, 1958; Dorier and Degrange, 1961). Однако потребление инфекционного материала не всегда сопровождается заражением или серьезным заболеванием. Факторы, способствующие повышению восприимчивости или сопротивляемости рыб к инфекции, пока слабо изучены. Это проиллюстрировано на примере атлантической трески (*Gadus morhua*). В опубликованных недавно работах (Machado-Cruz, 1961; McVicar and McKenzie, 1972; Hendricks, 1972; Möller, 1974) было показано, что треска восприимчива к заражению *I. hoferi*. У более чем 15% из 500 обследованных рыб Мюллер (Möller, 1974) обнаружил макроскопически видимые узелки. Состояние этих рыб было значительно хуже, чем неинфицированных. Несмотря на доказанную восприимчивость трески к *I. hoferi*, эпизоотия ихтиофоза атлантической сельди в проливе Сан-Лоренс, наблюдавшаяся с 1954 по 1955 г., по-видимому, не оказала отрицательного воздействия на популяции трески, что, вероятно, связано с исключительно высоким ее отловом из-за появления в уловах большого коли-

чества крупных рыб, которые хорошо росли в результате поедания погибающей или погибшей сельди, пораженной *I. hoferi*.

Густафсон и Ракер (Gustafson and Rucker, 1956) обнаружили, что радужная форель, три вида тихоокеанских лососей и подкаменщик (*Cottus asper*) заболели ихтиофозом при поедании свежих внутренностей инфицированных рыб, но этим авторам не удалось заразить серебряного караса (*Carassius auratus*), гуппи (*Poecilia reticulata*), птихохейлуса (*Ptychocheilus oregonensis*) и сомика-кошку (*Ictalurus nebulosus*). Петти (Pettit, 1913) сообщал об успешном экспериментальном заражении линя (*Tinca tinca*), карпа (*Cyprinus carpio*) и окуня (*Perca fluviatilis*), не говоря о целом ряде успешных заражений радужной форели. Изучив распространение поражений, Густафсон и Ракер (Gustafson and Rucker, 1956) пришли к заключению, что возбудитель инфекции проникает через стенку кишечника и затем, вероятно, распространяется трансеритонеально от органа к органу, а не через кровеносную систему. С другой стороны, Дорье и Дегранже (Dorier and Degrange, 1961) и Синдерман и Скаттергуд (Sindermann and Scattergood, 1954) считают, что у пресноводных лососевых и сельди паразит распространялся по кровеносной системе.

Синдерман (Sindermann, 1958) также осуществлял опыты по заражению неполовозрелой атлантической сельди. На основе этих опытов он получил некоторые данные по дозам, необходимым для воспроизведения инфекции и локализации поражений при острой и хронической формах инфекций. Он установил, что разовое заражение $2 \cdot 10^5$ спор не вызвало инфекции, но воздействие той же дозы в течение нескольких дней подряд приводило к заболеванию. Синдерману удалось получить экспериментальную эпизоотию среди 2000 особей неполовозрелой атлантической сельди, в результате чего 23% рыб этой партии было заражено, причем 8% острой и 15% хронической формой инфекции. При острой форме инфекции рыба погибала в течение 2–4 нед. Характерными признаками были обширные поражения сердца, дегенерация и некроз туловищной мускулатуры и незначительная клеточная реакция. Хроническая форма характеризовалась заметной клеточной реакцией хозяина, ведущей к инкапсуляции паразита соединительной тканью. Это часто сопровождалось отложением пигмента в мышцах в зоне «спор». Хроническая форма инфекции у большинства экспериментальных рыб прогрессировала и приводила к гибели, однако несколько особей оставались живыми в течение нескольких месяцев.

В литературе неоднократно указывалось, что естественное заражение *I. hoferi* морских рыб может произойти в результате потребления инфицированных ракообразных, особенно копепод (Jerps, 1937; Reichenbach-Klinke, 1956b; Reichenbach-Klinke and Elkan, 1965; Sindermann and Scattergood, 1954; Sindermann, 1958, 1970), однако убедительные данные пока отсутствуют.

Наиболее хорошо изученной эпизоотией, вызванной *I. hoferi*, является эпизоотия, сопровождавшаяся массовой гибелью атлантической сельди в проливах Мейн и Сан-Лоренс. Одна из последних работ

на эту тему была выполнена Синдерманом, который суммировал результаты собственных исследований в ряде публикаций (Sindermann, 1956, 1958, 1963, 1966, 1970).

По данным Синдермана (Sindermann, 1963, 1966), было зарегистрировано всего шесть случаев массовой гибели сельди, зараженной *I. hoferi*. Первый случай наблюдали в 1898 г. в проливе Сан-Лоренс, второй — в 1913—1914 гг. (Сох, 1916). На основе устных сообщений Синдерман (Sindermann, 1963) предположил, что следующая эпизоотия произошла в 1940 г., а последняя — в 1954—1955 гг. Первая эпизоотия в проливе Мейн наблюдалась в 1930—1931 гг. (Daniel, 1933a, b; Fish, 1934, а вторая — в 1947 г. (Scattergood, 1948). Предполагаемый цикл составляет 15—17 лет.

Наиболее документированной эпизоотией является эпизоотия 1954—1955 гг., в результате которой погибла половина популяций сельди в проливе Сан-Лоренс. Первые случаи гибели были зарегистрированы в середине мая 1954 г. (погибла в основном сельдь весеннего нереста), пик эпизоотии был отмечен в июне, спад в августе. Подобная картина наблюдалась в 1955 г. В 1956 г. потерь было намного меньше, а в 1957 г. случаев гибели не было совсем. После этой эпизоотии до 1964 г. наблюдалось значительное увеличение популяций сельди за счет двух высокоурожайных генераций конца 1950 г., но позже из-за недостаточного пополнения численность этих популяций снизилась. С другой стороны, популяции скумбрии быстро пополнялись благодаря здоровой генерации середины 1960 г. В результате скумбрия вытеснила сельдь и стала доминирующей пелагической рыбой в южном районе пролива Сан-Лоренс (Winters, 1976).

Поулз и др. (Powles et al., 1968) и Рагиери и др. (Ruggieri et al., 1970) представили эпизоотологические данные по иктиофозу желтохвостой лиманды (*Limanda ferruginea*) в западном районе Северной Атлантики. Пораженную рыбу отбирали в 1966 г., а затем в 1967 г. Было отобрано по 200 особей в каждой из пяти зон отбора в проливе Сан-Лоренс и в четырех районах (Банкеры, Мидл Граунд, Вестерн Бенк, Сейбл Айленд Бенк) к востоку от Новой Шотландии между 43—45°N и 57—62°W. Инфицированная рыба была обнаружена только в зонах Вестерн Бенк и Сейбл Айленд Бенк (в среднем около 40% инфицированных рыб). В других районах рыба, очевидно, не была заражена.

Заметных различий между больными и инфицированными рыбами в зависимости от пола и размерно-весовых категорий обнаружено не было, но у рыб длиной 20—40 см восприимчивость к болезни была выше.

Данные по патологии желтохвостой лиманды были сходны с данными, описанными выше (см. рис. 11, 15; цв. табл. XXI). Гриб поражал печень, почки, селезенку, туловищную мускулатуру, сердце и желудочно-кишечный тракт. Некроз был особенно заметен на участках образования и роста гиф. На других участках, где доминировали покоящиеся споры, грибы находились в окружении ретикуло-эндотелиальных клеток или волокон соединительной ткани. В печени,

почках, сердце и туловищной мускулатуре наблюдали атрофию, сопровождающуюся некрозом.

Сандхолзер, Ностранд и Янг (Sandholzer, Nostrand and Young, 1945) приводят эпизоотологические данные по инфекции американской бельдюги (*Macrozoarces americanus*), вызванной «ихтиоспориديوподобным паразитом». Джонсон и Сперроу (Johnson and Spargow, 1961) рассматривали эту инфекцию как инфекцию, вызванную *I. hofegi*, но этим авторам, очевидно, не было известно, что указанный паразит, ныне носящий название *Plistophora macrozoarcidis* Nigrelli, был описан Нигрелли (Nigrelli, 1946) как микроспоридия. Соответственно Спраг (Sprague, 1966) показал, что *Ichthyosporidium* sp., описанный Шварцем (Schwartz, 1963) как паразит *Leiostomus xanthurus* из пролива Чесапик, является микроспоридией.

Другие эпизоотии, причиной которых считают *I. hofegi*, наблюдались в форелевых питомниках Европы и Северной Америки. Следует иметь в виду, что *I. hofegi* вначале был известен как паразит искусственно разводимых лососевых в Европе. Однако нам не известны данные об эпизоотиях природных популяций лососевых в Европе или Северной Америке. Вероятно, у культивируемых рыб инфекция появляется только тогда, когда они получают в качестве корма инфицированную сырую сорную рыбу.

ПРОФИЛАКТИКА И ЛЕЧЕНИЕ

Пока не известно химиофилактическое или химиотерапевтическое средство для борьбы с ихтиофозом. Применение каких-либо средств для лечения природных популяций морских рыб пока невозможно. Осуществление соответствующих санитарных мероприятий, включая пастеризацию потенциально инфицированного корма, поможет предупредить возникновение болезни в пресноводных рыбопитомниках. Поскольку мертвые и погибшие рыбы представляют собой серьезный источник заражения, их следует удалять и ликвидировать в соответствии с принятой в рыбопитомнике практикой. Этот способ рекомендуется также при естественных эпизоотиях, но в конечном итоге он может оказаться неоправданным вмешательством в природу и экономически невыгодным, поскольку исчезновение одного вида благоприятствует развитию другого.

НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ (FUNGI IMPERFECTI)

Несовершенные грибы (*Deuteromycetes*) обычно не считают потенциальными паразитами рыб. Однако в последние годы стало ясно, что вызванные ими инфекции, несмотря на случайный характер и ограниченное распространение, возникают чаще, чем предполагали ранее (табл. 8). Действительно, некоторые виды (*Exophiala salmonis*, *Exophiala pisciphila*, *Ochroconis tshawytschae*) первоначально были описаны как патогены рыб. Необходимо тем не менее иметь в виду, что эти грибы не следует рассматривать как специфические или

Таблица 8

Fungi Imperfecti — паразиты рыб

Гриб	Хозяин	Литературный источник
BLASTOMYCETES		
<i>Candida sake</i> (Saito and Ota) van Uden and Buckley	<i>Oncorhynchus rhodurus</i>	Hatai and Egusa, 1975
<i>Cryptococcus</i> sp.	<i>Tinca tinca</i>	Pierotti, 1971
HYPHOMYCETES		
<i>Aureobasidium</i> sp. ¹	<i>Trygon pastinacea</i>	Otte, 1964
? <i>Exophiala</i> sp. ²	<i>Cyprinus carpio</i>	
	<i>Amphiprion sebae</i>	Bläzer and Wolke, 1978
	<i>Fundulus heteroclitus</i>	
	<i>Gadus morhua</i>	
	<i>Hippocampus erectus</i>	
	<i>Pseudopleuronectes americanus</i>	
	<i>Stenotomus chrysops</i>	
	<i>Tautoglabrus adspersus</i>	
	<i>Xanthichthys ringens</i>	
<i>Exophiala salmonis</i> Carmichael ²	<i>Salmo clarki</i>	Carmichael, 1966;
	<i>Salmo salar</i>	Richards, Holliman and Helgason, 1978;
	<i>Salvelinus namaycush</i>	Holliman and Richards, 1978
<i>Exophiala pisciphila</i> McGinnis and Ajello ²	<i>Ictalurus punctatus</i>	Fijan, 1969; McGinnis and Ajello, 1974a
<i>Fusarium culmorum</i> (W. G. Smith) Saccardo ³	<i>Cyprinus carpio</i>	Hörter, 1960
<i>Ochroconis humicola</i> (Barron and Busch) de Hoog and von Arx ²	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Ross and Yasutake, 1973;
	<i>Salmo gairdneri</i>	de Hoog and von Arx, 1973; Ajello, 1975; Ajello, McGinnis and Camper, 1977
<i>Ochroconis tshawytscha</i> (Doty and Slater) Kirilenko and All-Achmed ²	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Doty and Slater, 1946; McGinnis and Ajello, 1974b, 1975; Kirilenko and All-Achmed, 1977
<i>Verticillium piscis</i> (Batista and Maia) Carmichael ⁴	<i>Carassius auratus</i>	Batista and Maia, 1959
COELOMYCETES		
<i>Phoma herbarum</i> Westendorp ²	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Ross, Yasutake and Leek, 1975
	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Wolke, 1975; Wood, 1974
	<i>Salmo gairdneri</i>	

¹ По предварительной идентификации указанный гриб отнесен к роду *Pullularia*. *Pullularia* является синонимом *Aureobasidium*.

² По описанию Аджелло (Ajello, 1975) этот гриб вызывает «феогифомикозы» и относится к Fungi Imperfecti или Ascomycetes, которые «...развиваются в тканях хозяина в виде септированных мицелиальных элементов с темными стенками».

³ Цитируется как *Fusarium culmorum* (W.G. Sm.) Sacc. var. *cereale* (Cke) Wt., вариант, который, по мнению Бута (Booth, 1971), не отличается от *F. culmorum*.

⁴ Первоначально получил название *Gibellulopsis piscis* Batista and Maia. По данным Кармишеля (Kendrick and Carmichael, 1973), *Gibellulopsis* является синонимом *Verticillium*.

облигатные патогены. Как и сапролегниевые грибы, они являются факультативными некротрофами в том значении, в каком подразумевал Кук (Cooke, 1977). Возможно, количество данных по инфекциям, вызываемым несовершенными грибами, будет увеличиваться в связи с развитием микологических исследований в ихтиопатологии. К счастью, инфекции подобного рода возникают не так часто. Они фатальны для пораженных рыб. Кроме того, в настоящее время нет методов предупреждения и лечения этих заболеваний.

БЛАСТОМИЦЕТЫ (BLASTOMYCETES)

В эту группу входят аскомицетовые и базидиомицетовые дрожжи, у которых половое размножение не было обнаружено. В эту же группу включен *Candida albicans*, хорошо известный условно-патогенный для человека гриб. До недавнего времени в эту группу был включен также *Cryptococcus neoformans* — другой патоген человека. В настоящее время известно, что *C. neoformans* является базидиомицетом, и его «совершенная», или половая, стадия называется *Filobasidiella neoformans* (Kwon-Chang, 1976)¹. Дополнительные данные о бластомицетах с соответствующими ссылками можно найти у Крегер-ван Рай (Kreger-van Rij, 1973).

Нередко дрожжи, включая такие потенциальные патогены, как *Candida albicans*, встречаются в роли комменсалов на поверхности тела клинически здоровых животных, в том числе рыб. Например, Брюс и Моррис (Bruce and Morris, 1973) получили штаммы родов *Candida*, *Cryptococcus*, *Rhodotorula*, *Torulopsis*, *Trichosporon* и *Debaryomyces* от морских рыб близ Шотландии. Все эти роды, за исключением *Debaryomyces* (аскомицетовые дрожжи), классифицируют как бластомицеты. Однако о дрожжевых инфекциях рыб почти ничего не известно. Пьеротти (Pierotti, 1971) обнаружил вид *Cryptococcus* при билатеральном пучеглазии линя, а Хатаи и Егуза (Hatai and Egusa, 1975) сообщили о *Candida sake*, выделенном при тимпании лосося амаго (*Oncorhynchus rhodurus*). Вуд, Ясутаке и Леман (Wood, Yasutake and Lehman, 1955) указывали, что дрожжи обнаружены при висцеральной гранулеме форели, но последующие работы (Landolt, 1975) не подтвердили грибковую этиологию данного заболевания.

Возможно, существует взаимосвязь между кормлением и возникновением гранулем, но окончательно этиология этого заболевания не изучена. Поли (Pauley, 1967) сообщал, что обнаружил «грибковую или дрожжеподобную форму» в семенниках лосося, но это сообщение нуждается в подтверждении. Робертс и др. (Roberts et al., 1973) выделили дрожжевые клетки из ран лососевых, возникшие в результате маркирования, но данные, подтверждающие патогенность этих дрожжей, отсутствуют.

¹ Fungi Imperfecti являются единственной группой организмов, у которых вид может иметь одновременно два или более валидных научных названия: одно для «совершенной» (половой) стадии и одно или более для несовершенной (бесполой) стадии. В последних литературных источниках понятия «телеоморфа» и «анаморфа» заменяют соответственно термины «совершенная стадия» и «несовершенная стадия».

ГИФОМИЦЕТЫ (HYPHOMYCETES)

Гифомицеты включают грибы, образующие стерильный мицелий или мицелий с конидиеносцами, на которых формируются конидии (споры, образовавшиеся при бесполом размножении). Большинство гифомицетов, включая грибы, которые рассматриваются в настоящей книге, считают несовершенными формами аскомицетов, совершенная стадия которых не открыта или утрачена в процессе эволюции. Эти грибы классифицируют по морфологии, цвету и расположению спор и гиф, а также по способу продуцирования конидий конидиогенными клетками. Другие данные и более точную характеристику этих грибов можно найти у Кендрика и Кармишеля (Kendrick and Carmichael, 1973). Важным является тот факт, что эти грибы объединены в искусственные группы. Чтобы подчеркнуть этот момент, иногда пользуются терминами «формальный род» или «формальный вид». Это значит, что мы не должны автоматически соглашаться с тем, что филетическое родство между двумя формальными видами в одном и том же формальном роде теснее, чем между двумя формальными видами, принадлежащими различным формальным родам.

Гифомицеты были неоднократно обнаружены в опухолях и гранулемах рыб, но в большинстве случаев трудно определить, является ли гриб возбудителем или он поселился в образовавшейся ранее грануле. Этот аспект гифомицетовых инфекций обсуждал Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1955, 1956d, 1973), который ссылается также на ранее опубликованные литературные данные (Montpellier and Dieuzeide, 1932; Harant and Vernières, 1933; Walker, 1951; Ermin, 1952). Недавно Миязаки и Егуза (Miyazaki and Egusa, 1972, 1973, a, b, c) опубликовали серию статей по «микотическому гранулематозу». Все эти статьи написаны на японском языке, и пока у нас нет возможности оценить их. В работе Хатаи и др. (Hatai et al., 1977) был описан другой случай «микотического гранулематоза», возбудителем которого был неидентифицированный оомицет.

В большинстве случаев гифомицеты в опухолях или гранулемах определяли по наличию септированных гиф и спор, но дальнейшую их идентификацию не проводили. Ниже мы остановимся на тех гифомицетовых инфекциях, в которых была определена видовая принадлежность гриба (см. табл. 8).

Aureobasidium. Отте (Otte, 1964) описал инфекцию ската-хвостокола (*Trugon pastinacea* = *Dasyatis pastinaca*), возбудителем которой был гриб, относящийся, очевидно, к роду *Aureobasidium* (= *Pullularia*). Пораженную рыбу взяли из морского аквариума.

Грибковой инфекцией была поражена печень. Никаких других патологических изменений в органах рыб, кроме увеличения селезенки и присутствия нескольких инцистированных личинок нематод в кишечнике, зарегистрировано не было.

Макроскопическими признаками инфекции были асцит, увеличение печени и наличие на ней разбросанных, с нечеткими границами

очагов, центр которых представлял собой мягкую серовато-белую массу. Микроскопическое обследование показало, что эти некротические очаги состоят из клеточных остатков, обильных жировых отложений и септированных гиф. При гистологическом обследовании наблюдали как острую непролиферативную, так и хроническую гранулематозную реакцию. Чистые культуры грибов получали, раскладывая кусочки из пораженных участков на агаре Сабуро, кровавом агаре или глюкозокрованом агаре.

Успешным было экспериментальное заражение методом внутрибрюшинной инъекции суспензии гриба, которую ввели двум карпам массой 1,5 кг каждый. Рыб содержали в воде при температуре 16—20°C. Обе рыбы погибли через 1 мес после инъекции. Поражения у карпов имели сходство с поражениями, отмеченными у скатахвостокола, и гриб был повторно выделен в чистой культуре. Таким образом были осуществлены постулаты Коха. К сожалению, нет данных о размещении штамма в коллекции культур, которым могли бы воспользоваться другие ученые для дальнейших таксономических и патологических исследований.

Exophiala. Несмотря на то что род *Exophiala* был предметом таксономических исследований (McGinnis, 1977; McGinnis and Padhye, 1977; de Hoog, 1977), с точки зрения таксономии он остается сложным родом, представителей которого трудно различить неспециалисту.

Прежде он характеризовался как род, образующий конидиогенную клетку, называемую фиалидой. Недавно он был заново определен как род, образующий конидии на другом типе конидиогенной клетки, носящей название аннелиды. Из видов, относящихся в настоящее время к этому роду, два вида были выделены как паразиты рыб: *E. salmonis* Carmichael и *E. pisciphila* McGinnis и Ajello (рис. 16). Некоторые морфологические и физиологические особенности штаммов этих двух видов, выделенных от рыб, даны в табл. 9. *Exophiala* — подобный гриб, описанный недавно Блейзером и Вольке (Blazer and Wolke, 1978), имеет сходство с *E. jeanselmei* (Langeron) McGinnis и Padhye (Goos and G. A. Neish, неопубл.), но необходимо провести дальнейшие исследования с этим штаммом, прежде чем прийти к окончательному выводу. Де Хуг (de Hoog, 1977) признает существование нескольких вариантов *E. jeanselmei*.

Кармишель (Carmichael, 1966) описал три эпизоотии в одном из рыбопитомников в Калгари, Альберта, причиной которых считают *E. salmonis*. При первых двух эпизоотиях зимой 1948—1949 гг. и в декабре 1956 г. была поражена молодь лосося Кларка (*Salmo clarki*). Третья эпизоотия в ноябре 1960 г. поразила годовиков озерного гольца (*Salvelinus namaycush*). Общие симптомы заболевания не были патогномоничными. У рыб были зарегистрированы признаки атаксии, беспорядочные плавательные движения, кружения, пучеглазие, образование изъязвлений на голове, после чего наступала смерть. При первой эпизоотии заболело 40% рыб, по двум другим эпизоотиям таких данных нет. Попытки получить экспериментальное заражение, выдерживая рыб в густой суспензии спор, а также ме-

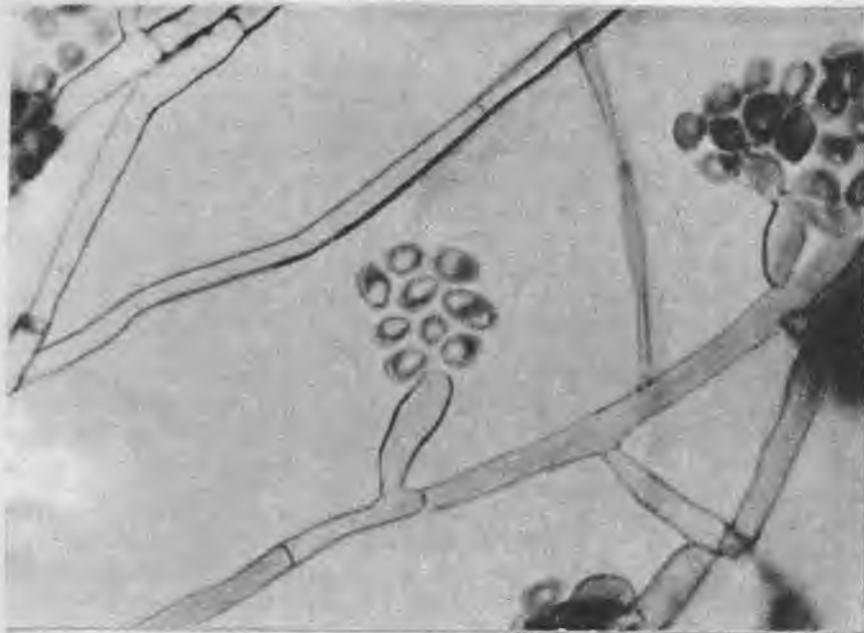


Рис. 16. Конидиогенные клетки и конидии *Exophiala pisciphila* McGinnis and Ajello. $\times 1900$. (Воспроизведено с любезного разрешения Аджелло.)

тодом внутрибрюшинной, внутримышечной, внутричерепной или подкожной инъекции, были безуспешными.

Гистологическое обследование показало хроническую гранулематозную реакцию и наличие большого числа гигантских клеток. Были также обнаружены некротические участки со значительным развитием гиф. Поражения отмечены только в мозгу. В глазах, жабрах, нижней челюсти и внутренних органах *E. salmonis* не зарегистрирован.

Кармишель (Carmichael, 1966) назвал инфекцию лососевых, возбудителем которой был *E. salmonis*, «церебральной мицетомой»; однако Аджелло (Ajello, 1975) и Вольке (Wolke, 1975), очевидно, независимо друг от друга пришли к заключению, что термин «мицетомы» является неточным, поскольку данный грибок в тканях рыб не образовывал зерен. Аджелло (Ajello, 1975) также обнаружил *E. salmonis* у рыб в одном из рыбопитомников Северной Каролины, но подробного описания он не приводит.

Последние данные по заражению рыб *E. salmonis* можно найти у Ричардса, Холлимана и Хельгасона (Richards, Holliman and Helgason, 1978) и Холлимана и Ричардса (Holliman and Richards, 1978), которые изучали инфекции атлантического лосося (*Salmo salar*) в естественных и экспериментальных условиях. Мы не располагали результатами этих исследований, поэтому не имеем возможности оценить их.

Единственная вспышка заболевания, вызванная грибом *Eophiala pisciphila*, наблюдалась в небольшом пруду с канальным сомиком (*Ictalurus punctatus*) в Алабаме (Fijan, 1969). Макроскопическими признаками заболевания были наружные изъязвления диаметром 2—15 мм круглой или неправильной формы, мягкие узелки различных размеров во внутренних органах, отсутствие серозной оболочки на поверхности узелков и наличие экссудата.

При гистологическом обследовании обнаружены острая непролиферативная, а также хроническая пролиферативная гранулематозная реакции.

Гифы гриба удалось без труда выделить из узелков; попытки воспроизвести инфекцию методом внутрибрюшинной инъекции суспензии гриба были успешно осуществлены на трех видах рыб (*Ictalurus punctatus*, *Ictalurus catus*, *Lepomis macrochirus*). Первая рыба, инфицированная экспериментальным путем, погибла через 13 дней, а все остальные рыбы погибли в течение 1 мес.

Блейзер и Вольке (Blazer and Wolke, 1978) рассматривали инфекции, возникшие в естественных условиях, у нескольких видов рыб из аквариума в Мистик, Коннектикут, возбудителем которых

Таблица 9

Сравнение некоторых морфологических и физиологических признаков изолятов *Eophiala salmonis* и *Eophiala pisciphila*, выделенных от рыб¹

	<i>E. salmonis</i>	<i>E. pisciphila</i>
КОЛОНИЯ		
Цвет	Мышиный, обратная сторона более темная	Темно-серый до темно-оливкового; обратная сторона темно-оливковая
Рост при 25°C	Диаметр 5—8 мм за 14 дней на целлофане с агаром Чапека, зерновом агаре и агаре РУЕ	Диаметр 25—28 мм за 14 дней на картофельно - декстрозном агаре, зерновом агаре или V-8 соковым агаре
Рост при 37°C	Развития не наблюдалось	Развития не наблюдалось
АННЕЛОКОНИДИИ		
Цвет	Желто-коричневый	Желто-коричневый
Форма	Цилиндрическая булабовидная, с закругленным дистальным концом, проксимальный конец с небольшим плоским выростом; у перегородки стянуты	Округлая до обратнойцевидной с закругленным дистальным концом; проксимальный конец с небольшим усеченным выростом
Септы	0—2 септы; обычно 1-септированные с сильно преломляющей свет перегородкой	Асептированные
Размер	Септированные конидии 3 × (11 ÷ 14) мкм; несептированные конидии 3 × (5 ÷ 8) мкм	(2 ÷ 3) × (3 ÷ 5) мкм
СПОРУЛЯЦИЯ	Хорошая на зерновом или кукурузном агаре; плохая или отсутствует на РУЕ или агаре Сабуро	Хорошая на картофельно-декстрозном агаре, зерновом и V-8 агаре; плохая на агаре Сабуро

¹ Основано на данных Кармишеля (Carmichael, 1966) и Мак-Гинниса и Аджелло (McGinnis and Ajello, 1974a). Более подробное описание этих видов см. у де Хуга (de Hoog, 1977).

был *Exophiala*-подобный гриб (см. табл. 8). Этим авторам удалось также получить успешные экспериментальные заражения трех видов рыб (*Fundulus heteroclitus*, *Pseudopleuronectes americanus*, *Tautoglabrus adspersus*) методом внутрибрюшинных инъекций суспензии спор.

У двух инфицированных естественным путем рыб (*Hippocampus erectus*, *Xanthichthys ringens*), обследованных Блейзером и Вольке, наблюдали неизъязвленные поверхностные кожные образования, вызванные грибковой инфекцией. Внутренние поражения были обнаружены у двух естественно инфицированных рыб (*Gadus morhua*, *Stenotomus chrysops*) и одной (*T. adspersus*) экспериментально зараженной. При естественном заражении внутренние поражения появлялись на некоторых органах в виде рельефных пятен круглой формы желтого и белого цвета. У *T. adspersus* плоские поражения желтоватого цвета были обнаружены только в печени.

Блейзер и Вольке определили, что воспалительная реакция может быть острой непролиферативной или хронической пролиферативной. Они подразделили острую реакцию на два типа. Первый тип, встречающийся в основном у рыб при естественном заражении, характеризуется наличием некротических участков, окруженных эозинофильными гранулоцитами и макрофагами.

Второй тип представлен некрозом со слабой воспалительной реакцией и обнаружен у рыб, экспериментально зараженных с помощью инъекции суспензии спор. В обоих случаях в тканях наблюдали гифы. Наиболее интересная хроническая воспалительная реакция была обнаружена у *Gadus morhua*, инфицированного естественным путем. Эта реакция характеризовалась многочисленными очаговыми гранулемами с центральной зоной казеозного некроза с обызвествлением, окруженной эпителиоидными клетками. Данная реакция очень сходна с реакцией при микобактериозе рыб, что еще раз указывает на трудности, возникающие при дифференциальном диагнозе.

***Fusarium culmorum*.** Хертер (Hörter, 1960) описал гибель 200 карпов, пересаженных в новый земляной пруд; карпы погибли в течение нескольких недель в результате поражения грибами глаз и кожи. Возбудитель заболевания был идентифицирован как *Fusarium culmorum* var *seaeale* (см. табл. 8, примечание 3). Хертер считал, что толстый слой листьев бука (*Fagus* sp.) на дне пруда способствовал обильному развитию гриба, который стал условно-патогенным паразитом карпа, находившегося в неблагоприятных условиях.

***Ochroconis*.** Два вида, относящиеся к роду *Ochroconis* (*O. humicola* и *O. tshawytschae*), были описаны как паразиты рыб. Ранее эти два вида были включены в известный род *Scolecobasidium* Abbot, 1927, но в результате таксономических исследований Хуга и фон Аркса (Hoog and von Arx, 1973) и Кириленко и Аль-Ахмеда (Kirilenko and All-Achmed, 1977) эти виды включены в новый род *Ochroconis* de Hoog и von Arx, 1973. Виды *Ochroconis* образуют симподиоконидии от эллипсоидной до цилиндрической формы с широким закругленным концом и выступающим хилусом у основания, который



Рис. 17. Культура *Ochroconis humicola* на предметном стекле; стрелка показывает незрелую септированную конидию. $\times 3140$. (Воспроизведено с любезного разрешения Росса и Ясутаке и *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*.)

служит местом прикрепления к зубчику на конидиогенной клетке (рис. 17).

Ochroconis humicola. Гриб первоначально выделен из почвы и описан Барроном и Бушем (Barron and Busch, 1962). Позже его стали считать возможным патогеном лягушек (Elkan and Philpot, 1973), молоди кижуча (Ross and Yasutake, 1973) и радужной форели (Ajello, 1975; Ajello, McGinnis and Camper, 1977). На картофельно-декстрозном агаре при 25°C колонии имеют оливковый цвет и достигают диаметра примерно 40 мм, обратная сторона колоний от темно-коричневого до оливково-черного цвета. При 37°C гриб не развивается. Конидиофоры иногда сравнительно длинные (до 300 мкм), септированные, с неровной поверхностью и переплетенные, но обычно их длина 5–30 мкм. Как правило, конидии с одной перегородкой, от яйцевидных до коротких цилиндрических, мелко-игльчатые, размером в среднем $3,5 \times 10$ мкм. Они суживаются до тонкого коннектива, служащего для прикрепления к конидиофоре (см. рис. 17).

O. humicola был причиной небольшого числа случаев заболевания лосося (Ross and Yasutake, 1973). Попытка получить экспериментальные заражения были успешными только в том случае, если культуру гриба давали рыбе с кормом, содержащим измельченное стекло. Но даже в этом случае заболевание зарегистрировали только у трех из десяти опытных рыб.

Очаги инфекции были особенно заметны в почках, но *O. humicola* локализовался и в других органах и вызывал наружные поражения (рис. 18). При крупных внутренних поражениях наблюдали асцит, спайки и серые пятна на органах, похожие на пятна, появляющиеся при коринебактериальных инфекциях почек. При гистологическом обследовании обнаружено большое число крупных поражений, пронизанных гифами и инфильтрированными лимфоидными клетками (рис. 19). Наблюдали также очаги перерождения и некроза, но гигантских клеток не обнаружили.

Недавно Аджелло, Мак-Гиннис и Кампер (Ajello, McGinnis and Camper, 1977) описали поражения радужной форели грибом *O. humicola* из рыбопитомника в Теннесси. Вспышки наблюдали каждую осень с 1969 по 1973 г. Они прекратились после замены в рыбопитомнике источника воды, которая поступала из инфицированного бассейна.

У больной рыбы появлялось множество крупных наружных и внутренних поражений. Наружные поражения были представлены волдыреобразными и изъязвленными участками, геморрагиями и анемией жабр. Наблюдались также эдема и пучеглазие. По всей полости тела имелись кровоизлияния, часто встречались скопления темноокрашенного мицелия. Почки были воспалены и кровенаполнены, печень и селезенка были бледными с кровоизлияниями. Гистологическое обследование выявило присутствие большого количества гиф и гранулематозную реакцию, характеризующуюся инфильтрацией лимфоцитов и одноядерных клеток. В почках было отмечено прогрессивное замещение нормальной ткани грануляционной.

Годовиков радужной форели удалось быстро заразить опытным путем посредством внутрибрюшинных инъекций суспензии гиф и спор *O. humicola*. Поражение ткани происходило на третий день, а гибель рыбы начиналась через 7–10 дней после инъекции.

Ochroconis tshawytschae. У этого вида несколько сложная таксономическая история, его полная синонимия дана ниже.

= *Ochroconis tshawytschae* (Doty and Slater) Kirilenko and All-Achmed, 1977. Microbiol. Zh. 39: 303–306.

= *Heterosporium tshawytschae* Doty and Slater, 1946. Am. Midl. Nat. 36: 663.

= *Scolecobasidium macrosporum* Roy, Dwivedi and Mishra, 1962. Lloydia 25: 164–166.

= *Scolecobasidium variable* Barron and Busch, 1962. Can. J. Bot. 40: 83–84.

= *Scolecobasidium tshawytschae* (Doty and Slater) McGinnis and Ajello, 1974. Trans. Br. mycol. Soc. 63: 202–203.

O. tshawytschae выделен из почвы (Barron and Busch, 1962; Roy, Dwivedi and Mishra, 1962) и с поверхности корней помидора (Kirilenko and All-Achmed, 1977), но первоначально был выделен как патоген



Рис. 18. Наружное поражение у кижуча (*Oncorhynchus kisutch*), вызванное *Ochroconis humicola*. (Воспроизведено с любезного разрешения Росса и Ясутаке и *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*.)

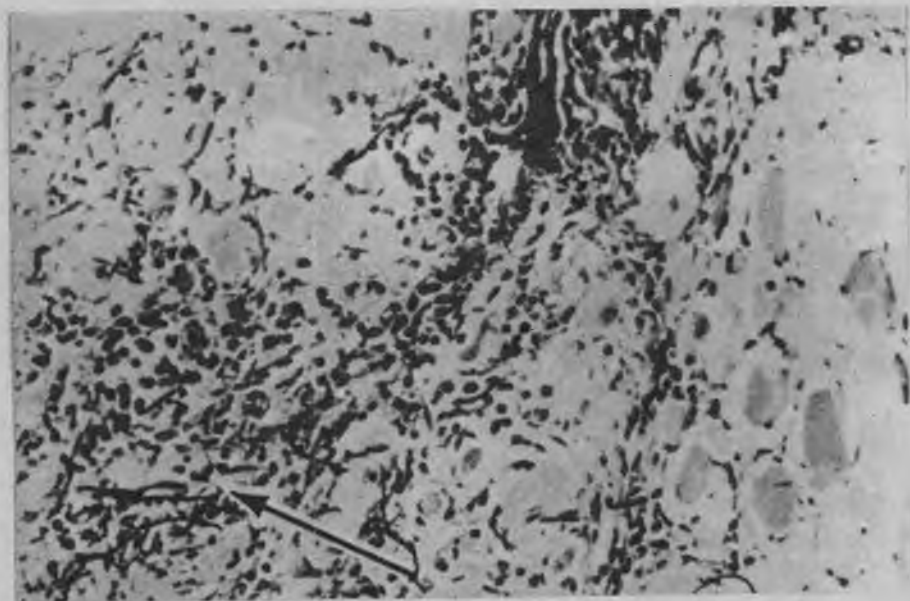


Рис. 19. Гистопатологические изменения на периферическом участке наружного поражения, вызванного *Ochroconis humicola* у кижуча, показанного на рис. 18. Обратите внимание на гифы и выраженное воспаление в инфицированном участке. Окраска по Мей-Грюнвальду. $\times 825$. (Воспроизведено с любезного разрешения Росса и Ясутаке и *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*.)

молоди чавычи (Doty and Slater, 1946). На картофельно-декстрозном агаре при 25°C за 3 нед колонии достигают диаметра 20—40 мм. Они окрашены в оливковый цвет, их обратная сторона темно-оливковая. *O. tshawytschae* в отличие от других видов рода образует мелкоигльчатые конидии с тремя перегородками от яйцевидной до цилиндрической формы. Средний размер конидий равен $3,5 \times 14$ мкм.

O. tshawytschae выделен из почек годовиков чавычи на рыбоводной станции Коульман, Андерсон, Калифорния в 1946 г. Согласно данным Доуги и Слейтера (Doty and Slater, 1946), возбудителей обычно обнаруживали в задней половине почек. Как правило, они локализовались в двух-трех очагах. Эти авторы считают, что в почках в первую очередь поражаются мезонефридиальные каналцы, в которые патоген проникает через мезонефридиальный проток из клоаки. Болезнь поразила менее одного процента рыб и была слабоинфекционной.

Вероятно, это единственный случай инфекции животного, вызванный *O. tshawytschae*. Дальнейших попыток определения его потенциальной патогенности не предпринимали.

Verticillium piscis. Предполагали, что этот организм, первоначально описанный как *Gibellulopsis piscis* в 1959 г., является причиной гранулемы у серебряного карася. Кармишель (Kendrick and Carmichael, 1973) указывал, что *Gibellulopsis Batista* и *Maia* является синонимом *Verticillium Nees*, но дальнейшим изучением этого организма микологи и ихтиопатологи не занимались.

ЦЕЛОМИЦЕТЫ (COELOMYCETES)

Целомицеты отличаются от гифомицетов тем, что их конидии образуются в нескольких типах плодовых тел, из них три основных: *picnidia* (рис. 20), *ascervuli* и *stromata*. *Phoma herbarum* Westend, типичный вид рода, включающего сотни видов, является единственным целомицетом, считающимся паразитом рыб. Он образует гиалиновые несептированные конидии размером $(4,5 \div 5,0) \times (2,0 \div 2,5)$ мкм от овальной до цилиндрической формы в простых или сложных пикнидах (рис. 20). Эти плодовые тела не образуются *in vivo*, но легко образуются *in vitro*.

Для идентификации *P. herbarum* необходимо получить его в культуре. Он хорошо культивируется на различных вариантах стандартных микологических сред, таких, как агар с отваром из кукурузной муки, овсяной муки, картофельно-декстрозный агар и солодовый агар. Росс, Ясутаке и Лик (Ross, Yasutake and Leek, 1975) сообщали, что им удалось получить чистые культуры, инокулируя материал из брюшной полости инфицированной рыбы непосредственно на декстрозный агар Сабуро. Дополнительные данные по *P. herbarum* можно найти у Боеремы (Boerema, 1964, 1970), а по *Coelomycetes* — у Саттона (Sutton, 1973).

Заражение грибом *Phoma herbarum* трех видов лососевых (*Oncorhynchus kisutch*, *Oncorhynchus tshawytschae*, *Salmo gairdneri*)

было обнаружено в Северо-Западном районе Соединенных Штатов Америки. По данным Росса, Ясутаке и Лика (Ross, Yasutake and Leek, 1975), более всего была поражена чавыча весеннего нереста. Потери в рыбоводстве по выращиванию кижуча в Вашингтоне составили 2,6%. Эта болезнь обычно поражает рыб в возрасте не более ста дней. Инфекции возникают в плавательном пузыре. На основе этого факта Вуд (Wood, 1974) пришел к заключению, что заражение происходит на стадии поднятия личинок на плав, когда плавательный пузырь заполняется впервые. Эта гипотеза получила экспериментальное подтверждение Росса, Ясутаке и Лика (Ross, Yasutake and Leek, 1975), которые, опираясь на свои гистологические исследования, пришли к заключению, что в первую очередь поражается воздушный проток плавательного пузыря. Однако у этих авторов нет уверенности в том, что плавательный пузырь является первичным местонахождением возбудителя.

При спонтанных инфекциях у рыб наблюдается набухший с кровоизлияниями анус и сжатое с боков брюшко. Далее Росс, Ясутаке и Лик (1975) отмечают обширные кровоизлияния на хвостовом стебле, а иногда петехии на латеральной и вентральной поверхности тела. Рыба плавает на боку или вниз хвостом. На последней стадии болезни рыба лежит на дне водоема на боку и принимает правильное положение только при возбуждении. У мальков плавательный пузырь заполнен жидкостью, а у рыб старших возрастных групп жидкость имеется в желудке (цв. табл. XXII).

На ранней стадии развития инфекции Росс, Ясутаке и Лик (Ross, Yasutake and Leek, 1975) обнаружили в полости плавательного пузыря небольшие пучки мицелия, которые, разрастаясь, могут поражать все внутренние органы. Эти авторы отмечают, что при сильном поражении заполняется вся полость плавательного пузыря и наступает гиперплазия его стенки. Отмечалось также, что гриб может проникнуть в плавательный пузырь и вызвать ярко выражен-



Рис. 20. Культура *Phoma herbarum* на предметном стекле: видны конидии, выходящие из разрушенной пикниды. $\times 625$. (Воспроизведено с любезного разрешения Росса, Ясутаке и Лика и Journal of the Fisheries Research Board of Canada.)

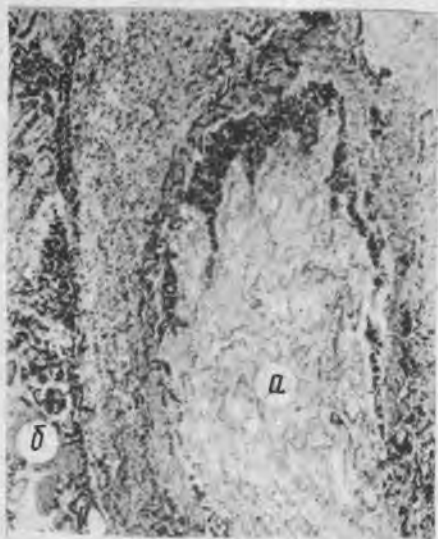


Рис. 21. Гифы *Phoma herbarum* в плавательном пузыре (а) мальков чавычи весеннего нереста. Обратите внимание на воспалительный участок между почкой (б) и плавательным пузырем. Окраска по Май-Грюнвальду и Гимза. $\times 156$. (Воспроизведено с любезного разрешения Росса, Ясутаке и Лика и *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*.)

ную воспалительную реакцию и петехии в окружающей ткани, перерождение и некроз стенки кишечника, почек и гоноад (рис. 21; цв. табл. XXIII, XXIV). Дорсальная аорта была заполнена мицелием, а в поперечно-полосатой мускулатуре имелись кровоизлияния. По данным Вольке (Wolke, 1975), воспалительная реакция сопровождалась инфильтрацией макрофагов, а Росс, Ясутаке и Лик сообщают, что воспалительные клетки состоят в основном из лимфоцитов и макрофагов, при этом гистопатология сходна с таковой, наблюдавшейся у кижуча, инфицированного *Ochroconis humicola* (Ross, Yasutake and Leek, 1973).

Вуд (1974), а также Росс, Ясутаке и Лик (1975) предпринимали различные попытки воспроизвести инфекцию экспериментальным путем. Наиболее успешной попыткой было заражение с помощью нар-

котизирования 100 мальков чавычи препаратом M. S. 222. После наркоза мальков поместили в емкость глубиной от 2,5 до 4,0 см. Когда мальки почувствовали себя лучше и стали подплывать к поверхности воды, чтобы заглотнуть воздух, их стали опрыскивать водной суспензией, содержащей конидии *P. herbarum*. Затем в течение 75 дней рыб содержали в проточной воде. Первая рыба погибла через 13 дней после того, как рыб подвергли воздействию суспензии спор; еще две особи погибли спустя 26 дней, и в это же время была извлечена погибающая рыба с признаками заболевания; вместе с последней особью заболеваемость составила 4%.

Некоторые рыбы, по-видимому, самоизлечивались от *P. herbarum*-инфекций. Вуд (Wood, 1974) указывает, что по достижении рыбами 120-дневного возраста потери становятся минимальными. Автор отмечает также, что при обследовании чавычи весеннего нереста в возрасте 60 дней у нескольких особей в плавательном пузыре обнаружены компактные образования из гиф размером с маленькую горошину. Других признаков заболевания не было.

Недавно поступили сообщения о видах *Phoma* как о паразитах позвоночных. Гордон, Салкин и Стоун (Gordon, Salkin and Stone, 1975) обнаружили *Phoma sava* при дерматите ушей белохвостого

оленья, а также Phoma-подобные пикниды внутри волос и на их поверхности у ребенка. Янг, Квон-Чанг и Фримен (Young, Kwon-Chung and Freeman, 1973) сообщали о присутствии Phoma sp. в подкожном нарыве пятки у реципиента почечного аллотрансплантата.

АСКОМИЦЕТЫ (ASCOMYCETES)

Плен (Plehn, 1916) обнаружила гриб с септированными гифами в почках двух серебряных карасей и описала его как новый вид *Nephromyces piscinus*. Позже она (Plehn, 1924) изменила название на *Nephromyces piscium*. Плен, очевидно, не знала, что Жиард (Giard, 1888) ранее использовал это родовое название для неточно определенных грибоподобных паразитов, которые были обнаружены в почках асцидий мольгулид (Johnson and Sparrow, 1961). Совершенно невероятно, что она хотела отнести *N. piscium* к этим же организмам, с которыми он не имел даже отдаленного сходства.

Плен (Plehn, 1916) удалось выделить *N. piscium* на желатине с рыбным бульоном. На этой среде гриб образовал мицелий и конидии. Плен удалось получить экспериментальное заражение, закапывая пипеткой суспензию конидий в «отверстие мочеиспускательного канала» (Harnleitermündung) двух карпов.

При описании морфологии *N. piscium* Плен (Plehn, 1916) указывает на его сходство с *Aspergillus*, однако их нельзя объединить в один род.

Позже Рейхенбах-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1956e) описал гриб из рода *Penicillium* как паразита внутренних органов, главным образом *Logicia parva*. Рейхенбах-Клинке считал, что этот гриб является синонимом *Nephromyces piscium* Plehn, так же как и грибковой формы, описанной Верданом (Verdun, 1903). В последующих публикациях он стал придерживаться принятого ранее мнения в отношении возможной синонимии этих неточно определенных и недостаточно описанных организмов (Reichenbach-Klinke, 1973; Reichenbach-Klinke and Elkan, 1965). Мы считаем, что по описанию и рисункам Плен (Plehn, 1916) *N. piscium* можно отнести к гифомицетам, но с *Aspergillus* и *Penicillium* он имеет только внешнее сходство. На наш взгляд, существующих данных недостаточно для того, чтобы определить гриб, выделенный Пленом.

При рассмотрении валидности таксона *Penicillium piscium* (Plehn) Reichenbach-Klinke, даже если согласиться с весьма сомнительной синонимией его с *Nephromyces piscium*, возникает немало других вопросов. *Penicillium piscium* был описан по консервированному материалу, поэтому организм не культивировался и его невозможно сравнить с другими видами рода *Penicillium*. Согласно данным Рейхенбаха-Клинке (Reichenbach-Klinke, 1956e), одним из основных признаков для определения *P. piscium* является отсутствие хорошо развитого «аскокарпа». «Аскоспоры» описаны как яйцевидные, обычно двухклеточные коричневые структуры размером $(4 \div 6) \times (6 \div 10)$ мкм. Располагая таким описанием, мы вправе задать вопрос, являются ли

данные структуры аскоспорами. Аскоспоры совершенных стадий других видов рода *Penicillium* всегда одноклеточные и часто имеют характерную двустворчатую структуру, благодаря которой они в некоторых случаях напоминают колеса миниатюрного блока. Возможно, наше толкование данных понятий не бесспорно. При описании спор Рейхенбах-Клинке (*Reichenbach-Klinke, 1956e*) использовал несколько двусмысленное слово «*zweigeteilt*» (двураздельный); но по его работе (1956d, e) можно предположить, что он использовал это слово, имея в виду септированную, а не билатеральную структуру, например двустворчатую, которая типична для некоторых эвровциевых аскоспор. Нам кажется, что «аскоспора», описанная Рейхенбахом-Клинке (*Reichenbach-Klinke, 1956e*), была, вероятно, хламидоспорой и полового размножения у *P. piscium* он не наблюдал. Если наше объяснение правильно, то комментарии Рейхенбаха-Клинке по развитию аскокарпа лишены смысла. Необходимо подчеркнуть, что обнаружение вида *Penicillium* как условно-патогенного паразита не является достаточным основанием для определения его как нового вида, особенно если исследования были проведены на консервированном материале.

Тем не менее изучение вопросов таксономии и номенклатуры видов из рода *Penicillium* как паразитов позвоночных представляет определенный интерес, поскольку виды этого формального рода являются широко распространенными, легко адаптирующимися плесневыми грибами, хотя их редко и порой сомнительно считают причиной грибковых заболеваний высших позвоночных (*Chick, Balows and Furcolow, 1975*).

ДЕРМОЦИСТИДИУМ (DERMOCYSTIDIUM)

ВВЕДЕНИЕ

В род *Dermocystidium* объединены недостаточно изученные морфологически несложные одноклеточные паразиты. Один из хорошо известных видов *Dermocystidium marinum* долгое время считали грибом, но недавно опубликованная работа Перкинса (*Perkins, 1976a*) показала, что это простейшее, относящееся к подтипу *Apicomplexa* и близкородственное кокцидиям *Sporozoasida Leukhart*. У другого вида, включенного Гольдштейном и Морибером (*Goldstein and Moriber, 1966*) в род *Dermocystidium*, отсутствует крупный, хорошо выраженный вакуопласт, типичный для других видов из рода *Dermocystidium* (*Perkins, 1974*). В настоящее время он считается синонимом *Hyalochlorella marina* бесцветной водоросли; родственной *Chlorella* (*Poyton, 1970; Perkins, 1976b*).

Примерно двенадцать видов из рода *Dermocystidium* были описаны как паразиты пресноводных рыб из водоемов Евразии и западной части Северной Америки (*Pauley, 1967; Cervinka et al., 1974*). Ранее эти виды считали гаплоспоридиями (*Reichenbach-Klinke and Elkan, 1965; van Duijn, 1973*) или относили к другим родам класса споро-

виков (Hoffman, 1967). Однако некоторые авторы на основе предварительных данных рассматривали отдельные виды как грибы (Allen et al., 1968; Cervinka et al., 1974). Они, очевидно, исходили из того, что у видов из этого рода отсутствует крышечка на споре, в связи с чем их нельзя было классифицировать как гаплоспоридий (Allen et al., 1968). Далее, опираясь на метод последовательных исключений, можно прийти к заключению, что это грибы, а не гаплоспоридии. Вместе с тем Элкан (Elkan, 1962) считает отсутствие крышечек на спорах *D. gasterostei* недостаточной причиной для исключения этого вида из Haplosporida.

Ниже будет проведено обсуждение *Dermocystidium*, паразита тихоокеанского лосося из западной части Северной Америки, и недавно описанного *D. surini*, паразита карпа из Восточной Европы. Однако мы добавляем, что делаем это не потому, что убеждены в принадлежности этих организмов к грибам, а потому, что их считают грибами, и пока нет точных данных, доказывающих, что это не грибы. Мы полагаем, что все виды *Dermocystidium* будут в конечном итоге классифицированы как простейшие.

ЭПИЗООТОЛОГИЯ

Вид из рода *Dermocystidium*, выделенный от тихоокеанского лосося, был впервые описан Девисом (Davis, 1947), который обнаружил его на жаберных тычинках взрослой чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) из реки Сакраменто, Калифорния. Девис описал его как новый вид *D. salmonis*, однако авторы более поздних работ (Pauley, 1967; Allen et al., 1968) воздержались от данного видового названия, хотя были уверены, что предметом их обсуждения является тот же самый организм.

Первая эпизоотия, вызванная данным организмом, возникла среди взрослых особей чавычи, содержащейся в нерестовом канале около плотины Прист Репидз, Вашингтон, в ноябре 1965 г. (Pauley, 1967; Allen et al., 1968). За этой эпизоотией последовала подобная эпизоотия в 1966 г. Преднерестовая гибель за оба года составила около 20% общего количества рыб. Гибель самок была в 1,5 раза больше, чем самцов. Тщательные наблюдения в период эпизоотии 1966 г. показали, что почти у 77% нерестившихся рыб имелись цисты *Dermocystidium*. Далее Аллен и др. (Allen et al., 1968) указывают, что *Dermocystidium* поражает не только взрослых особей чавычи, но и выклюнувшихся личинок чавычи, а также кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) и нерки (*O. nerka*) в бассейне реки Колумбия.

Следующая известная нам эпизоотия наблюдалась среди нерки в бассейне реки Нимпкиш на острове Ванкувер (Британская Колумбия) в октябре 1973 г. (G.R. Bell, сообщение; Hoskins, Bell and Evelyn, 1976). В результате этой эпизоотии преднерестовая гибель от *Dermocystidium* составила 16–22%. Точно определить процент гибели рыб, вызванной *Dermocystidium* в преднерестовый период, очень трудно. Из пяти вскрытых рыб от одной выделен ИHN-подобный

вирус, а от двух других *Aeromonas salmonicida*. Тем не менее кажется несомненным, что *Dermocystidium* в значительной степени предопределил высокую гибель рыб в преднерестовый период. Вместе с тем Вуд (Wood, 1974) предполагает, что бактериальная жаберная болезнь, начавшаяся после заражения *Dermocystidium*, способствовала преднерестовой гибели взрослых особей лосося. По мнению Червинки и др. (Cervinka et al., 1974), поражения, вызванные *D. cirgini*, часто наблюдают одновременно с другими паразитарными инвазиями, и мы считаем, что это, несомненно, верно.

На примере эпизоотии в бассейне реки Нимпкиш доказано, что эта инфекция не ограничивается каким-либо определенным видом рыбы (например, чавычей) или определенным водоемом (река Колумбия), однако условия, способствующие возникновению эпизоотии, еще не известны. Заболевание проявляется при температуре воды ниже 15°C, но сущность этого наблюдения непонятна. Вуд (Wood, 1974) отмечал, что зрелые цисты легко отделяются от жабр, и это, по-видимому, подтверждает предположение Аллена и др. (Allen et al., 1968) о том, что источником инфекции могут быть рыбы, с которых зрелые споры опадают в воду, однако нет непосредственных данных, подтверждающих эту гипотезу. Эпизоотология инфекций станет понятной только после того, как появятся более подробные данные о жизненном цикле и способе передачи паразита.

ПАТОЛОГИЯ

Диагностическими признаками *Dermocystidium*, выделенными от тихоокеанского лосося, являются небольшие белые цисты (цв. табл. XXV) диаметром около 1 мм, содержащие сферические клетки, обычно называемые спорами (цв. табл. XXVI, XXVII). По данным Девиса (Davis, 1947), диаметр спор равен 8–10 мкм, по данным Поли (Pauley, 1967), — 5–8 мкм. Зрелая спора одноядерная, содержит крупный сильно преломляющий свет вакуопласт. Цитоплазма окружает вакуопласт тонким кольцом, однако в том месте, где находится ядро, она толще. В центральной части ядра находится ядрышко («кариосома»), окруженное светлым ободком, достигающим ядерной мембраны при деформации материала. Клеточная стенка спор состоит из крупнозернистого вещества с фибриллярными субъединицами (Perkins, 1974). Размножение клеток происходит путем последовательного деления (Perkins, 1974), однако, когда клетки находятся в условиях, сходных с условиями, вызывающими зооспорогенез у *D. marginum*, зооспоруляции не наблюдается.

У взрослого лосося округлые блестящие белые цисты встречаются в основном на жабрах и в слизи рта (цв. табл. XXV). Поли (Pauley, 1967) считает также, что некоторые невакуолизованные многоядерные клетки в селезенке представляют собой одну из стадий в жизненном цикле *Dermocystidium*, но это не было доказано.

У мальков чавычи, зараженных *Dermocystidium*, макроскопические признаки заболевания ярко выражены (Allen et al., 1968).

Обычно жаберные оболочки были разорваны цистами *Dermocystidium* и гипертрофированной жаберной тканью. Цисты могут быть обнаружены также в коже обычно по соседству с жабрами, на спине перед хвостовым стеблем. Однако данных о системных поражениях не было. Цисты и реакцию хозяина (разрастание волокнистой соединительной ткани) обнаруживали только в эпителиальной ткани.

Между жаберными тычинками половозрелого лосося находились различного размера цисты, имеющие тонкую прозрачную «капсулу», или «мембрану», окружающую споры (Pauley, 1967). Наличие цист в жабрах сопровождается застоем крови и кровоизлияниями, слипанием жаберных лепестков, гиперплазией и гипертрофией чешуйчатого эпителия и смешанной воспалительной реакцией. Очевидно, основной причиной гибели рыб является аноксия, возникающая в результате грануляции и подострой формы воспаления жаберной ткани.

Попытки культивировать споры *Dermocystidium* от лосося были почти безуспешными. Аллен и др. (Allen et al., 1968) сообщали, что выращивали клетки на $1/40$ -тиогликолевой среде, ресуспендированной в надосадочной жидкости гомогенизированных жаберных тканей, в которую добавляли пенициллин, стрептомицин и стерилизованную жаберную ткань. Поскольку авторы не дают подробных результатов, то трудно оценить эту работу.

У *D. surpini* и вида *Dermocystidium* от лосося несколько общих признаков. *D. surpini* также образует небольшие беловатые цисты (диаметром 0,6—2,0 мм), которые окружают одноядерные споры, содержащие преломляющий свет вакуопласт, характерный для данного рода. Споры *D. surpini* несколько меньше (4—5 мкм), чем споры паразита лосося, а стенка цисты у *D. surpini* несколько толще. Червинка и др. (Cervinka et al., 1974) описали стадии развития *D. surpini*, у которого небольшая одноядерная структура развивается в крупную многоядерную цисту, содержащую «плазмодии», которые собраны в виде островков, дающих интенсивную ШИК-реакцию или реакцию Грокотта. Плазмодии дробятся на более мелкие структуры, которые формируются в одноядерные «спороиды». Спороиды дифференцируются в зрелые споры, которые выбрасываются при разрыве цисты.

ПРОФИЛАКТИКА И ЛЕЧЕНИЕ

Поскольку эпизоотии, вызванные *Dermocystidium*, возникают спорадически, то источник и способ передачи возбудителя слабо изучены, а также недостаточно разработаны методы профилактики и борьбы. Аллен и др. (Allen et al., 1968) указывают, что ванны Диквата при разведении 1:500000, применяемые в течение 1 ч дважды в неделю, являются эффективной профилактической мерой. Обработки больных рыб хлорсодержащими препаратами и малахитовым зеленым недостаточно эффективны.

REFERENCES

- Abbott, E. V. 1927. *Scolecobasidium*, a new genus of soil fungi. *Mycologia* 19: 29-31.
- Agersborg, H.P.K. 1933. Salient problems in the artificial rearing of salmonid fishes, with special reference to intestinal fungisitis and the cause of white-spot disease. *Trans. Am. Fish. Soc.* 63: 240-250.
- Agius, C. 1978. Infection by an *Ichthyophonus*-like fungus in the deep-sea scabbard fish *Aphanopus carbo* (Lowe) (Trichiuridae) in the north east Atlantic. *J. Fish Dis.* 1: 191-193.
- Ainsworth, G. C. 1976. An introduction to the history of mycology. Cambridge University Press, London. 359 pp.
- Ajello, L. 1975. Phaeohyphomycosis: definition and etiology. *Proc. Third Internat. Conference on the Mycoses, Sao Paulo, Brazil, 1974.* Pan Am. Hlth. Org. Sci. Publ. 304: 126-130.
- Ajello, L., M.R. McGinnis, and J. Camper. 1977. An outbreak of phaeohyphomycosis in rainbow trout caused by *Scolecobasidium himicola*. *Mycopathologia* 62: 15-22.
- Alderman, D. J. 1976. Fungal diseases of marine animals. Pages 223-260, in E. B. Gareth Jones, ed., *Recent advances in aquatic mycology.* Paul Elek (Scientific Books) Ltd., London.
- Aleem, A. A., M. Ruivo, and J. Théodoridès. 1953. Un cas de maladie à Saprolegniale chez une *Atherina* des environs des Salses. *Vie Milieu* 3: 44-51.
- Alikunhi, K. H. 1957. Fish culture in India. *Fm. Bull. Indian Coun. agric. Rec.* 20: 144 pp.
- Allen, R. L., T. K. Meekin, G. B. Pauley, and M. P. Fujihara. 1968. Mortality among chinook salmon associated with the fungus *Dermocystidium*. *J. Fish. Res. Bd Can.* 25: 2467-2475.
- Amlacher, E. 1965. Pathologische und histochemische Befunde bei Ichthyosporidiumbefall der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*) und am "Aquarienfisch *Ichthyophonus*" *Z. Fisch. (N. F.)* 13: 85-112.
- Amlacher, E. 1970. *Textbook of fish diseases.* T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey (Transl. by D. A. Conroy and R. L. Herman). 302 pp.
- Apazidi, L. Kh. 1959. Razvitie griba—Vozbuditelya brankhiomikoza ryb. *Veterinariya* 36: 37-39.
- Arasaki, S., K. Nozawa, and M. Miyake. 1958. On the pathogenetic water mold. *I. Bull. Jap. Soc. scient. Fish.* 23: 534-538.
- Arderon, W. 1748. The substance of a letter from Mr. William Arderon F. R. S. to Mr. Henry Baker F.R.S. *Phil. Trans. R. Soc.* 45(487): 321-323.
- Areschoug, J. E. 1844. *Achlya prolifer*, växande på levande fisk. *Öfvers. K. Vetensk. Akad. Förn.* 1: 124-126. (summarized in *Flora* 28: 59-60, 1845).
- Ashley, L. M. 1972. Nutritional pathology. Pages 439-537, in J. E. Halver, ed., *Fish Nutrition.* Academic Press, New York.
- Ashley, L. M., J. E. Halver, and R. R. Smith. 1975. Ascorbic acid deficiency in rainbow trout and coho salmon and effects on wound healing. Pages 769-786, in W. E. Ribelin and G. Migaki, eds., *The pathology of fishes.* University of Wisconsin Press, Madison.
- Barron, G. L., and L. F. Busch. 1962. Studies on the soil hyphomycete *Scolecobasidium*. *Can. J. Bot.* 40: 77-84.
- Barthelmes, D., T. Mattheis, and J. Meyer. 1968. Kiemenfäule bei Regenbogenforellen. *Dt. FischZtg., Radebeul* 15: 296-300.
- Bartsch, A. 1968. Eine andere Pilzerkrankung. *Öst. Fisch.* 21: 153-155.
- Batista, A. C., and H. da Silva Maia. 1959. Uma nova doença fungica de peixe ornamental. *Anais Soc. Biol. Pernamb.* 16: 153-159.
- Baudouy, A. M., and G. Tuffery. 1973. Connaissances actuelles sur un syndrome mycosique affectant les populations piscicoles des rivières à salmonidés de la France. *Bull. fr. Piscic.* 249: 127-142.
- Bauer, O. N., V. A. Musselius, and Y. A. Strelkov. 1973. *Diseases of pond fishes.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. 220 pp. (Transl. of Bolezni Prudovykh Ryb, Izdatel'stvo "Kolos", Moskva, 1969.) (Available from U. S. Dept. Commerce, NTIS, Springfield, Virginia 22151.)
- Beakes, G. W., and J. L. Gay. 1977. Gametangial nuclear division and fertilization in *Saprolegnia furcata* as observed by light and electron microscopy. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 69: 459-471.

- Bell, G. R., and G. E. Hoskins. 1971. Investigations of wild fish mortalities in B. C., 1969-1970. Fish. Res. Bd. Can., Tech. Rep. No. 245. 17 pp.
- Bellet, R. 1959. L'ichthyophonaise des truites d'élevage. Coll. Trav. Path. Comp., Paris. (not seen, cited by Amlacher, 1965).
- Benicke, B. 1886. The enemies of pond culture in central Europe. Bull. U. S. Fish Comm. 6 (1887): 337-342. (Transl. of Die Feinde der Teichwirtschaft from Die Teichwirtschaft, Berlin, 1885.)
- Benjamin, R. K. 1962. A new *Basidiobolus* that forms microspores. Aliso 5: 223-233.
- Bennet, J. H. 1842. On the parasitic vegetable structures found growing in living animals. Trans. R. Soc. Edinb. 15(1844): 277-294.
- Berkeley, M. J. 1864. Egg parasites and their relatives. Intellectual Observer 5: 147-153.
- Bespalyi, I. I. 1949. Brankhiomikoz karpa. Trudy Inst. ryb. Zool. Akad. Nauk Ukr. SSR, Kiev. Vol. 2. (not seen, cited by Bauer et al., 1973).
- Bespalyi, I. I. 1950. Zhabernaya gnil'karpa i mery bor'by s nei. Izdatel'stvo Akad. Nauk Ukr. SSR, Kiev, (not seen, cited by Bauer et al., 1973).
- Bhargava, K. S., K. Swarup and C. S. Singh. 1971. Fungi parasitic on certain fresh water fishes of Gorakhpur. Indian Biol. 3: 65-69.
- Bisset, K. A. 1946. The effect of temperature on non-specific infections of fish. J. Path. Bact. 58: 251-258.
- Blanc, H. 1888. Notice sur une mortalité exceptionnelle des brochets du lac Léman en 1887. Bull. Soc. vaud. Sci. Nat. 23: 33-37.
- Blanc, M., J. Banarescu, J. L. Gaudet, and G. Hureau. 1971. European inland water fish, a multilingual catalogue. Fishing News (Books) Ltd., London, n.p.
- Blazer, V. S., and R. E. Wolke. 1978. An *Exophiala*-like fungus as the cause of a systemic mycosis of marine fish. J. Fish Dis. 2: 145-152.
- Boerema, G. H. 1964. *Phoma herbarum* Westend., the type species of the form-genus *Phoma* Sacc. Persoonia 3: 9-16.
- Boerema, G. H. 1970. Additional notes on *Phoma herbarum*. Persoonia 5: 15-48.
- Booth, C. 1971. The genus *Fusarium*. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England. 237 pp.
- Bootsma, R. 1973. Infections with *Saprolegnia* in pike culture (*Esox lucius* L.) Aquaculture 2: 385-394.
- Brett, J. R., J. E. Shelbourn, and C. T. Shoop. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. J. Fish. Res. Bd. Can. 26: 2363-2394.
- Brown, M. E. 1966. Irish salmon disease. Atl. Salm. J., Summer 1966; 13-15.
- Brown, M. F., 1968. Biological notes—The salmon disease. Salm. Trout Mag. 183: 118-120.
- Brown, M. E., and V. G. Collins. 1966. Irish salmon disease—an interim report. Salm. Trout Mag. 178: 180-188.
- Bruce, J., and E. O. Morris. 1973. Psychrophilic yeasts isolated from marine fish. Antonie van Leeuwenhoek 39: 331-339.
- Buchwald, N. F. 1971. Adolph Hannover und seine Infektionsversuche mit *Saprolegnia*. Friesia 9: 389-391.
- Bucke, D. 1972. Some histological techniques applicable to fish tissues. Symp. zool. Soc. Lond. 30: 153-189.
- Buckland, F., S. Walpole, and A. Young. 1880. Report on the disease which has recently prevailed among the salmon in the Tweed, Eden and other rivers in England and Scotland. (C-2660), H.M.S.O., London. 125 pp.
- Burrows, R. E. 1949. Prophylactic treatment for control of fungus (*Saprolegnia parasitica*) on salmon eggs. Progve Fish Cult. 11: 97-103.
- Calkins, G. G. 1900. *Lymposporidium Truttiae*, nov. gen., nov. sp. the cause of a recent epidemic among brook trout, *Salvelinus fontinalis*. Zool. Anz. 23: 513-520.
- Carbery, J. T. 1968. Ulcerative dermal necrosis of salmonids in Ireland. Symp. zool. Soc. Lond. 24: 39-49.
- Carbery, J. T., and K. I. Strickland. 1968. Ulcerative dermal necrosis (UDN). Ir. Vet. J. 22: 171-175.
- Carmichael, J. W. 1966. Cerebral mycetoma of trout due to a *Phialophora*-like fungus. Sabouraudia 5: 120-123.
- Caulley, M., and F. Mesnil. 1905. Sur les haplosporides parasites de poissons marins. C. r. Séanc. Soc. Biol. 58: 640-643.
- Cervinka, S., J. Vítoves, J. Lom, J. Hoska, and F. Kubů 1974. Dermocystidiosis—a gill disease of the carp due to *Dermocystidium cyprini* n. sp. J. Fish Biol. 6: 689-699.
- Chaudhuri, H., P. L. Kochhar, S. S. Lotus, M. L. Banjeree, and A. H. Khan. 1947. A handbook of Indian water moulds. Part 1. Univ. Punjab Publ. Bot. 70 pp.
- Chick, E. W., A. Balows, and M. L. Furcolow, eds. 1975. Opportunistic fungal infections. Proc. Second Internat. Conf. on Opportunistic Fungal Infections. (March 20-22, 1972, V. A. Hospital, Lexington, Kentucky). Charles C. Thomas, Springfield, Illinois, 359 pp.
- Chidambaram K. 1942. Fungus disease of gourami (*Osphromenus goramy* Lacépède) in a pond at Madras. Curr. Sci. 11: 289-290.

- Cifferi, R. 1957. Isolamento del *Basidiobolus ranarum* da feci umane. Atti. Ist. bot. Univ. Lab. crittogam. Pavia, Ser. 5, 15: 73-79.
- Clark, F. W. 1874. Reproduction of a fish's tail. Am. Nat. 8: 363-364.
- Cline, T. F., and G. Post. 1972. Therapy for trout eggs infected with *Saprolegnia*. Progve Fish Cult. 34: 148-151.
- Clinton, G. P. 1894. Observations and experiments on *Saprolegnia* infesting fish. Bull. U. S. Fish Comm. 13: 163-172.
- Coker, W. C. 1923. The Saprolegniaceae, with notes on other water molds. University of North Carolina Press, Chapel Hill. 201 pp.
- Coker, W. G., and J. N. Couch. 1924. Revision of the genus *Thraustotheca* with a description of a new species. J. Elisha Mitchell scient. Soc. 40: 197-202, pl. 38.
- Coker, W. C., and V. D. Matthews. 1937. Blastocladales, Monoblepharidales, Saprolegniales. N. Am. Flora 2: 1-76.
- Collins, V. G. 1970. Recent studies of bacterial pathogens of freshwater fish. Proc. Soc. Wat. Treat. Exam. 19: 3-31.
- Collins, V. G., and M. E. Brown. 1968. The salmon disease: two scientists report some preliminary results of experiments in Co. Waterford. The Field, February, p. 351.
- Conant, N. F., D. T. Smith, R. D. Baker, and J. L. Callaway. 1971. Manual of chitinal mycology, 3rd ed. W. B. Saunders Co., Philadelphia. 755 pp.
- Cooke, R. 1977. The biology of symbiotic fungi. John Wiley and Sons, New York. 282 pp.
- Cooke, M. C. 1880. Salmon disease. J. R. microsc. Soc. 3: 998.
- Cox, P. 1916. Investigations of a disease of the herring (*Clupea harengus*) in the Gulf of St. Lawrence. Contrib. Can. Biol., 1914-1915: 81-85.
- Cutter, V. M., Jr. 1941. Observations on certain species of *Aphanomyces*. Mycologia 33: 220-240.
- Dankó, G., J. Szabó, and J. Szakolczai. 1967. Die Kiemenfäule bei Welsen (*Silurus glanis*). Zbl. Bak., ParasitKde., Abt. II, 121: 523-531.
- Daniel, G. 1933a. Studies on *Ichthyophonus hoferi*, a parasitic fungus of the herring (*Clupea harengus*). I. The parasite as it is found in the herring. Am. J. Hyg. 17: 267-276.
- Daniel, G. 1933b. Studies on *Ichthyophonus hoferi*, a parasitic fungus of the herring (*Clupea harengus*). II. The gross and microscopic lesions produced by the parasite. Am. J. Hyg. 17: 491-501.
- Davis, H. S. 1947. Studies on the protozoan parasites of freshwater fishes. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. 51: 1-29, 14 pl.
- Davis, H. S. 1953. Culture and diseases of game fishes. University of California Press, Berkeley. 332 pp.
- Davis, H. S., and E. C. Lazar. 1941. A new fungus disease of trout. Trans. Am. Fish. Soc. 70: 264-271.
- Dayal, R. 1958. Some aquatic fungi of Allahabad—a taxonomic study. Proc. natn. Acad. Sci. India, Sect. B, 28: 49-57.
- Dick, M. W. 1969. Morphology and taxonomy of the Oomycetes, with special reference to the Saprolegniaceae, Leptomitaceae and Pythiaceae. I. Sexual reproduction. New Phytol. 68: 751-775.
- Dick, M. W. 1972. Morphology and taxonomy of the Oomycetes, with special reference to the Saprolegniaceae, Leptomitaceae and Pythiaceae. II. Cytogenetic systems. New Phytol. 71: 1151-1159.
- Dick, M. W. 1973a. Saprolegniales. Pages 113-144, in G. C. Ainsworth, F. K. Sparrow, and A. S. Sussman, eds., The fungi: an advanced treatise Vol 4B. Academic Press, New York.
- Dick, M. W. 1973 b. Leptomitales. Pages 145-158, in G. C. Ainsworth, F. K. Sparrow, and A. S. Sussman, eds., The fungi: an advanced treatise Vol. 4B. Academic Press, New York.
- Dick, M. W., and Win-Tin. 1973 The development of cytological theory in the Oomycetes. Biol. Rev. 48: 133-158.
- Domashova, A. A. 1971. O flore vodnykh Fikomitetov nizhnego povolzh'ye. (On the flora of aquatic Phycomycetes in lower Povolzh'ye). Mikol. i Eitopatol. 5: 188-193.
- Donaldson, E. M., and H. M. Dye. 1975. Corticosteroid concentrations in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) exposed to low concentrations of copper. J. Fish. Res. Bd Can. 32: 533-539.
- Dorier, A., and C. Degrange. 1961. L'évolution de l'*Ichthyosporidium (Ichthyophonus) hoferi* (Plehn et Mulsow) chez les salmonides d'élevage (truite arc en ciel et saumon de fontaine). Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble, 1960 / 1961: 7-44.
- Doty, M. S., and D. W. Slater. 1946. A new species of *Heterosporium* pathogenic on young chinook salmon. Am. Midl. Nat. 36: 663-665.
- Drechsler, C. 1955. A southern *Basidiobolus* forming many sporangia from globose and from elongated adhesive conidia. J. Wash. Acad. Sci. 45: 49-56.
- Drew, G. H. 1909. Some notes on parasitic and other diseases of fish. Parasitology 2: 193-201.
- Dudka, I. A. 1964. Nekotorye biologicheskie osobennosti *Saprolegnia parasitica* Coker-

- vozbuditel'ya dermatomikosa ryb. (Some specific biological features of *Saprolegnia parasitica*, the pathogen of dermatomycosis in fish). Pages 84-86, in *Pervaya Nauchnaya konferentsiya molodykh uchenykh biologov*. Akad. Nauk Ukr. SSR, Kiev.
- Dudka, I. A., and A. A. Florinskaya. 1971. Noyve i redkie dlya Leningradskoi oblasti vidy vodnykh gribov iz rybovodnykh prudov. (New and rare aquatic fungal species isolated from stock ponds in the Leningrad region). *Mikol. i Fitopatol.* 5: 431-438.
- Duff, D.C.B. 1930. A physiological study of certain parasitic Saprolegniaceae, *Contr. Can. Biol. Fish.* 5: 195-202.
- van Duijn, C. 1973. Diseases of fishes. Iliffe Books, London. 372 pp.
- Dukes, T. W. 1975. Ophthalmic pathology of fishes. Pages 383-398, in W. E. Ribelin and G. Migaki, eds., *The pathology of fishes*. University of Wisconsin Press, Madison.
- Dunne, L. 1970. When disease hit trout on the Test. *The Field*, 16 April: 678-680.
- Edington, A. 1889. On the *Saprolegnia* of salmon disease and allied forms. *Rep. Fish. Bd Scotland* 7: 368-382.
- Egusa, S. 1963. Studies on saprolegniasis of the eel. I. The resistance of the eel to fungus infections. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.* 29: 27-36.
- Egusa, S. 1965. The existence of a primary infectious disease in the so-called "fungus disease" in pond-reared eels. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.* 31: 517-526.
- Egusa, S., and Y. Ohiwa. 1972. Branchiomycosis of pond-cultured eels. *Fish Pathol.* 7: 79-83 (in Japanese with English summary).
- Egusa, S., and T. Nishikawa. 1965. Studies of a primary infectious disease in the so-called "fungus disease" of eels. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.* 31: 804-813.
- Einsele, W. 1959. Kiemenfäule bei den Reinkaniken (Coregonen) des Obertrumersees. *Öst. Fisch.* 12: 91, 92.
- Elkan, E. 1962. *Dermocystidium gasterostei* n. sp., a parasite of *Gasterosteus aculeatus* L. and *Gasterosteus pungitius* L. *Nature, Lond.* 196: 958-960.
- Elkan, E., and C. M. Philpot. 1973. Mycotic infections in frogs due to a *Phialophora*-like fungus. *Sarouraudia* 11: 99-105.
- Ellis, M. F. 1928. *Ichthyophonus hoferi*, Plehn & Mulsow, a flounder parasite new to North American waters. *Proc. Trans. N. S. Inst. Sci.* 17: 185-192 (1928-1929).
- Elson, K. G. R. 1968. Salmon disease in Scotland. *Scott. Fish. Bull.* 30: 8-16.
- Erickson J. D. 1965. Report on the problem of *Ichthyosporidium* in a rainbow trout. *Progve Fish Cult.* 27: 179-184.
- Ermin, R. 1952. Fungus associated with a granuloma in a Turkish fish, *Aphanius chantrei* Gaillard. *Zoologica* 37: 43-54.
- Fiessiger, J. 1903. Über die Verpilzung der Fische. *Öst. FischZtg* 1: 8-10.
- Fijan, N. 1969. Systemic mycosis in channel catfish. *Bull. Wildl. Dis. Ass.* 5: 109-110.
- Fish, F. F. 1934. A fungus disease in fishes of the Gulf of Maine. *Parasitology* 26: 1-16.
- Forster, R. P. 1941. The present status of the systemic fungus disease in herring of the Gulf of Maine. *Bull. Mt. Desert Isl. biol. Lab.*, 1941: 33-35.
- Gardner, G. R., and G. LaRoche. 1973. Copper-induced lesions in estuarine teleosts. *J. Fish. Res. Bd Can.* 30: 363-368.
- Gardner, M. I. G. 1974. Impaired osmoregulation in infected salmon, *Salmo salar* L. *J. mar. biol. Assn. U. K.* 54: 635-639.
- Giard, A. 1888. Sur les *Nephromyces*, genre nouveau de champignons parasites du rein des Molgulidées. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 106: 1180-1182.
- Giussani, G., I. Borroni, and E. Grimaldi. 1976. Role of unionized ammonia in predisposing gill apparatus of *Alburnus alburnus alborella* to fungal and bacterial diseases. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 33: 161-175.
- Glagoleva, T. P., and E. M. Malikova. 1968. Effect of malachite green on the composition of blood in Baltic salmon fingerlings. *Ryb. Khoz.* 45: 15-18 (in Russian).
- Goldie-Smith, E. K. 1952. The sporangial phase of *Pythium undulatum* Petersen. *J. Elisha Mitchell scient. Soc.* 68: 273-292.
- Goldstein, S., and L. Moriber. 1966. Biology of a problematic marine fungus, *Dermocystidium* spec. I. Development and cytology. *Arch. Mikrobiol.* 53: 1-11.
- Goodsir, J. 1842. On the Conferva which vegetates on the skin of the Goldfish. *Ann. Mag. nat. Hist.* 9: 333-337.
- Gopalakrishnan, V. 1965. A report on the diseases in the trout hatcheries and farms of Kashmir. *Bull. Cent. Inland Fish. Res. Inst., Barrackpore* 6: 1-18.
- Gopalakrishnan, V. 1968. Diseases and parasites of fishes in warm-water ponds in Asia and the Far East. *Proc. FAO World Symp. Warm-water Pond Fish Culture. Fish Rep. FAO No. 44, Vol. 5:* 319-343.
- Gordon, M. A., I. F. Salkin, and W. B. Stone. 1975. *Phoma (Peyronellaea)* as a zoopathogen. *Sabouraudia* 13: 329-333.
- Green, B. R., and M. W. Dick. 1972. DNA base composition and the taxonomy of the Oomycetes. *Can. J. Microbiol.* 18: 963-968.
- Griffin, D. H. 1966. Effect of electrolytes on

- differentiation in *Achlya* sp. Plant Physiol. 41: 1254-1256.
- Griffon, E., and A. Maublanc. 1911. Sur une maladie des poissons causée par une Saprolegniée (Notes de pathologie végétale et animale). Bull. Soc. mycol. France 27: 473-475.
- Grimaldi, E. 1971. Episodi di mortalità massiva a carico delle popolazioni di Alborella (*Alburnus alburnus*) dei laghi del nord-Italia, provocati da una infezione branchiale sostenuta da miceti del genere *Branchiomyces*. Riv. ital. Piscic. Ittiop. 6(1): 11-14.
- Grimaldi, E., R. Peduzzi, G. Cavicchioli, G. Giussani, and E. Spreafico. 1973. Diffusa infezione branchiale da funghi attribuiti al genere *Branchiomyces* Plehn (Phycomycetes Saprolegniales) a carico dell'ittiofauna di laghi situati a nord e a sud delle Alpi. I. Epidemiologia dell'infezione da *Branchiomyces* in ambiente lacustre. Mem. Ist. ital. Idrobiol. 30: 61-80.
- Grocott, R. G. 1955. Stain for fungus in tissue sections and smears using Gmori's methenamine-silver nitrate technic. Am. J. clin. Pathol. 25: 975-979.
- Gustafson, P. V., and R.R. Rucker. 1956. Studies on an *Ichthyosporidium* infection in fish: transmission and host specificity. Spec. scient. Rep. U. S. Fish Wildl. Serv. 166: 1-8.
- Harant, H., and P. Vernières. 1933. Tumeur abdominale et complexe parasitaire chez la vairon (*Phoxinus phoxinus* L.). Archs zool. exp. gén. 75: 225-266.
- Hardy, A. D. 1910. Association of alga and fungus in salmon disease. Proc. R. Soc. Victoria 23 (N. S.): 27-32.
- Hargens, A. R., and M. Perez. 1975. Edema in spawning salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. 32: 2538-2541.
- Harrison, F. G. 1918. Examination of affected salmon, Miramichi hatchery, New Brunswick. Contr. Can. Biol. 1971-1918: 149-168.
- Harz, C. O. 1906. *Achlya Hoferi*, eine neue Saprolegniacee auf lebenden Fischen. Allg. Fischztg 31: 365-368.
- Hatai, K., and S. Egusa. 1975. *Candida sake* from gastro-tympanites of amafo, *Oncorhynchus rhodurus*. Bull. Jap. Soc. scient. Fish. 41: 993.
- Hatai, K., and S. Egusa. 1977. Studies on visceral mycosis of salmonid fry—II. Characteristics of fungi isolated from the abdominal cavity of amago salmon fry. Fish Pathol. 11: 187-193.
- Hatai, K., S. Egusa, and T. Awakura. 1977. *Saprolegnia shikotsuensis* sp. nov. isolated from kokanee salmon associated with fish saprolegniasis. Fish Pathol. 12: 105-110.
- Hatai, K., S. Egusa, and T. Nomura. 1977. *Saprolegnia australis* Elliott isolated from body surface lesions of rainbow trout fingerlings. Fish Pathol. 11: 201-206.
- Hatai, K., S. Egusa, S. Takahashi, and K. Ooe. 1977. Study in the pathogenic fungus of mycotic granulomatosis I. Isolation and pathogenicity of the fungus from cultured-ayu infected with the disease. Fish Pathol. 12: 129-133.
- Hendricks, J. D. 1972. Two new host species for the parasitic fungus *Ichthyophonus hoferi* in the northwest Atlantic. J. Fish. Res. Bd. Can. 29: 1776-1777.
- Henshall, J. A. 1898. Some preliminary observations concerning the artificial culture of the grayling. Proc. Am. Fish. Soc. 27: 105-111.
- Herkner, H. 1961. Beitrag zur Frage der Art- und Rassenunterschiede bei der fischpathogenen Pilzgattung *Ichthyosporidium* Caullery et Mesnil. 1905. Dissertation, Universität München. (not seen, cited by Reichenbach-Klinke, 1973).
- Heuschmann, O. 1935. Kiemenfäule bei Gibeln. Z. Fisch. 33: 681-692.
- Hill, B. J. 1976. Ulcerative dermal necrosis. FAO Aquacult. Bull. 8: 13-14.
- Ho, H. H. 1975. A selective medium for the isolation of *Saprolegnia* spp. from freshwater. Can. J. Microbiol. 21: 1126-1128.
- Hodkinson, M., and A. Hunter. 1970. Growth control of *Saprolegnia* from UDN- infected Atlantic salmon *Salmo salar* L. J. Fish Biol. 3: 245-248.
- Hofer, B. 1893. Eine Salmoniden-Erkrankung. Allg. Fischztg 18: 168-171. (Vol. 8 in N.S.).
- Hoffman, G. L. 1967. Parasites of North American freshwater fishes. University of California Press, Berkeley, 486 pp.
- Hoffman, G. L., and F. P. Meyer. 1974. Parasites of freshwater fishes, a review of their treatment and control. T. F. H. Publications, Neptune City, New Jersey. 224 pp.
- Holliman, A., and R. H. Richards. 1978. The experimental pathogenesis of *Exophiala salmonis* infection in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). J. Fish Dis. In press.
- de Hoog, G. S. 1977. *Rhinoctadiella* and allied genera. Pages 1-140, in The black yeasts and allied hyphomycetes. Studies in Mycology 15, Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn.
- de Hoog, G. S., and J. A. von Arx. 1973. Revision of *Scolecobasidium* and *Pleurophragmium*. Kavaka 1: 55-60.
- Hora, S., and T.V.R. Pillay. 1962. Handbook on fish culture in the Indo-Pacific region. FAO Fish. Biol. tech. Pap. No. 14. 204 pp.
- Hörter, R. 1960. Fusarium als Erreger einer

- Hautmykose bei Karpfen. Z. ParasitKde. 20: 355-358.
- Hoshina, T., and M. Ookubo. 1956. On a fungi disease of eel. J. Tokyo Univ. Fish. 42: 1-13.
- Hoshina, T., T. Sano, and M. Sunayama. 1960. Studies on the saprolegniasis of eel. J. Tokyo Univ. Fish. 47: 59-79.
- Hoskins, G. E., G. R. Bell, and T. P. T. Evelyn. 1976. The occurrence, distribution and significance of infectious diseases and neoplasms observed in fish in the Pacific region up to the end of 1974. Fish. Mar. Ser., Res. Dev. tech. Rep. 609. 37 pp.
- Howard, K. L. 1971. Oospore types in the Saprolegniaceae. Mycologia 63: 679-686.
- Howard, K. L., R. Seymour, and T. W. Johnson, Jr. 1970. Aquatic fungi of Iceland: Saprolegniaceae. J. Elisha Mitchell scient. Soc. 86: 63-79.
- Huculak, F. 1958. Über Kiemenfäule der kleinen Maräne (*Coregonus albula*) in der Versuchsteichwirtschaft Landek der Anstalt für Teichbiologie der polnischen Akademie der Wissenschaften. Biul. Pol. Akad. Nauk., Krakow 6: 3-22.
- Huet, M. 1972. Textbook of fish culture: breeding and cultivation of fish. Fishing News (Books) Ltd., Surrey, England. (transl. by H. Kahn). 436 pp.
- Hughes, G. C. 1962. Seasonal periodicity of the Saprolegniaceae in the south-eastern United States. Trans. Br. mycol. Soc. 45: 519-531.
- Hume Patterson, J. 1903. On the cause of salmon disease: a bacteriological investigation. Fish. Bd Scot. Salmon Fish., (Cd. 1544) H. M. S. O., Glasgow. 52 pp.
- Humphrey, J. E. 1893. The Saprolegniaceae of the United States, with notes on other species. Trans. Am. phil. Soc. (N. S.) 17: 63-148.
- Hunter, R. E. 1975. Water moulds of the river Great Ouse and its tributaries. Trans. Br. mycol. Soc. 65: 101-108.
- Huntsman, A. G. 1918. Report on affected salmon in the Miramichi River, New Brunswick. Contr. Can. Biol. 1917-1918: 169-173.
- Huxley, T. H. 1882a. On *Saprolegnia* in relation to the salmon disease. Q. J. microsc. Soc. 22 (N. S.): 311-333. (extracted from Walpole, S. and T. H. Huxley. 1882. Report on the inspectors of salmon fisheries (England and Wales), 1881. 21st A. Rep., (C. 3217) H. M.S.O., London.) (reprinted in Bull. U. S. Fish Comm. 1(1881): 429-448. Issued in 1882.)
- Huxley, T. H. 1882b. A contribution to the pathology of the epidemic known as the salmon disease. Proc. R. Soc. 33: 381-389. (also appeared in Nature, Lond. 25: 437-440, 1881 / 1882.)
- Ivasik, V. M., and I. F. Demchenko. 1959. Brankhiomikoz karpa i mery bor'by s nim v prudovykh khozyaistvakh zapadnykh oblastei Ukrainskoi SSR. Nauchno-tekh. Byull. VNIORKh, No. 8. (not seen, cited by Bauer et al., 1973).
- Jackson, G. A. 1974. A review of the literature on the use of copper sulfate in fisheries. U. S. Fish Wildl. Serv., Div. Popul. Reg. Res., Rep. No. FWS-LR-74-06. 88 pp. (Available from U. S. Dept. Commerce, NTIS, Springfield, Virginia 22151.)
- Jensen, M. H. 1965. Disease among salmon in Irish rivers. Report to the Minister for Agriculture and Fisheries, Dublin. (not seen, cited by Carbery, 1968).
- Jepps, M. W. 1937. On the protozoan parasites of *Calanus finmarchicus* in the Clyde Sea area. Q. J. microsc. Sci. (N. S.) 79: 589-658.
- Jha, B. C., R. N. Seth, and K. P. Srivastava. 1977. Occurrence of *Achlya* sp. on a new host *Mystus* spp., a catfish. Curr. Sci. 46: 60.
- Johnson, T. W., Jr. 1956. The genus *Achlya*: morphology and taxonomy. University of Michigan Press, Ann Arbor. 180 pp.
- Johnson, T. W., Jr. 1974. Aquatic fungi of Iceland: biflagellate species. Acta Nat. Isl. 23: 1-40.
- Johnson, T. W., Jr., and F. K. Sparrow, Jr. 1961. Fungi in oceans and estuaries. J. Cramer, Weinheim. 668 pp.
- Johnston, T. H. 1917. Notes on a *Saprolegnia* epidemic amongst Queenland fish. Proc. R. Soc. Qd. 29: 125-131.
- Johnstone, J. 1906. Internal parasites and diseased conditions of fishes. Proc. Trans. Lpool. biol. Soc. 20: 259-329. (1905-1906)
- Johnstone, J. 1913. Diseased conditions of fishes. Proc. Trans. Lpool. biol. Soc. 27: 196-218.
- Johnstone, J. 1920. On certain parasites, diseased and abnormal conditions of fishes. Lancs. Sea Fish. Lab., Rep. for 1919, No. 28, pp. 24-33.
- Kahls, O. 1930. Über das Vorkommen von Algen und Pilzen bei Fischen. Z. Fisch. 28: 253-262. (not seen, cited by Reichenbach-Klinke & Elkan, 1965).
- Kanouse, B. B. 1932. A physiological and morphological study of *Saprolegnia parasitica*. Mycologia 24: 431-452.
- Keiz, G. 1959. Über die Kiemenfäule der Teichfische. Öst. Fisch. 12: 17-22.
- Kendrick, W. B., and J. W. Carmichael. 1973. Hyphomycetes. Pages 323-509, in G. C. Ainsworth, F. K. Sparrow, and A. S.

- Sussman, eds., The fungi: an advanced treatise. Vol 4A. Academic Press, New York.
- de Kinkelin, P., and Y. le Turdu. 1971. L'enzootie d' "ulcerative dermal necrosis" du saumon (*Salmo salar* L. 1766) en Bretagne. Bull. fr. Piscic. 241: 115-126.
- Kirilenko, T. S., and M. A. All-Achmed. 1977. *Ochroconis tshawytshchae* (Doty & Slater) comb. nov. Mikrobiol. Zh. 39: 303-306.
- Kokhanskaya, Y. M. 1973. The effect of ultraviolet radiation on the eggs of the sevruga (*Acipenser stellatus* (Pallas)). J. Ichthyol. 13: 406-413.
- Krampitz, L. O., and D. W. Woolley. 1944. The manner of inactivation of thiamine by fish tissue. J. biol. Chem. 152: 9-17.
- Krause, R. 1960. Untersuchungen über den Einfluß der Außenfaktoren auf die Bildung der Oogonien bei *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret. Arch. Microbiol. 36: 373-386.
- Kreger-van Rij, N. J. W. 1973. Endomycetales, basidiomycetous yeasts and related fungi. Pages 11-32, in G. C. Ainsworth, F. K. Sparrow, and A. S. Sussman, eds. The fungi: an advanced treatise. Vol. 4A. Academic Press, New York.
- Kulik, M. M. 1968. A compilation of descriptions of new *Penicillium* species. Agric. Handb. agric. Res. Serv., U.S.D.A. No. 351, U. S. Govt. Print. Off., Washington. 80 pp.
- Kwon-Chung, K. J. 1976. Morphogenesis of *Filobasidiella neoformans*, the sexual state of *Gyptococcus neoformans*. Mycologia 68: 821-833.
- Lam, T. J. 1972. Prolactin and hydromineral regulation in fishes. Gen. comp. Endocr. Suppl. 3: 328-338.
- Landolt, M. L. 1975. Visceral granuloma and nephrocalcinosis of trout. Pages 793-801, in W. E. Ribelin and G. Migaki, eds., The pathology of fishes. University of Wisconsin Press, Madison.
- Laveran, A., and A. Pettit. 1910. Sur un épi-zootie des truites. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 151: 421-423.
- Lee, P. C., Jr. 1962. Some effects of pH, temperature and light on the production of zoosporangia in *Saprolegnia parasitica* Coker. M. A. Thesis, University of Richmond, Virginia. 36 pp.
- Lee, P. C., Jr., and W. W. Scott. 1967. Effects of light and temperature on the formation of sexual structures in the family Saprolegniaceae. Res. Div., Virginia Polytech. Inst., Bull. 2, Biol. Dept., 35 pp.
- Léger, I. 1924. Sur un organisme du type Ichthyophone parasite du tube digestif de la Lote d'eau douce. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 197: 785-787.
- Léger, L. 1927. Sur la nature et l'évolution des „sphérules" décrites chez les Ichthyophones, Phycomycètes parasites de la Truite. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 184: 1268-1271.
- Léger, L., and E. Hesse. 1923. Sur un champignon du type *Ichthyophonus* parasite de l'intestin de la Truite. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 176: 420-422.
- Lennon, R. E. 1954. Feeding mechanism of the sea lamprey and its effect on host fishes. Fish. Bull. Fish Wildl. Serv. U. S. 56: 247-293.
- Lopukhina, A. M. 1959. Zabolevaniya sigovykh i amurskikh ryb pri ikh sovmeestnon vyrashchivanii v prudovykh khozaystvakh USSR. Trudy Soveshch., Ikhtiol. Kom. Akad. Nauk. SSSR, No. 9: 110-113.
- Lucky, Z. 1970. The occurrence of branchiomycosis in the *Silurus glanis*. Acta vet. Brno 39: 187-192.
- Machado-Cruz, J. A. 1961. Nouveau hôte d'*Ichthyosporidium* (*Cadus morhua* L.). Bolm Soc. port. Ciênc. nat., 2 sér., 8: 212-215.
- Maurizio, A. 1895. Die Pilzkrankheit der Fische und der Fischeier. Z. Fisch. 4: 76-89. (Reprinted in Mitt dt. FischVer 3: 1-14.)
- Maurizio, A. 1896. Studien über Saprolegnien, Flora 82: 14-31.
- Maurizio, A. 1897a. Die Pilztkukheit der Fische und der Fischeier. Zentbl. Bakt. ParasitKde. 22: 408-410.
- Maurizio, A. 1897b. Les maladies causées aux poissons et aux oeufs de poissons par les champignons. Rev. mycologique 19: 77-85.
- Maurizio, A. 1899. Beitrage zur Biologie der Saprolegnien. Mitt. dt. Fisch Ver. 7: 1-66.
- Mazilkin, I. A. 1957. Biologicheskii metod borby a saprolegniei. Proc. Conference on Fisheries, Moscow, 1954: 81-87.
- McGinnis, M. R. 1977. *Exophiala spinifera*, a new combination for *Phialophora spinifera*. Mycotaxon 5: 337-340.
- McGinnis, M. R., and L. Ajello. 1974a. A new species of *Exophiala* isolated from channel catfish. Mycologia 66: 518-520.
- McGinnis, M. R., and L. Ajello. 1974b. *Scolecobasidium tshawytshchae*. Trans. Br. mycol. Soc. 63: 202-203.
- McGinnis, M. R., and L. Ajello. 1975. *Scolecobasidium macrosporum* as a synonym of *Scolecobasidium tshawytshchae*. Mycotaxon 2: 132-134.
- McGinnis, M. R., and A. A. Padhye. 1977. *Exophiala jeanselmei*, a new combination for *Phialophora jeanselmei*. Mycotaxon 5: 341-352.

- McKay, D. L. 1967. *Saprolegnia diclina* Humphrey as a parasite of the salmonid, *Oncorhynchus kisutch*. M. Sc. Thesis, University of British Columbia, Vancouver. 63 pp.
- McLeay, D. J. 1975. Variations in the pituitary-internal axis and the abundance of circulating blood-cell types in juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during stream residence. *Can. J. Zool.* 53: 1882-1891.
- McVicar, A. H., and K. MacKenzie. 1972. A fungus disease of fish. *Scott. Fish. Bull.* 37: 27-28.
- Meier, A. H. 1972. Temporal synergism of prolactin and adrenal steroids. *Gen. comp. Endocr. Suppl.* 3: 499-508.
- Meier, W., K. Klinger, and R. Müller. 1977. Ulzerative Dermalnekrose (NDN) der Bachforelle (*Salmo trutta fario*) in der Schweiz. Teil II: Prädisponierende und infektionsbegünstigende Faktoren. *Schweizer Arch. Tierheilk.* 119: 277-291.
- Meier, W., K. Klinger, R. Müller, and H. Luginbühl. 1977. Ulzerative Dermalnekrose (UDN) der Bachforelle (*Salmo trutta fario*) in der Schweiz. Teil I: Makroskopische und mikroskopische Befunde. *Schweizer Arch. Tierheilk.* 119: 235-245.
- Meuron, P.-A. de, and H. Burgisser. 1973. A propos du diagnostic des maladies chez les poissons. *Schweizer Arch. Tierheilk.* 115: 184-189.
- Meyer, F. P., and J. A. Robinson. 1973. Branchiomycosis: a new fungal disease of North American fishes. *Progve Fish Cult.* 35: 74-77.
- Miyazaki, T., and S. Egusa. 1972. Studies on mycotic granulomatosis in freshwater fishes—I. The goldfish. *Fish Pathol.* 7: 15-25 (in Japanese).
- Miyazaki, T., and S. Egusa. 1973a. Studies on mycotic granulomatosis in freshwater fishes—II. Ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Fish Pathol.* 7: 125-133. (in Japanese).
- Miyazaki, T., and S. Egusa. 1973b. Studies on mycotic granulomatosis in freshwater fishes—III. Blue gill. *Fish Pathol.* 8: 41-43. (in Japanese).
- Miyazaki, T., and S. Egusa. 1973c. Studies on mycotic granulomatosis in freshwater fishes—IV. Wild fishes. *Fish Pathol.* 8: 44-47. (in Japanese).
- Miyazaki, T., S. Kubota, and F. Tashiro. 1977. Studies on visceral mycosis of salmonid fry—I. Histopathology. *Fish Pathol.* 11: 183-186.
- Möller, H. 1974. *Ichthyosporidium hoferi* (Plehn et Mulsow) (Fungi) as parasite in the Baltic cod (*Cadus morhua* L.). *Kieler Meeresforsch.* 30: 37-41.
- Monsma, E. Y. 1937. A study of the water molds of the Lydell State Fish Hatchery at Comstock Park, Michigan. *Pap. Michigan Acad. Sci.* 22: 165-182.
- Montpellier, J., and R. Dieuzeide. 1933. Pseudo-tumeur mycélienne chez un poisson (*Cyprinodon fasciatus* Val.). *Bull. Trav. Stn. Agric. Pêche Castiglione* (1932) 1: 551-557.
- Munro, A. L. S. 1970. Ulcerative dermal necrosis, a disease of migratory salmonid fishes in the rivers of the British Isles. *Biol. Conserv.* 2: 129-132.
- Murphy, T. 1973. Ulcerative dermal necrosis (UDN) of salmonids—a review. *Ir. vet. J.* 27: 85-90.
- Neish, G. A. 1975a. Observations on the growth and morphology of Emerson's *Saprolegnia* sp. 47-15a. *Can. J. Bot.* 53: 1423-1427.
- Neish, G. A. 1975b. Carbenicillin as an aid in obtaining bacteria-free cultures of *A. saprolegnia* species. *Mycologia* 67: 1192-1197.
- Neish, G. A. 1976. Observations on the pathology of saprolegniasis of Pacific salmon and on the identity of the fungi associated with this disease. Ph. D. Thesis, University of British Columbia, Vancouver. 213 pp.
- Neish, G. A. 1977. Observations on saprolegniasis of adult sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). *J. Fish Biol.* 10: 513-522.
- Neish, G. A., and B. R. Green. 1976. Nuclear and satellite DNA base composition and the taxonomy of *Saprolegnia* (Oomycetes). *J. gen. Microbiol.* 96: 215-219.
- Nelson, N. C. 1974. A review of the literature on the use of malachite green in fisheries. *Fish Wildl. Serv. U.S., Div. Popul. Reg. Res., Rep. No. FWS-LR-74-11.* 79 pp. (Available from U.S. Dept. Commerce, NTIS, Springfield, Va. 22151). 79 pp.
- Neresheimer, E., and C. Clodi. 1914. *Inchyophonus hoferi* Plehn u. Mulsow, der Erreger der Taumelkrankheit der Salmoniden. *Arch. Protistenk.* 34: 217-248.
- Nickerson, M. A., and J. A. Hutchison. 1971. The distribution of the fungus *Basidiobolus ranarum* Eidam in fish, amphibians and reptiles. *Am Midl. Nat.* 86: 500-502.
- Nigrelli, R. F. 1946. Studies on the marine resources of southern New England. V. Parasites and diseases of the oceanpout, *Macrozoarces americanus*. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 9: 187-221.
- Nolard-Tintigner, N. 1970. Deux épidémies de saprolegniose des poissons par *Saprolegnia ferax* (Gruith.) et par *Saprolegnia diclina* (Humphrey). *Annls Parasit. hum. comp.* 45: 761-770.

- Nolard-Tintigner, N. 1971. Cause de la mort dans la saprolégniose expérimentale du poisson. Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci. 57: 185-191.
- Nolard-Tintigner, N. 1973. Etude expérimentale sur l'épidémiologie et la pathogénicité de la saprolégniose chez *Lebistes reticulatus* Peters et *Xiphophorus helleri* Heckel. Acta zool. path. Antverp. 57: 1-127.
- Nolard-Tintigner, N. 1974. Contribution à l'étude de la Saprolégniose des poissons en région tropicale. Acad. r. Sci. outre-mer, Cl. Sci. nat. méd. (N.S.) 19: 1-58.
- O'Bier, A. H., Jr. 1960. A study of the aquatic Phycomycetes associated with diseased fish and fish eggs. Ph. D. Thesis, Virginia Polytechnic Institute, Blacksburg. 77 pp.
- O'Brien, D. J. 1974. Use of lesion filtrates for transmission of UDN (ulcerative dermal necrosis) in salmonids. J. Fish Biol. 6: 507-511.
- Olivereau, M. 1962. Modifications de l'inter-rénal du smolt (*Salmo salar* L.) au cours du passage d'eau douce en eau de mer. Gen. comp. Endocr. 2: 565-573.
- Oseid, D. M. 1977. Control of fungus growth on fish eggs by *Asellus militaris* and *Gammarus pseudolimnaeus*. Trans. Am. Fish. Soc. 106: 192-195.
- Otte, E. 1964. Eine Mykose bei einem Stachelrochen (*Trigon pastinacae* L.). Wien, tierärztl. Mschr. 51: 171-175.
- Pauley, G. B. 1967. Prespawning adult salmon mortality associated with a fungus of the genus *Dermocystidium*. J. Fish. Res. Bd Can. 24: 843-848.
- Peduzzi, R. 1973. Diffusa infezione branchiale da funghi attribuiti a genere *Branchiomyces* Plehn (Phycomycetes Saprolegniales) a carico dell'ittiofauna di laghi situati a nord e a sud delle Alpi. II. Esigenze culturali, trasmissione sperimentale ed affinità tassonomiche del micete. Mem. Ist. ital. Idrobiol. 30: 81-96.
- Peduzzi, R., and S. Bizzozero. 1977. Immunological investigation of four *Saprolegnia* species with parasitic activity in fish: serological and kinetic characterization of a chymotrypsin-like activity. Microb. Ecol. 3: 107-118.
- Peduzzi, R., N. Nolard-Tintigner, and S. Bizzozero. 1976. Recherches sur la saprolégniose. II. Etude du processus de pénétration, mise en évidence d'une enzyme protéolytique et aspect histopathologique. Riv. ital. Piscic. Ittiop. 11: 109-117.
- Perkins, F. O. 1974. Phylogenetic considerations of the problematic traustochytraceous-labyrinthulid-*Dermocystidium* complex based on observations of fine structure. Veröff Inst. Meeresforsch. Bremerh., Suppl. 5: 45-63.
- Perkins, F. O. 1976a. Zoospores of the oyster pathogen, *Dermocystidium marinum*. 1. Fine structure of the conoid and other sporozoan-like organelles. J. Parasit. 62: 959-974.
- Perkins, F. O. 1976b. Fine structure of lower marine and estuarine fungi. Pages 279-312, in E. B. Gareth Jones, ed., Recent advances in aquatic mycology. Paul Elek (Scientific Books) Ltd., London.
- Pettit, A. 1911. A propos du microorganisme producteur de la Taumelkrankheit; *Ichthyosporidium* ou *Ichthyophonus*. C.r. Séanc. Soc. Biol., Paris 70: 1045-1047.
- Pettit, A. 1913. Observations sur *Ichthyosporidium* et sur la maladie qu'il provoque chez la truite. Anns Inst. Pasteur, Paris 27: 986-1008.
- Pickering, A. D., and L. G. Willoughby. 1977. Epidermal lesions and fungal infection on the perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere. J. Fish Biol. 11: 349-354.
- Pierotti, P. 1971. Su di un particolare episodio di micosi in *Tinca tinca*. Atti Soc. ital. Sci. vet. 25: 261-363.
- Plehn, M. 1912. Eine neue Karpfenkrankheit und ihr Erreger: *Branchiomyces sanguinis*. Zentbl. Bakt. ParasitKde., Abt. 1, Orig. Bd., 62: 129-134.
- Plehn, M. 1916. Pathogene Schimmelpilze in der Fischiere. Z. Fisch. 18: 51-54.
- Plehn, M. 1924. Praktikum der Fischkrankheiten. E. Schweizerbart'sche Verlags Stuttgart. 179 pp.
- Plehn, M., and K. Mulsow. 1911. Der Erreger "Taumelkrankheit" der Salmoniden. Zentbl. Bakt. ParasitKde., Abt. 1, 58: 63-68.
- Powles, P. M., D. G. Garnett, G. D. Rughieri, and R. F. Nigrelli. 1968. *Ichthyophonus* infection in yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*) off Nova Scotia. J. Fish. Res. Bd Can. 25: 597-598.
- Poyton, R. O. 1970. The characterization of *Hyalochlorella marina* gen. et sp. nov. a new colorless counterpart of *Chlorella*. J. gen. Microbiol. 62: 171-188.
- Priebe, K. 1973. Nekrosebezirk in der Körpermuskulatur eine Köhlers (*Pollachius virens*) mit Befall von *Ichthyosporidium hoferi*. Dt. tierärztl. Wschr. 80: 197-220.
- Pyefinch, K. A., and K. G. R. Elson. 1967. Salmon disease in Irish rivers. Scott. Fish. Bull. 26: 1-4.
- Raciborski, M. 1886. Roslinne pasorzyty karpi. (Vegetative parasites of carp). Rozpr. Akad. Umiej., Ser. 1, 14: 149-168.

- Radulescu, J., N. Vasiliu-Suceveanu, and S. Luscan. 1957. Infestatie accidentală la coregon. *Bul. Inst. Cerc. pisc. Anul* 16(3). (not seen, cited by Bauer et al., 1973).
- Ramsbottom, J. 1916. Some notes on the history of the classification of the Phycomycetes. *Trans. Br. mycol. Soc.* 5: 324-350.
- Rehulka, J., and J. Tesarcik, 1972. Findings of branchiomycoses during diagnostical work of the group for diseases and protection of fish in the Czechoslovak Agricultural Academy, Research Institute for Pisciculture and Hydrobiology in Vodňany in the years 1961-1970. *Acta. vet. Brno* 41: 101-106.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1954. Untersuchungen über die bei Fischen durch Parasiten hervorgerufenen Zysten und deren Wirkung auf den Wirtskörper. *I.Z. Fisch (N.S.)* 3: 565-636.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1955. Pages 351-357, in *Pilze in Tumoren bei Fischen*. *Zool. Anz. Suppl., Verh. dt. zool. Ges. Tübingen* 1954. Leipzig.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1956a. Die Vermehrungsformen des zoophagen Pilzes *Ichthyosporidium hoferi* (Plehn et Mulsow) (Fungi, Phycomycetes) im Wirt. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 4: 214-219.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1956b. Augenschäden bei Meerestfischen durch den Pilz *Ichthyosporidium hoferi* (Plehn et Mulsow) und Bemerkungen zu seiner Verbreitung bei Mittelmeerfischen. *Pubbl. Stn. zoo. Napoli* 29: 22-32.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1956c. Verbreitung und Bekämpfung des Pilzes *Ichthyosporidium hoferi* (Plehn et Mulsow) (= *Ichthyophonus hoferi*). *Aquar.-u. Terrar.-Z. (DATZ)* 9: 70-72.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1956d. Über einige bisher unbekannte Hyphomyceten bei verschiedenen Süßwasser- und Meerestfischen. *Mycopathol. Mycol. appl.* 7: 333-347.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1956e. Eine Aspergillacee (Fungi, Ascomycetes, Plectascales) als Endoparasit bei Süßwasserfischen. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 4: 111-116.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1960. Die Discus-Krankheit und ihre Ursachen. *Aquar.-u. Terrar.-Z. (DATZ)* 13/ 303-305.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1973. Reichenbach-Klinke's fish pathology (with collaboration by M. Landolt). T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey. 512 pp. (Transl. of Krankheiten und Schädigungen der Fische. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 389 pp., 1966.)
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1974. Die Erscheinungsformen der UDN (Ulcerative Dermalnekrose), in *Die Furunkulose und neuere Infektionskrankheiten der Süßwasserfische*. Münchn. Beitr. Abwass.-Fisch.-Flussbiol. 25: 47-54.
- Reichenbach-Klinke, H.-H. 1975. Lesions due to drugs. Pages 647-656, in W.E. Ribelin and G. Migaki, eds., *The pathology of fishes*. University of Wisconsin Press, Madison.
- Reichenbach-Klinke, H.-H., and E. Elkan. *The principal diseases of lower vertebrates*. Academic Press, New York, 600 pp.
- Reichle, G. 1973. Beobachtungen zur Kiemenfäule beim Karpfen. *Öst. Fisch.* 26: 58, 59.
- Richards, R.H., and A. D. Pickering. 1978. Frequency and distribution patterns of *Saprolegnia* infection in wild and hatchery-reared brown trout *Salmo trutta* L. and char *Salvelinus alpinus* (L.). *J. Fish Dis.* 1: 69-82.
- Richards, R. H., A. Holliman, and S. Helgason. 1978. Naturally occurring *Exophiala salmonis* infection in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J. Fish Dis.* 1: 357-369.
- Roberts, R.E. 1963. A study of the distribution of certain numbers of the Saprolegniaceae. *Trans. Br. mycol. Soc.* 46: 213-224.
- Roberts, R.J. 1972. Ulcerative dermal necrosis (UDN) of salmon (*Salmo salar* L.). *Symp. zool. Soc. Lond.* 30: 53-81.
- Roberts, R. J., and C.J. Shepherd. 1974. *Handbook of trout and salmon diseases*. Fishing News (Books) Ltd., Surrey, England. 168 pp.
- Roberts, R.J., W.M. Shearer, A.L.S. Munro, and K.G.R. Elson. 1969. The pathology of ulcerative dermal necrosis of Scottish salmon. *J. Path.* 97: 563-565.
- Roberts, R.J., H.J. Ball, A.L.S. Munro, and W.M. Shearer. 1971. Studies on ulcerative dermal necrosis of salmonids III. The healing process in fish maintained under experimental conditions. *J. Fish Biol.* 3: 221-224.
- Roberts, R.J., A. McQueen, W.M. Shearer, and H. Young. 1973. The histopathology of salmon tagging III. Secondary infections associated with tagging. *J. Fish Biol.* 5: 621-623.
- Roberts, R.J., W.M. Shearer, A.L.S. Munro, and K.G.R. Elson. 1970. Studies on ulcerative dermal necrosis of salmonids II. The sequential pathology of the lesions. *J. Fish Biol.* 2: 373-378.
- Robertson, M. 1908. Notes upon a Haplosporidian belonging to the genus *Ichthyosporidium*

- poridium*. Proc. R. Phys. Soc. Edinb. (1906-1909) 17: 175-187.
- Robertson, M. 1909. Notes on an Ichthyosporidian causing a fatal disease in sea-trout. Proc. zool. Soc. Lond., 1909: 399-402.
- Robertson, O.H., S. Hane, B.C. Wexler, and A. P. Rinfret. 1963. The effect of hydrocortisone on immature rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Gen. comp. Endocr. 3: 422-436.
- Robin, C. 1953. Histoire naturelle des végétaux parasites qui croissent sur l'homme et sur les animaux vivants. J.-B. Baillière, Paris, 702 pp.
- Roddie, J.C., and W.F.M. Wallace. 1975. The physiology of disease. Lloyd-Luke (Medical Books) Ltd., London, 588 pp.
- Ross, A.J., and T.J. Parisot. 1958. Record of the fungus *Ichthyosporidium* Caullery and Mesnil, 1905, in Idaho. J. Parasit. 44: 453-454.
- Ross, A.J., and W.T. Yasutake. 1973. *Scoleobasidium humicola*, a fungal pathogen of fish. J. Fisch. Res. Bd Can. 30: 994-995.
- Ross, A.J., W.T. Yasutake, and S. Leek. 1975. *Phoma herbarum*, a fungal plant saprophyte as a fish pathogen. J. Fish. Res. Bd Can. 32: 1648-1652.
- Roth, R.R. 1972. Some factors contributing to the development of fungus infections in freshwater fish. J. Wildl. Dis. 8: 24-28.
- Roy, R.Y., R.S. Dwivedi, and R.R. Mishra. 1962. Two new species of *Scoleobasidium* from soil. Lloydia 25: 164-166.
- Rucker, R.R. 1944. A study of *Saprolegnia* infections among fish. Ph.D. Thesis, University of Washington, Seattle, 92 pp.
- Rucker, R.R. 1963. Formalin in the hatchery. Progve Fish Cult. 25: 203-207.
- Rucker, R.R., and P.V. Gustafson. An epizootik among rainbow trout. Progve Fish Cult. 15: 179-181.
- Ruggieri, G.D., R.F. Nigrelli, P.M. Powles, and D.G. Garnett. 1970. Epizootics in yellowtail flounder, *Limanda ferruginea* Storer, in the western North Atlantic caused by *Ichthyophonus*, an ubiquitous parasitic fungus. Zoologica, N.Y. 55: 57-62.
- Rushton, W. 1925. Biological notes. Fungus and fish. Salm. Trout Mag. No. 40: 223-258.
- Rutherford, J. 1881. Observations on the salmon disease. Trans J. Proc. Dumfries. Galloway nat. Hist. Antiq. Soc. 1881: 72-76.
- Ryder, J.A. 1881. On the retardation of the development of the ova of the shad (*Alosa sapidissima*), with observations on the egg-fungus and bacteria. Bull. U.S. Fish Comm. 1: 177-180.
- Ryder, J.A. 1883. Experiments with carbolic acid to kill the fungus on large fishes. Bull. U.S. Fish Comm. 2(1882): 190-191.
- Salvin, S.B. 1941. Comparative studies on the primary and secondary zoospores of the Saprolegniaceae. I. Influence of temperature. Mycologia 33: 592-600.
- Sandholzer, L.A., T. Nostrand, and L. Young. 1945. Studies of an Ichthyosporidian-like parasite of oceanpout (*Zoarces anguillar*). Spec. scient. Rep. U.S. Fish Wildl. Serv. 31: 1-12.
- Sarig, S. 1971. The prevention and treatment of diseases of warmwater fishes under subtropical conditions, with special emphasis on intensive fish farming. Book 3 in S.F. Snieszko and H.R. Axelrod, eds., Diseases of fishes. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey. 127 pp.
- Scattergood, L.W. 1948. A report on the appearance of the fungus *Ichthyosporidium hoferi* in the herring of the northwestern Atlantic. Spec. scient. Rep. U.S. Fish Wildl. Serv. 58: 1-33.
- Scerban, N.P. 1954. Nove svedenii o zabollevanii ryby brankiomikozom. Ryb. Knoz. 30: 54.
- Schäperclaus, W. 1929. Untersuchungen über die Kiemenfäule bei Fischen. I. Beiträge zur Kenntnis der Kiemenfäule des Karpfens. Z. Fisch. 27: 271-286.
- Schäpercalus, W. 1953. Fortpflanzung und Systematik von *Ichthyophonus*. Aquar.-u. Terrar.-Z. 6: 177-182.
- Schäperclaus, W. 1954. Fischkrankheiten. Akademie-Verlag, Berlin. 708 pp.
- Scheuring, L., and O. Gaschott. 1928. Neue Beobachtungen über die Kiemenfäule der Karpfen. Fischereizeitung 31: 475.
- Scheuring, L., and E. Walter. 1926. Beobachtungen über die Kiemenfäule der Karpfen. Fischereizeitung 29: 777.
- Schmit, J.A., and E.S. Beneke. 1962. Aquatic fungi from South Bass and neighboring islands in western Lake Erie. II. Additional biflagellate and uniflagellate Phycomycetes. Ohio J. Sci. 62: 11-12.
- Schnetzler, J.B. 1887. Infection d'une larve de grenouille par *Saprolegnia ferax*. Archs Sci. phys. nat., Ser. 3, 18: 492.
- Schnick, R.A. 1973. Formalin as a therapeutant in fish culture. U.S. Fish Wildl. Serv., Div. Popul. Regul. Res., Rep. No. FWS-LR-74-09. 129 pp. (Available from U.S. Dept. Commerce, NTIS Spring Field, Va. 22151).
- Schwartz, F.J. 1963. A new *Ichthyosporidium* parasite of the spot (*Leiostomus xanthurus*):

- a possible answer to the recent oyster mortalities. *Progve Fish Cult.* 25: 181-186.
- Scott, W.W. 1956. A new species of *Aphano-mycetes*, and its significance in the taxonomy of the water molds. *Va J. Sci (N.S.)*: 170-175.
- Scott W.W., and A.H. O'Bier, Jr. 1962. Aquatic fungi associated with diseased fish and fish eggs. *Progve Fish Cult.* 24: 3-15.
- Scott, W.W., and C.O. Warren. 1964. Studies of the host range and chemical control of fungi associated with diseased tropical fish. *Va agric. exp. Stn., Blacksburg, Tech. Bull.* 171. 24 pp.
- Selye, H. 1950. Stress and the general adaptation syndrome. *Br. med. J.* 1: 1383-1392.
- Seymour, R. 1970. The genus *Saprolegnia*. *Nova Hedwigia* 19: 1-124.
- Shanor, L., and H.B. Saslow. 1944. *Aphano-mycetes* as a fish parasite. *Mycologia* 36: 413-415.
- Shcherbina, A.K. 1952. *Bolezni Prudovyykh Ryb. Gosudarstvennoe Izdatel'stvo Sel'skokhozyaystvennoy Literatuy, Moskva.* 206 pp.
- Shcherbina, A.K. 1960. *Bolezni Ry i Mery Bor'by s Nimi. Izdatel'stvo Ukrainskoy Akad. Sel'skokhozyaystvennykh Nauk, Kiev,* 334 pp.
- Shereshevskaya, E.G. 1932. *Zabolevanie ryb i ryb'ey ikry saprolegniy. (Diseases of fish and fish eggs caused by Saprolegnia).* *Ryb. Khoz. Karel.* 1: 117-132.
- Sills, J.B. 1974. A review of the use of lime (Ca(OH)₂, CaO, CaCO₃) in fisheries. *U.S. Fish Wildl. Serv., Div. Popul. Reg. Res. Rep. No. FWS-LR-74-10.* 30 pp. (Available from U.S. Dept. Commerce, NTIS, Springfield, Va. 22151).
- Sindermann, C.J. 1956. Diseases of fishes of the western North Atlantic IV. Fungus disease and resultant mortalities of herring in the Gulf of Saint Lawrence in 1955. *Res. Bull. Dep. Sea Shore Fish. Me* 25: 1-23.
- Sindermann, C.J. 1958. An epizootic in Gulf of Saint Lawrence fishes. *Tans. N. Am. Wildl. Conf.* 23: 349-360.
- Sindermann, C.J. 1963. Diseases in marine populations. *Trans. N. Am. Wildl. Conf.* 28: 336-356.
- Sindermann, C.J. 1966. Diseases of marine fishes. *Adv. mar. Biol.* 4: 1-89.
- Sindermann, C.J. 1970. *Principle diseases of marine fish and shellfish.* Academic Press, New York, 369 pp.
- Sindermann, C.J., and L.W. Scattergood. 1954. Diseases of fishes of the western North Atlantic. II. *Ichthyosporidium* disease of the sea herring (*Clupea harengus*). *Res. Bull. Dep. Sea Shore Fish. Me* 19: 1-40.
- Smith, H.H. 1912. Some of the diseases affecting the Salmonidae and other fish. *Salm. Trout Mag.* 4: 41-48.
- Snieszko, S.F. 1972. Nutritional fish diseases. Pages 403-437, in J.E. Halver, ed., *Fish nutrition.* Academic Press, New York.
- Snieszko, S.F. 1974. The effects of environmental stress on outbreaks of infectious diseases of fish. *J. Fish. Biol.* 6: 197-208.
- Sparrow, F.K., Jr. 1952. Phycomycetes from the Douglas Lake region of northern Michigan. *Mycologia* 44: 759-772.
- Sparrow, F.K., Jr. 1973. Lagenidiales. Pages 159-163, in G.C. Ainsworth, F.K. Sparrow, and A.S. Sussman, eds., *The fungi: an advanced treatise.* Vol. 4B. Academic Press, New York.
- Sprague, V. 1965. *Ichthyosporidium* Caullery and Mesnil, 1905, the name of a genus of fungi or a genus of sporozoans? *Syst. Zool.* 14: 110-114.
- Sprague, V. 1966. *Ichthyosporidium* sp. Schwartz, 1963, parasite of the fish *Leiostomus xanthurus*, is a microsporidian. *J. Protozool.* 13: 356-358.
- Sproston, N.G. 1944. *Ichthyosporidium hoferi* (Plehn & Mulsow, 1911), an internal fungoid parasite of the mackerel. *J. mar. biol. Assn., U.K.* 26: 72-98.
- Srinivasan, M., and M. Thirumalachar. 1967. Studies on *Basidiobolus* species from India with discussion on some of the characters used in speciation of the genus. *Mycopath. Mycol. appl.* 33: 56-64.
- Srivastava, R.C. 1976. Studies on fungi associated with fish diseases. Ph.D. Thesis, University of Gorakhpur, India. 101 pp.
- Srivastava, R.C., and G.C. Srivastava. 1977. *Achlya caroliniana* Coker—a new record from India. *Curr. Sci.* 46: 422.
- Srivastava, G.C., and R.C. Srivastava. 1977a. Host range of *Achlya proliferata* (Ness) de Bary on certain fresh water teleosts. *Mycopathologia* 61: 61-62.
- Srivastava, G.C., and R.C. Srivastava. 1977b. *Dictyuchus anomalous* (Nagai), a new pathogen of fresh water teleosts. *Curr. Sci.* 46: 118.
- Srivastava, G.C., and R.C. Srivastava. 1977c. Host range of *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret on certain fresh water teleosts. *Curr. Sci.* 46: 87.
- Staffleu et al., ed. 1972. *International Code of Botanical Nomenclature adopted by the Eleventh International Botanical Congress, Seattle, August 1969.* *Int. Bur. Plant Taxonomy and Nomenclature, Utrecht, Reg. veg.* 82: 1-426.

- Steffens, W., U. Lieder, D. Nehring and H.W. Hattop. 1961. Möglichkeiten und Gefahren der Anwendung von Malchitgrün in der Fischerei. Z. Fisch. 10: 745-771.
- Stevens, R.B., ed. 1974. Mycology guidebook. University of Washington Press, Seattle. 703 pp.
- Stevenson, A.B. 1970. Scourge of the salmon. New Scientist. 45(689): 353, 354.
- Stirling, A.B. 1879-1880. Additional observations on fungus disease of salmon and other fish. Proc. R. Soc. Edinb. 10: 371-378.
- Stolk, A. 1958. Pathological parthenogenesis in viviparous toothcarps. Nature, Lond. 181: 1660.
- Stolk, A. 1959. Development of ovarian teratomas in viviparous toothcarps by pathological parthenogenesis. Nature, Lond. 183: 763, 764.
- Stolk, A. 1961. Pathological parthenogenesis in a viviparous toothcarp. Nature, Lond. 191: 507.
- Strickland, K.L., and J.T. Carbery. 1968. Ulcerative dermal necrosis (UDN) of salmon in Ireland. Riv. ital. Piscic. Ittiop. 3: 12-15.
- Stuart, M.R., and H.T. Fuller. 1968. Mycological aspects of diseased Atlantic salmon. Nature, Lond. 217: 90-92.
- Sutton, B.C. 1973. Coelomycetes. Pages 513-582, in G.C. Ainsworth, F.K. Sparrow, and A.S. Sussman, eds., The fungi: an advanced treatise. Vol. 4A. Academic Press, New York.
- Suzuki, S. 1960a. The seasonal variation of aquatic Phycomycetes in Lake Nakanuma. Jap. J. Ecol. 10: 215-218.
- Suzuki, S. 1960b. Seasonal variation in the amount of zoospore of aquatic Phycomycetes in Lake Shinseiko. Bot. Mag., Tokyo 73: 483-486.
- Suzuki, S., and H. Hatakeyama. 1961. Ecological studies of the aquatic fungi in Lake Yamanakako. Jap. Ecol. 11: 173-175.
- Swarzewsky, B. 1914. Über den Lebenscyclus einiger Haplosporidien. Arch. Protistenk. 33: 49-108, pls. 4-8.
- Szancizlo, P.J. 1965. A study of the effect of light and temperature on the formation of oogonia and oospheres in *Saprolegnia diclina*. J. Elisha Mitchell scient. Soc. 81: 10-15.
- Tack, E. 1960. Beiträge zur Erforschung der Forellen-Seuche. Allg. FischZtg 85: 634-635.
- Tesarčík, J., and J. Hoska. 1962. Plísnová nákaza zaber síha severního marény. Veterinárství 2: 63-64.
- Tesarčík, J., and Smisek, and K. Hluzek. 1965. Plísnová nákaza zaber síha severního marény. Veterinárství 3: 320-322.
- Tiffney, W.N. 1939a. The identity of certain species of the Saprolegniaceae parasitic to fish. J. Elisha Mitchell scient. Soc. 55: 134-151.
- Tiffney, W.N. 1939b. The host range of *Saprolegnia parasitica*. Mycologia 31: 318-321.
- Tiffney, W.N., and F.T. Wolf. 1937. *Achlya flagellata* as a fish parasite. J. Elisha Mitchell scient. Soc. 53: 298-300.
- Tománek, J. 1962. Plísnová nákaza zaber pstruhu duhových. Čslk. Ryb. 3: 36.
- Triplett, E., and J.R. Calaprice. 1974. Changes in plasma constituents during spawning migration of Pacific salmon. J. Fish. Res. Bd Can. 31: 11-14.
- Unger, F. 1844. Sur l'*Achlay prolifera*. Anns Sci, Nat., 3e sér., Bot., 2: 5-20.
- Utida, S., T. Hirano, H. Oide, M. Ando, D.W. Johnson, and H.A. Bern. 1972. Hormonal control of the intestine and urinary bladder in teleost osmoregulation. Gen. comp. Endocr. Suppl. 3: 317-327.
- Valéry-Mayet. 1885. Hatching salmon eggs at Montpellier, France, and trouble with fungus. Bull. U.S. Fish Comm. 5: 272.
- Verdun, M. 1903. Mycose rénale chez une carpe commune. C.r. Séanc. Soc. Biol. 55: 1313-1314.
- Vincent, E. 1908. Causes of disease in young salmonids. Bull. U.S. Bur. Fish. 28: 907-916 (issued August 1910).
- Vishniac, H.S., and R.F. Nigrelli. 1957. The ability of the Saprolegniaceae to parasitize platyfish. Zoologica 42: 131-134.
- Volf, F. 1933. Ein Beitrag zur Kenntnis des Kiemenpilzes-*Branchiomyces sanguinis* (Plehn). Recl. Trav. Inst. Rechs. agron. Rép. Tchéc. 114: 2-13.
- Volf, F. 1956. První záznam plísnové nákazy zaber u stík v našich vodách. Sb. čsl. Akad. zemed. Ved., Rada E. Zivocisná výroba 1: 15-20.
- Volz, P.A., and E.S. Beneke. 1972. A preliminary study of fresh water fungi from Abaco Island, the Bahamas. Mycopath. Mycol. appl. 46: 1-3.
- Wachs, B. 1973. Bei Bachforellen experimentell erzeugte Symptome der geschwürigen Hautnekrose (UDN). Z. Wass. AbwasserForsch. 6: 153-159.
- Walentowicz, A. 1885. Karpfenpest in Kaniow. Öst. Vjschr. wiss. VetKoe. 64: 193-200.
- Walker, R. 1951. Mycetoma in a landlocked salmon. Anat. Rec. 111: 531. (Abstr.).
- Waterhouse, G. M. 1973a. Peronosporales. Pages 165-183, in G.C. Ainsworth, F.K. Sparrow, and A.S. Sussman. eds.

- The Fungi: an advanced treatise. Vol. 4B. Academic Press, New York.
- Waterhouse, G.M. 1973b. Entomophthorales. Pages 219-229, in G.C. Ainsworth, F.K. Sparrow, and A.S. Sussman, eds., The fungi: an advanced treatise. Vol. 4B. Academic Press, New York.
- Webster, J. 1970. Introduction to fungi. Cambridge University Press, London. 424 pp.
- Wedemeyer, G. 1969. Stress induced ascorbic acid depletion and cortisol production in two salmonid fishes. Comp. Biochem. Physiol. 29: 1247-1251.
- Wedemeyer, G. 1970. The role of stress in disease resistance of fishes. Am. Fish. Soc., Spec. Publ. 5: 30-35.
- Wedemeyer, G.A., F.P. Meyer, and L. Smith. 1976. Environmental stress and fish diseases. Book 5 in S.F. Snieszko and H.R. Axelrod, eds., Diseases of fishes. T.F.H. Publications, Neptune City, N.J. 192 pp.
- White, D.A. 1975. Ecology of an annual *Saprolegnia* sp. (Phycomycete) outbreak in wild brown trout. Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol. 19: 2456-2460.
- Willoughby, L.G. 1968. Atlantic salmon disease fungus. Nature, Lond. 217: 872-873.
- Willoughby, L.G. 1969. Salmon disease in Windermere and the River Leven; the fungal aspect. Salm. Trout Mag. No. 186: 124-130.
- Willoughby, L.G. 1970. Mycological aspects of a disease of young perch in Windermere. J. Fish Biol. 2: 113-116.
- Willoughby, L.G. 1971. Observations on fungal parasites of Lake District salmonids. Salm. Trout Mag. No. 192: 152-158.
- Willoughby, L.G. 1972. U.D.N. of Lake District trout and char: outward signs of infection and defense barriers examined further. Salm. Trout Mag. No. 195: 149-158.
- Willoughby, L.G. 1977. An abbreviated life cycle in the salmonid fish *Saprolegnia*. Trans. Br. mycol. Soc. 69: 133-135.
- Willoughby, L.G. 1978. Saprolegniasis of salmonid fish in Windermere: a critical analysis. J. Fish Dis. 1: 51-67.
- Willoughby, L.G., and A.D. Pickering. 1977. Viable *Saprolegniaceae* spores on the epidermis of the salmonid fish *Salmo trutta* and *Salvelinus alpinus*. Trans. Br. mycol. Soc. 68: 91-95.
- Wilson, J.G.M. 1976. Immunological aspects of fungal disease in fish. Pages 573-601, in E.B. Gareth Jones, ed., Recent advances in aquatic mycology. Paul Elek (Scientific Books) Ltd., London.
- Winters, G.H. 1976. Recruitment mechanisms of southern Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). J. Fish. Res. Bd Can. 33: 1751-1763.
- Witala, B., and M. Zielonka. 1974. Zgorzel skrzel (branchiomycosis) u pstraga teozowego (*Salmo gairdneri* Rich.). Medycyna wet. 30: 603-605.
- Wolf, F.T. 1939. Sawada's discovery of *Achlay flagellata* as a parasite of fish. Mycologia 31: 236-237.
- Wolf, K. 1958. Fungus or *Saprolegnia* infestation of incubating fish eggs. Fishery Leaflet. Fish Wildl. Serv. U.S. 460: 1-4.
- Wolke, R.E. 1975. Pathology of bacterial and fungal diseases affecting fish. Pages 33-116, in W.E. Ribelin and G. Migaki, eds., The pathology of fishes. University of Wisconsin Press, Madison.
- Wood, J.W. 1974. Diseases of Pacific salmon—their prevention and treatment, 2nd ed. Dept. Fish., Hatcheries Div., State of Washington. 82 pp.
- Wood, E.M., W.T. Yasutake, and W.L. Lehman. 1955. A mycosis-like granuloma of fish. J. infect. Dis. 97: 262.
- Woodhead, A.D. 1975. Endocrine physiology of fish migration. Oceanogr. mar. Biol. A. Rev. 13: 287-382.
- Wundsch, H.H. 1929. Untersuchungen über die Kiemenfäule bei Fischen. II. Eine besondere Art der "Kiemenfäule" bei Hechten und Schleien. Z. Fisch. 27: 287-293.
- Wundsch, H.H. 1930. Untersuchungen über die Kiemenfäule bei Fischen. III. Weitere Beobachtungen an *Branchiomyces demigrans* als Erreger der Kiemenfäule beim Hecht. Z. Fisch. 28: 291-482.
- Wurbach, H. 1951. Geschlechtsumkehr bei Weibchen von *Lebistes reticulatus* Peters bei Befall mit *Ichthyophonus hoeri* Plehn-Mul-sow. Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Ogr. 145: 109-129.
- Yang, B.-Y. 1962. *Basidiobolus meristosporus* of Taiwan. Taiwania 8: 17-27.
- Young, N.A., K.J. Kwon-Chung, and J. Freeman. 1973. Subcutaneous abscess caused by *Phoma* sp. resembling *Pyrenochaeta romeror*: unique fungal infection occurring in immunosuppressed recipient of renal allograft. Am J. clin. Pathol. 59: 810-816.

- культивирование 54, цв. табл. XX
морфология цв. табл. XVIII, XIX, XXIII
опыты по инфицированию 59
противоречивые интерпретации цикла развития 45—54
таксономия и номенклатура 42—45
Ichthyosporidium (= *Ichthyophonus*) 42—43
Ictalurus melas 39
Ictalurus nebulosus 19
Ictalurus punctatus 62
 Exorhiala инфекции 67
Isoachlya 11
- L—
Lagenidiales 7, 13
Lepomis gibbosus 19, 39
Lepomis macrochirus 35
Leptolegnia 8
Leptomitales 7, 11
Leptomitus 8, 18
Leuciscus cephalus 39
Limanda ferruginea (желтохвостая лиманда) 55
 ихтиофоз 47, 57, 60
Liparis liparis 42
Loricaria parva (макрурус) 75
Lota lota 39
- M—
Macrozoarces americanus (американская бельдюга) 61
Melanogrammus aeglefinus (пикша) 55
Micropterus dolomieu 38
Micropterus salmoides 38
Mollienesia (*Poecilia*) *latipinna* 19
Morone americana 19
Myoxocephalus octodecemspinus (длиннорогий керчак) 55
- N—
Notopterus chitala 19
- O—
Ochroconis (*Scolecobasidium*) 68—72
Ochroconis humicola
 заражение кижуча 70
 заражение радужной форели 70
 морфология 69
Ochroconis tshawytshae 70—72
Oncorhynchus kisutch (кижуч) 19, 55, 62 цв. табл. I, XI
 Dermocystidium инфекции 77
 Ochroconis инфекции 69, 70
 Phoma herbarum инфекции 72—75
 сапролегниоз цв. табл. II, XIII
Oncorhynchus nerka (нерка) 55
 Dermocystidium инфекции 77, цв. табл. XXVI, XXVII
 сапролегниоз цв. табл. VI
Oncorhynchus rhodurus (лосось амаго) 62
 Candida sake инфекции 63
 сапролегниоз кишечника 17
Oncorhynchus tshawytsha (чавыча) 56, 62, цв. табл. II
 Dermocystidium инфекции 77
 Ochroconis инфекции 70, 71
 Phoma herbarum инфекции 72—75, цв. табл. XXII, XXIII, XXIV
 сапролегниоз цв. табл. II
- Oomycetes**
«болезнь лосося» 14, 15
морфологические признаки 8, 10, 11
оогамия 13
оогонии 13
ооспоры 14
первые данные как о паразитах рыб 7
роды и виды, указанные как паразиты рыб 7, 10, 11
сравнение с другими грибами 7
таксономия 7, 10
- характеристика потенциально паразитических родов 7, 8
- P—
Penicillium piscium 75, 76
Percia flavescens 19
Percia fluviatilis (окунь) 17, 18, 39
 экспериментальный ихтиофоз 59
Peronosporales 7
Phoma herbarum 73 цв. табл. XXII—XXIV
 как паразит лососевых 72, 73
 симптомы заболевания 74, цв. табл. XXII—XXIV
 экспериментальное заражение чавычи 73, 74
Platichthys flesus (камбала) 55
Pleuronectes platessa (морская камбала) 55
Poecilia reticulata 19
 экспериментальный сапролегниоз 24, 25, цв. табл. III, IV VIII—X
Pollachius virens (сайда) 55
Pomoxis nigromaculatus 19
Pseudopleuronectes americanus (зимняя камбала) 55, 62, 68
Ptychocheilus oregonensis (птихохейлус) 59
Puntius sophore (*Cyprinidae*) 19
Pythiopsis 8, 11
Pythium 8
- R—
Rutilus pigus (*Cyprinidae*) 39
Rutilus rutilus (плотва) 7
- S—
Salmo clarki 62
 Exorhiala инфекции 65—67
Salmo gairdneri (радужная форель) 19, 39, 55, 62
 гистопатологические признаки ихтиофоза 57, 58 цв. табл. XVIII—XIX
 Ochroconis инфекции 70
 Phoma herbarum инфекции 72—75
 сапролегниоз икры цв. табл. V
 сапролегниоз кишечника 17
 симптомы ихтиофоза 56
 цикл развития *Ichthyophonus* 45, 51—52, 53
Salmo salar 19, 62
 «болезнь лосося» 1877—1881 гг. 14—16
 Exorhiala инфекции 67
 UDN 20
Salmo trutta 19, 39, 55
 «болезнь лосося», роль бактерий и грибов 14—16
Salvelinus alpinus 39
Salvelinus fontinalis (палия) 15, 55
 сапролегниоз кишечника 17
 цикл развития *Ichthyophonus* 45, 51—52
Salvelinus namaycush 62
 Exorhiala инфекции 65—67
Saprolegnia
 апланетизм 11, 12
 виды, о которых указывалось как о паразитах рыб 9, 10
 жизненный цикл 12
 зооспорогенез 8, 11—13, 30
 морфология паразитических штаммов 21, 22
Saprolegnia diclina
 сапролегниоз кишечника 17, 21—23
 тип I и вызванный им сапролегниоз 21, 23
 UDN 20
Saprolegnia diclina — *Saprolegnia parasitica* 17
Saprolegnia ferax 10, 14, 15
 путали с *Achlya proliferata* 15, 16
 сапролегниоз кишечника 17
Saprolegnia parasitica 16, 17
 двусмысленный термин 17
 описание 16
 первая концепция вида 16
 современная концепция вида 16, 17
 UDN 20
Saprolegnia shikotsuensis 11, 17

- Saprolegniaceae**
генетическое родство 13
как условно-патогенные первичные паразиты 22
мейоз и половое размножение 13, 14
номенклатурный статус первых изолятов от рыб 15
развитие и выделение зооспор 8, 12, 13, 30
UDN 20
- Scardinius erythrophthalmus** 39
- Scolecobasidium** (= *Ochroconis*) 68–72
- Scomber scombrus** (обыкновенная скумбрия) 55
цикл развития *Ichthyophonus* 45, 51–53
- Semotilus atromaculatus** 19
- Silurus glanis** 39
лечение бронхиомикоза 41
- Stenotomus chrysops** 62, 68
- Symphysodon axelrodi** цв. табл. XX
- Т–**
- Taumeikranheit** 54
- Tautoglabrus adspersus** 62, 68
- Thraustotheca** 8, 10
- Tilapia sp.** (*Cichlidae*) 19
- Tinca tinca** (линь) 39, 62
бронхиомикоз 34
экспериментальный икhtiофоз 58, 59
- Tyugon** (*Dasyatis*) *pastinacea* 62, 64
- V–**
- Verticillium piscis** 62, 72
- X–**
- Xanthichthys ringens** 62, 68
- Xiphophorus helleri** 19
экспериментальный сапролегниоз 25
- Xiphophorus maculatus** 19
- Б–**
- Бактерии**
как причина UDN 20
роль в «болезни лосося» 15
«Болезнь Стаффа» 31
- Бронхиомикоз**
восприимчивые виды рыб 38, 39
первые исследования 34
профилактика и факторы окружающей среды 41, 42
симптомы 38–40
химиопрофилактика 42
- Г–**
- Гетероталлизм** 13
- З–**
- Зооспорангии** 8, 13, 30
- И–**
- Икhtiофоз**
болезнь недостаточности тиамина 43
гистология 57, цв. табл. XVIII–XIX
поражаемые органы 57, 58
профилактика и лечение 61
симптомы 56, цв. табл. XVII–XIX
- М–**
- Малахитовый зеленый**
в качестве средства лечения сапролегниоза и бронхиомикоза 33, 41, цв. табл. XII
- Метиленовый голубой**
в качестве средства лечения бронхиомикоза 41
- Метаболизм аскорбиновой кислоты** у рыб 27
- Микроспоридии** 61
- Н–**
- Натрий хлористый**
борьба с бронхиомикозом 41
лечение сапролегниоза 34
- Негашеная известь (CaO)** и бронхиомикоз 41, 42
- Недостаточность тиамина** и икhtiофоз 56
- О–**
- Окраска гистологических срезов**
реакция Шиффа с периодной кислотой и дополнительным окрашиванием световым зеленым 31
уротропин-нитратом серебра методом Грокотта 31
- П–**
- Полипланетизм** 13
- С–**
- Сапролегниоз**
влияние температуры 30
в связи с ранами и повреждениями 25
выделение и культивирование паразитов 28, 29
гипотеза об ослаблении хозяина 21, 23
гипотеза патогенного штамма 20–23
гипотеза стресса 26–28
исторический обзор 14–20
макроскопические изменения 29–30, цв. табл. I, III, IV, V
места повреждений 23–25
метаболизм аскорбиновой кислоты у хозяина 27
отсутствие воспалительной реакции хозяина 32
отсутствие специфичности в поражении тканей хозяина 32
первое исследование тихоокеанского лосося 17
первые данные 14
природа и причины 20–28
производство слизи 25
протоолитические ферменты 23
профилактика и лечение 33, 34, цв. табл. XII
рыбная икра 31, цв. табл. V
симптомы 29, 30
уровни кортикостероидов плазмы 27, 28
«хватание за хвост» 31
экспериментально инфицированные рыбы 19
эксперименты по инфицированию 24, 25
- Сернокислая медь**
как альгицид в рыбоводных прудах 41–42
лечение бронхиомикоза 41
- Стресс**
недостаточность протейна 26–28
патогенность грибов, уровни кортикостероидов 26
- Стрессовые факторы** 26
- Ф–**
- Фиксатор Буэна** 31
- Формалин**
в качестве фиксатора 31
лечение сапролегниоза 33
- Ц–**
- Ценоцитический таллом** 7
- Я–**
- Язвенный дермальный некроз (UDN)** 14, 20, 31
роль вируса 20
– *Saprolegnia* 20
эпизоотия лосося 18–20



Табл. I. Сaproлегниоз у кижуча (*Oncorhynchus kisutch*). Первоначальным местом заражения является травма на дорсальной поверхности головы

Табл. II. Погибающая чавыча (*Oncorhynchus tshawytscha*) с тяжелой формой сапролегниоза





Табл. III. Серебряный карась (*Carassius auratus*), пораженный *Saprolegnia* в области хвостового стебля

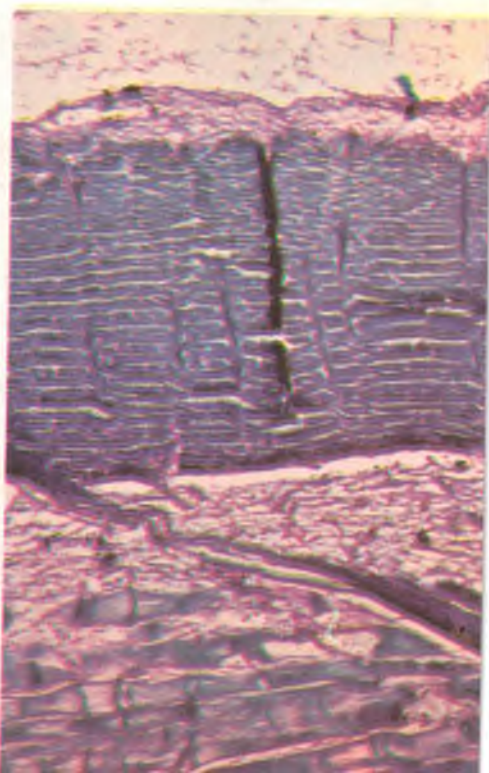
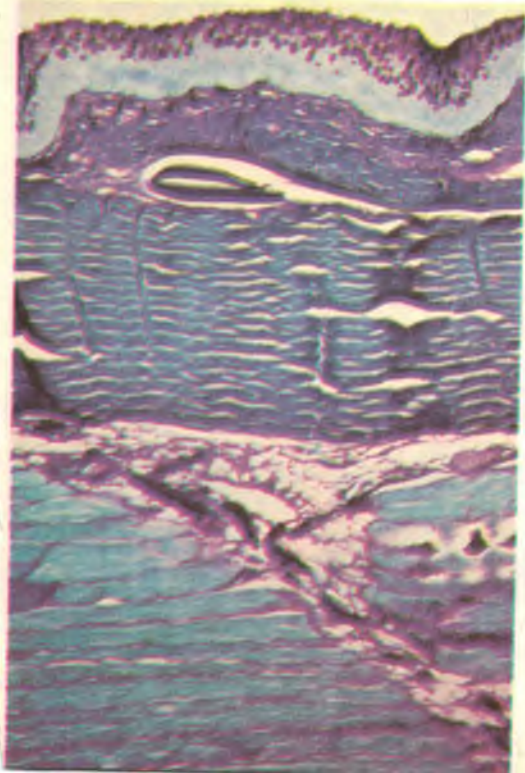
Табл. IV. Хвостовой стебель гуппи (*Poecilia reticulata*) спустя 24 ч после того, как он был поранен и заражен изолятом *Saprolegnia*. (Воспроизведено с любезного разрешения Нолард-Тинтигнер и *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia*).





Табл V. Сапролегниоз икры радужной форели (*Salmo gairdneri*). (Воспроизведено с любезного разрешения Рейхенбаха-Клинке)

Табл. VI. Сравнение незараженной (а) и зараженной (б) кожи и мышечной ткани нерки (*Oncorhynchus nerka*). Обратите внимание на слущивание эпидермиса и чешуи и проникновение гиф через stratum compactum дермы в гиподерму и мышцы. ШИК – световой зеленый. х 70



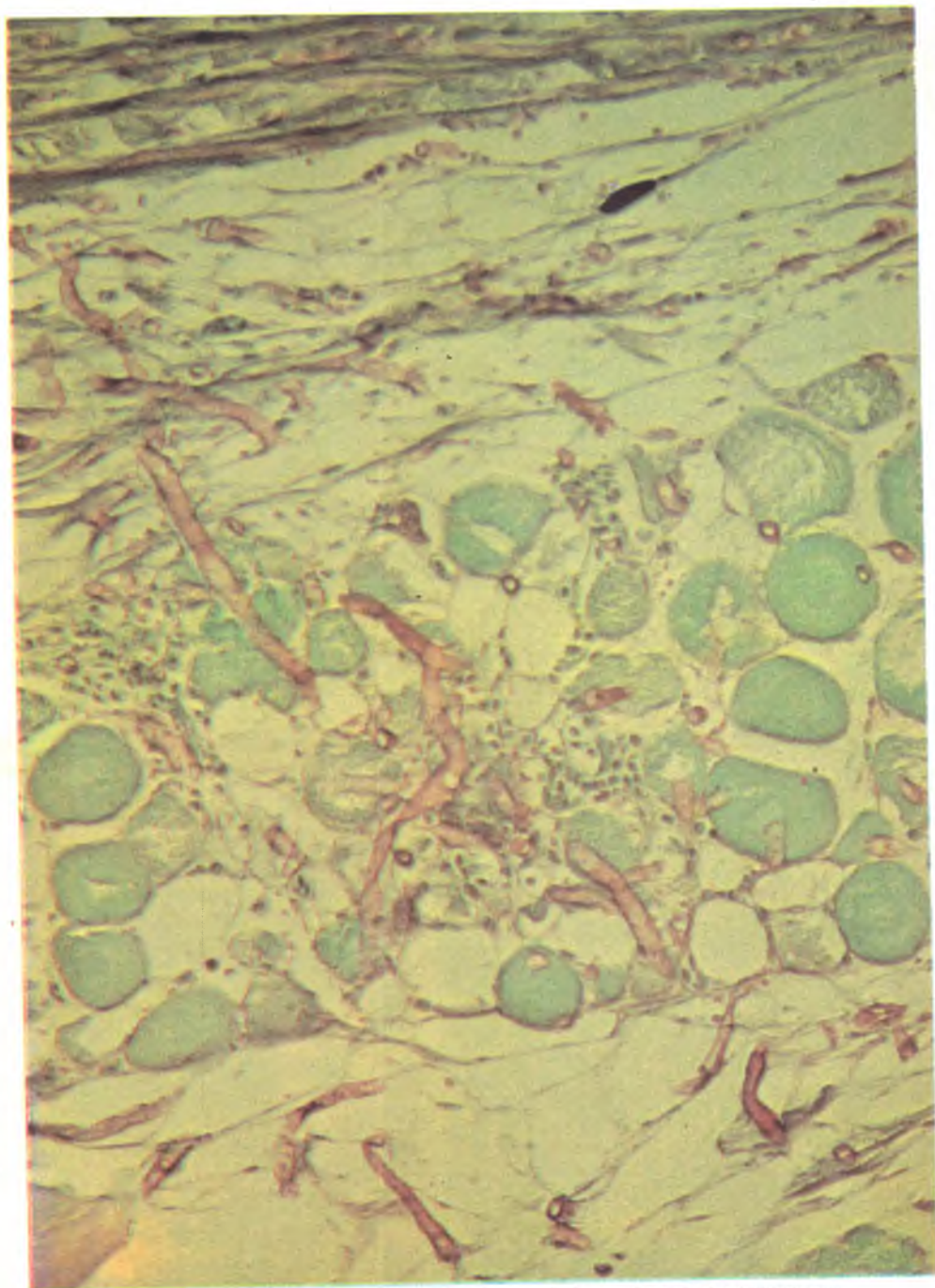


Табл. VII. Зараженная ткань нерки (*Oncohydunchus nerka*) при большом увеличении; видны гифы сапролегний (розово-красные нити) в гиподерме и мышцах. ШИК – световой зеленый. x 260

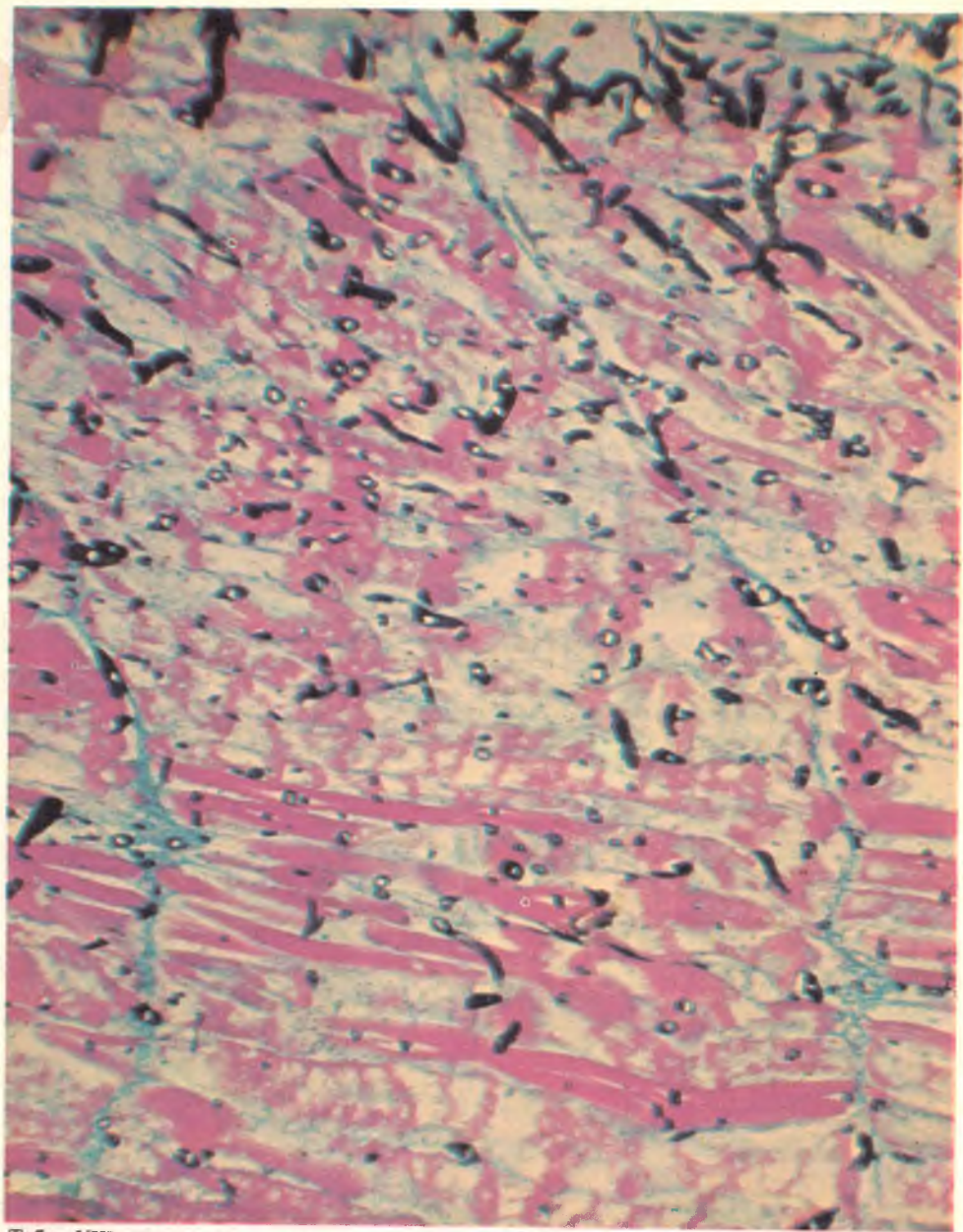


Табл. VIII. Мышечная ткань гуппи (*Roesilia reticulata*), экспериментально зараженной *Achlva* sp. Ткань окрашена по методу Гомори-Грокотта уротропин-серебром, при котором гифы окрашиваются в коричневатый-черный цвет. Обратите внимание на сходство данного материала с материалом табл. VI, б и VII, особенно на некроз мышечной ткани и явное отсутствие воспалительной реакции в них. (Воспроизведено с любезного разрешения Нолард-Тинтигнер).

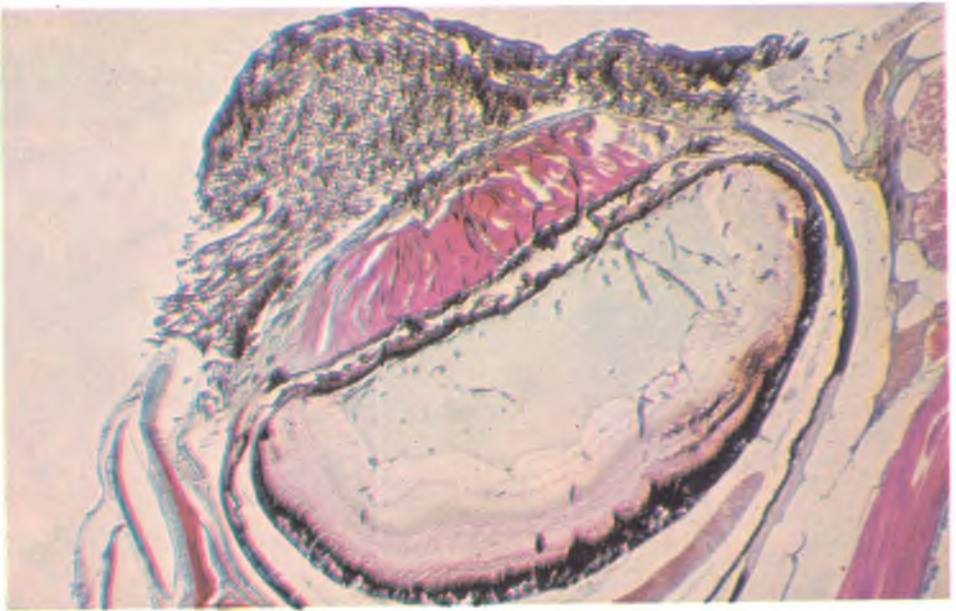
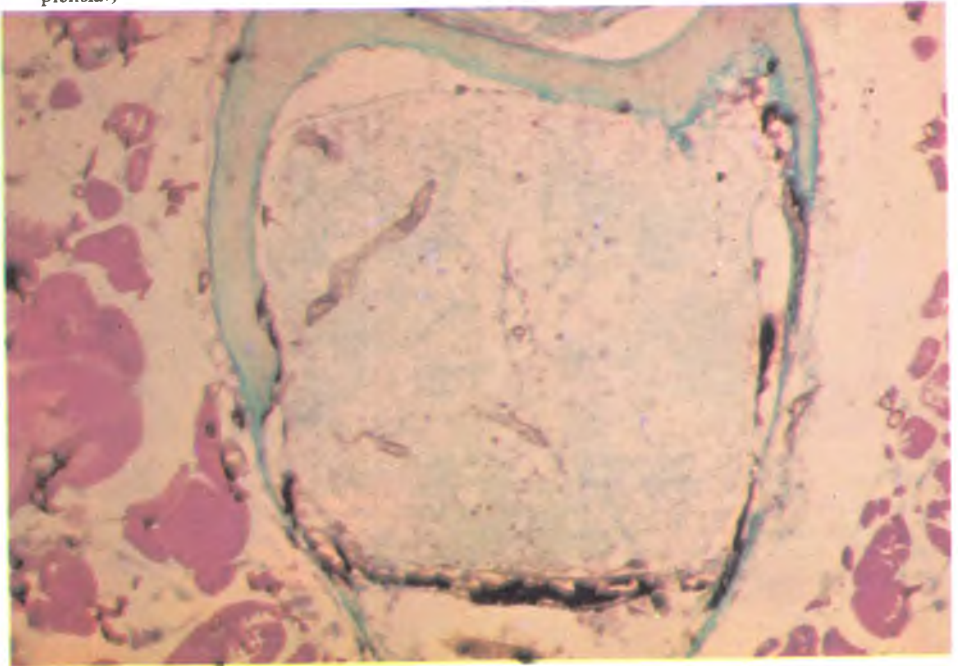


Табл. IX. Глаз гуппи (*Poesilia reticulata*), зараженного *Achlya klebsiana*. Окраска по методу Гомори-Грокетта. (Воспроизведено с любезного разрешения Нолард-Тинтигнер.)

Табл. X. Спинальный мозг меченосца (*Xiphophorus helleri*), экспериментально зараженного изолятом *Saprolegnia*. Окраска по методу Гомори-Грокетта. (Воспроизведено с любезного разрешения Нолард-Тинтигнер и *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia*.)



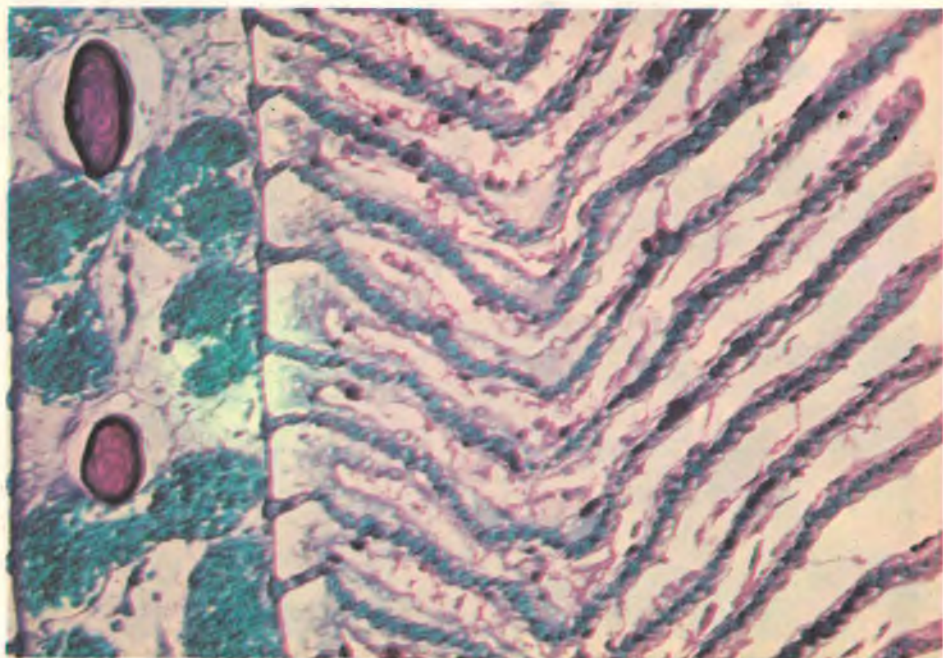


Табл. XI. Сравнение незараженных (а) и зараженных (б) жаберных пластинок от половозрелого самца кижуча (*Oncorhynchus kisutch*). Два пурпурно-красных участка слева на табл. XI, а представляют собой хрящ жаберного лепестка, а зеленовато-голубые участки – скопление эритроцитов. Справа и в центре табл. XI, б в розовый цвет окрашены гифы сапролепний. ШИК – световой зеленый; х 73

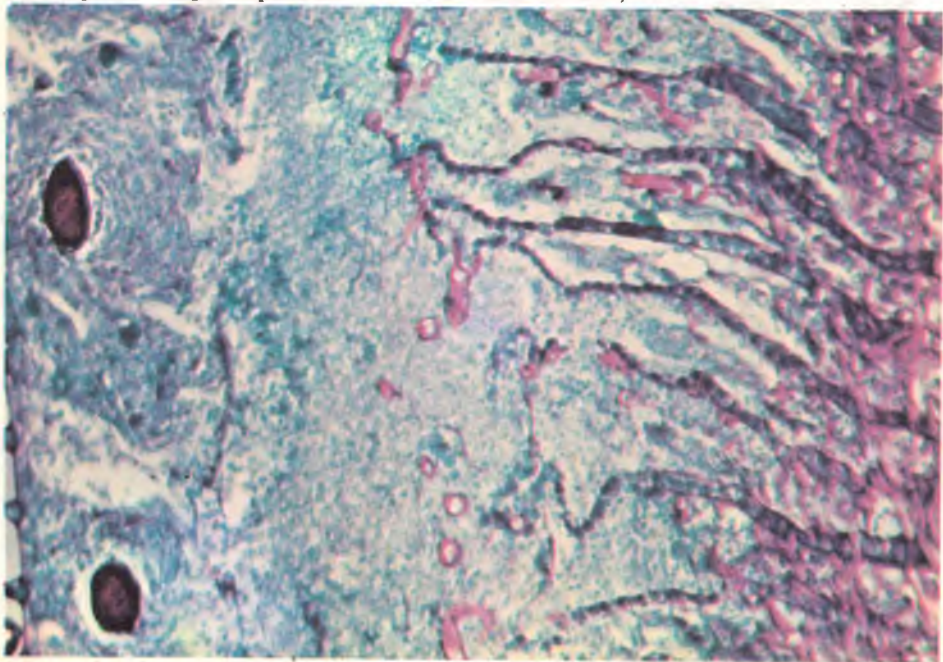




Табл. XII. Местная аппликация малахитового зеленого тихоокеанскому лососю, пораженному сапролегниозом, в рыбопитомнике

Табл. XIII. Карп (*Cyprinus carpio*) с удаленной жаберной крышкой для демонстрации макроскопической картины бранхиомикоза. (Воспроизведено с любезного разрешения Рейхенбаха-Клинке.)



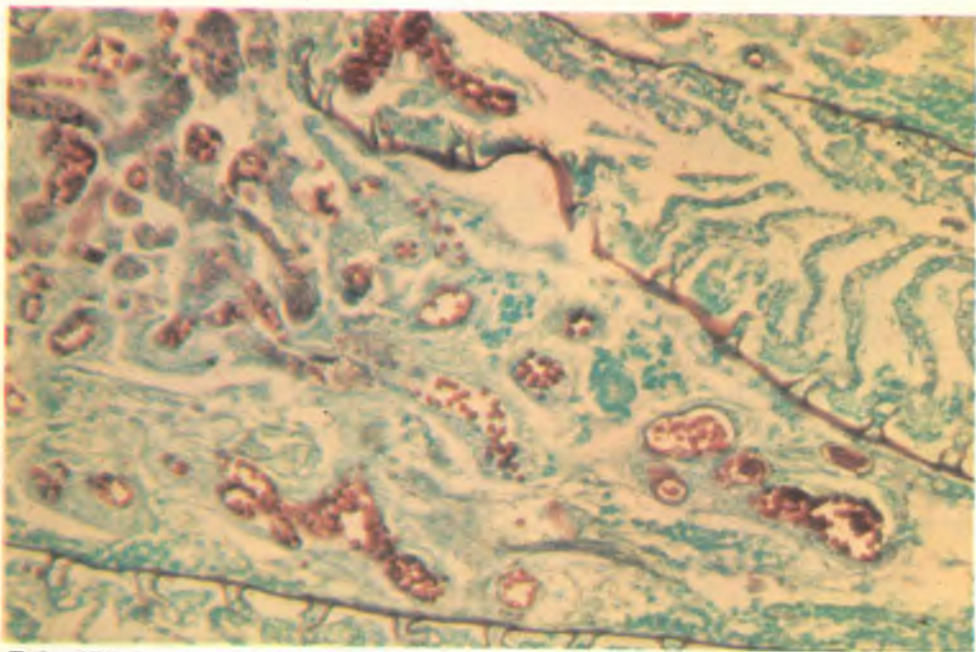
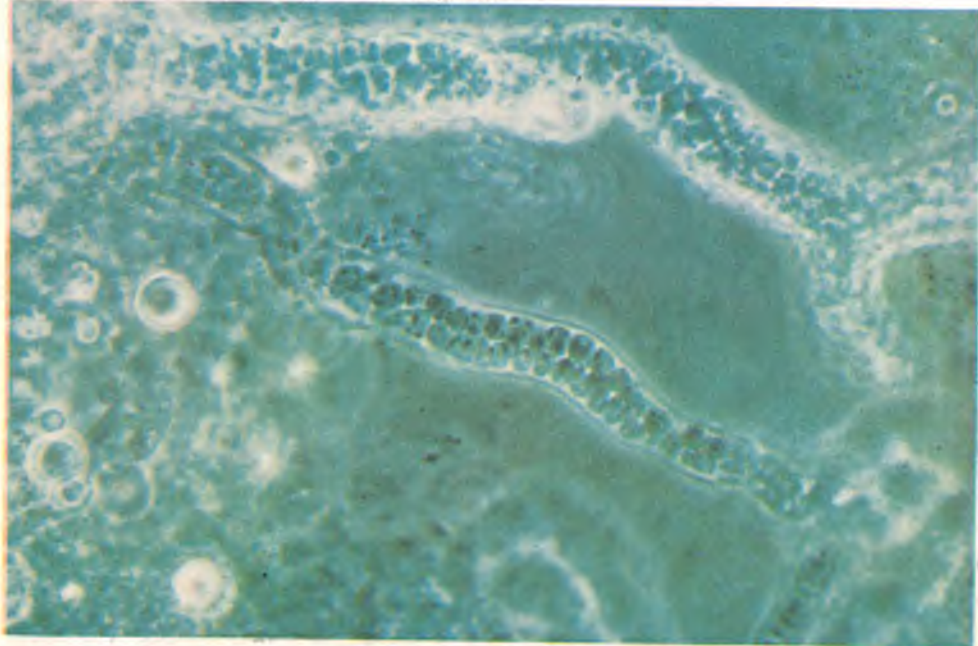


Табл. XIV. *Branchiomycetes* sp. на жабрах карпа (*Cyprinus carpio*). (Воспроизведено с любезного разрешения Робертса.)

Табл. XV. *Branchiomycetes* sp. из жабр уклейки (*Alburnus alburnus alborella*) из озера Магиор, Италия. Раздавленный препарат в поливиниллактофеноле голубом. (Воспроизведено с любезного разрешения Педуцци.)



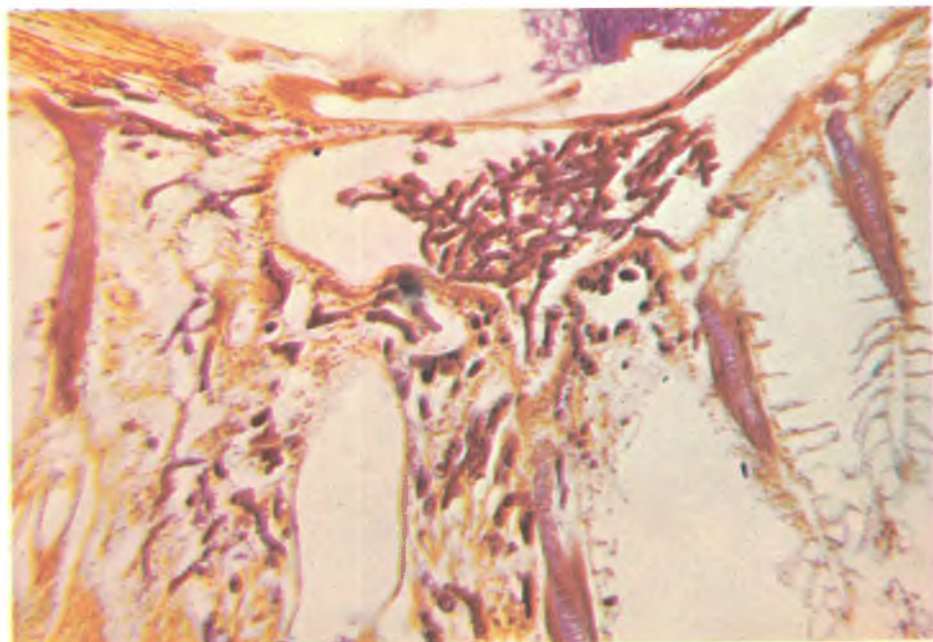


Табл. XVI. Гифы *Branchiomyces* sp. в жабрах уклейки (*Alburnus alburnus alborella*) из озера Магиор, Италия. Окраска по Гридди. $\times 45$. (Воспроизведено с любезного разрешения Гиуссани, Борони и Гримальди и *Memorie dell' Istituto Italiano Idrobiologia*.)

Табл. XVII. Форель с *Ichthyophonus*-инфекцией мозга. Обратите внимание на искривление позвоночника. (Воспроизведено с любезного разрешения Western Fish Disease Laboratory, Seattle, Washington.)





Табл. XVIII. "Покоящаяся спора" *Ichthyophonus* в почке радужной форели (*Salmo gairdneri*). Окраска по Май-Грюнвальду и Гимза. (Воспроизведено с любезного разрешения Western Fish Disease Laboratory, Seattle, Washington)

Табл. XIX. "Покоящиеся споры" *Ichthyophonus* в мозгу радужной форели (*Salmo gairdneri*). Окраска по Май-Грюнвальду и Гимза. (Воспроизведено с любезного разрешения Western Fish Disease Laboratory, Seattle, Washington.)

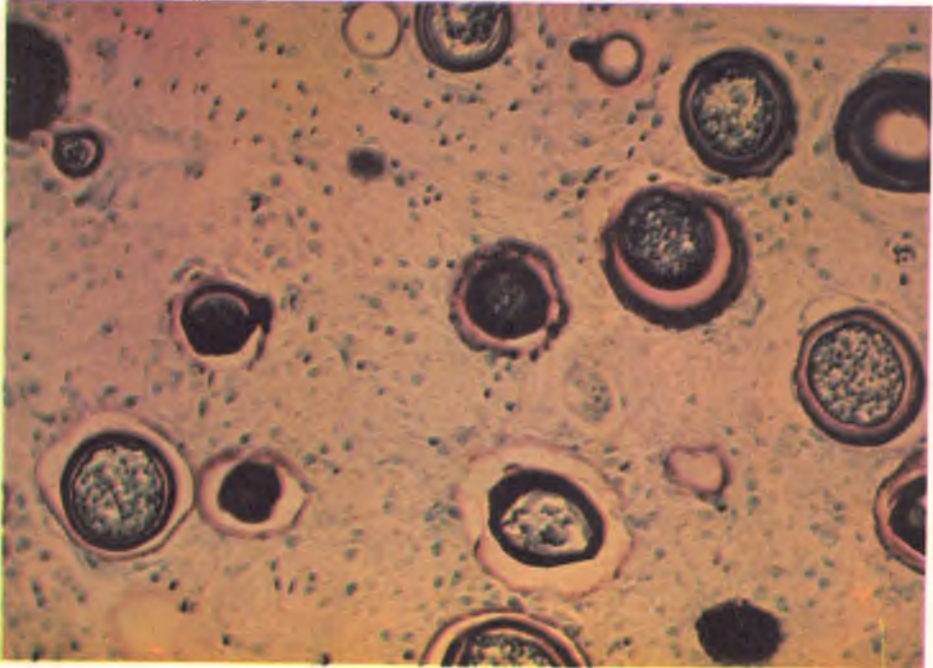




Табл. XX. Культура *Ichthyophonus hoferi* на питательном агаре, выделенная из *Symphysodon axelrodi*. См. обсуждение в тексте. (Воспроизведено с любезного разрешения Рейхенбаха-Клинке.)

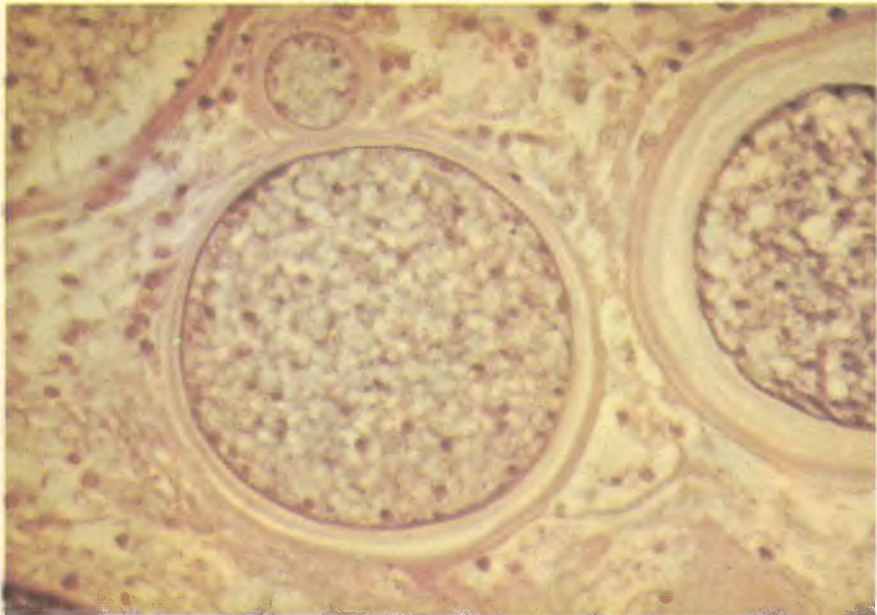
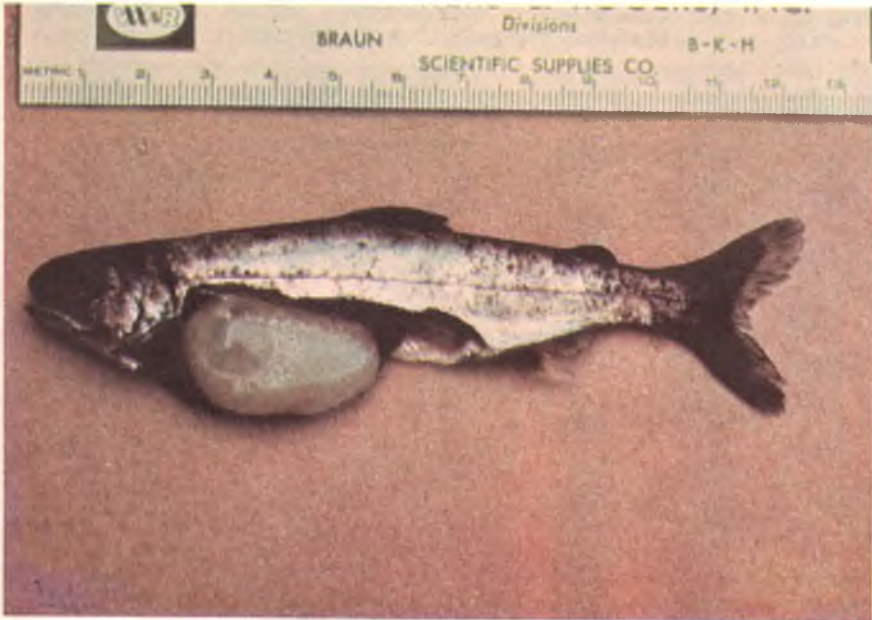


Табл. XXI. "Покоящиеся споры" *Ichthyophonus* в печени желтохвостой лиманды (*Limanda ferruginea*). (Воспроизведено с любезного разрешения Рагиери и Нигрелли.)

Табл. XXII. Малек чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*), пораженный *Phoma herbarum*. Обратите внимание на желудок, заполненный жидкостью. (Воспроизведено с любезного разрешения Western Fish Disease Laboratory, Seattle, Washington.)



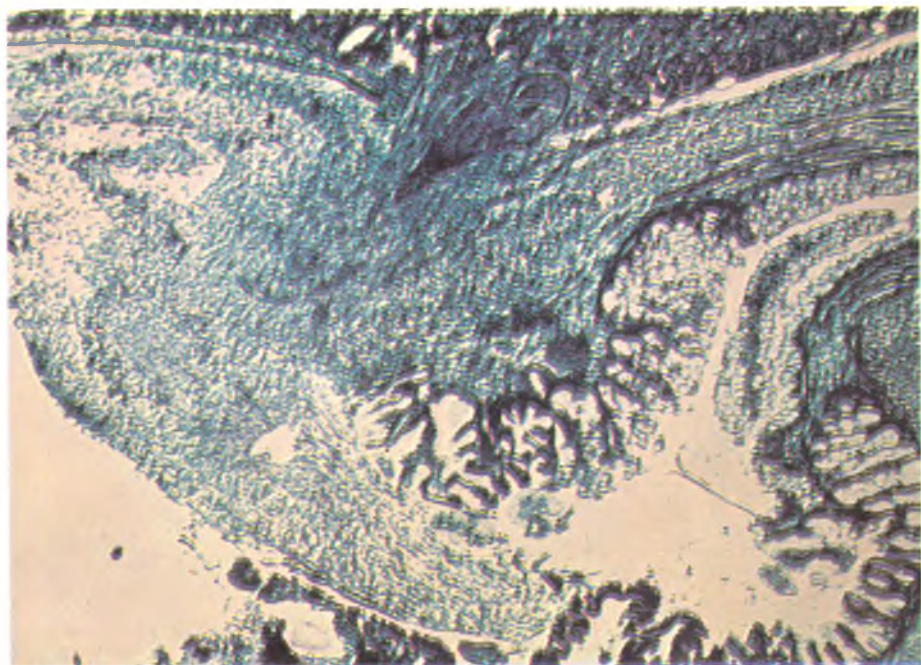
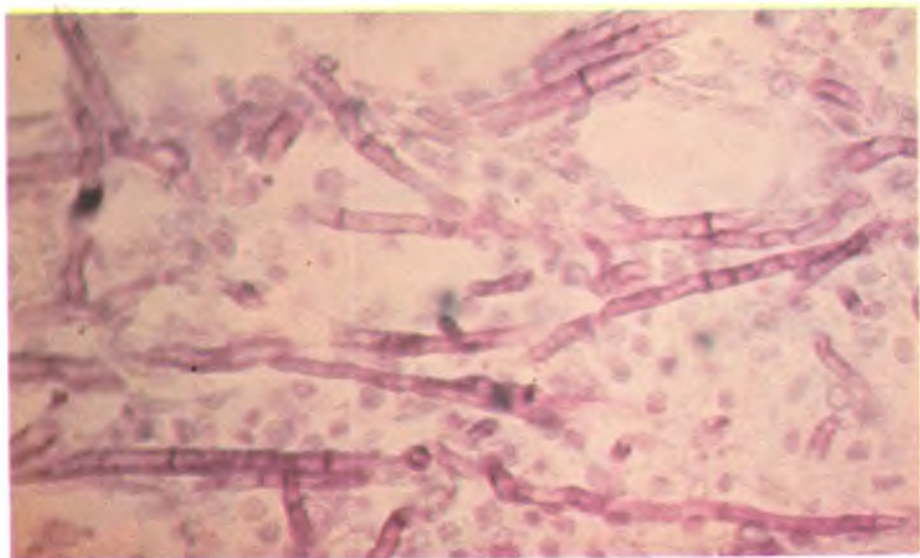


Табл. XXIII. Микрофотография при небольшом увеличении стенки желудка молоди чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) осеннего нереста, экспериментально зараженной *Phoma herbarum*. Окраска по Гимза. $\times 140$. (Воспроизведено с любезного разрешения Western Fish Disease Laboratory, Seattle, Washington.)

Табл. XXIV. Гифы *Phoma herbarum* из брюшной полости молоди чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) осеннего нереста. Окраска ШИК – реакция. $\times 1300$. (Воспроизведено с любезного разрешения Western Fish Disease Laboratory, Seattle, Washington.)



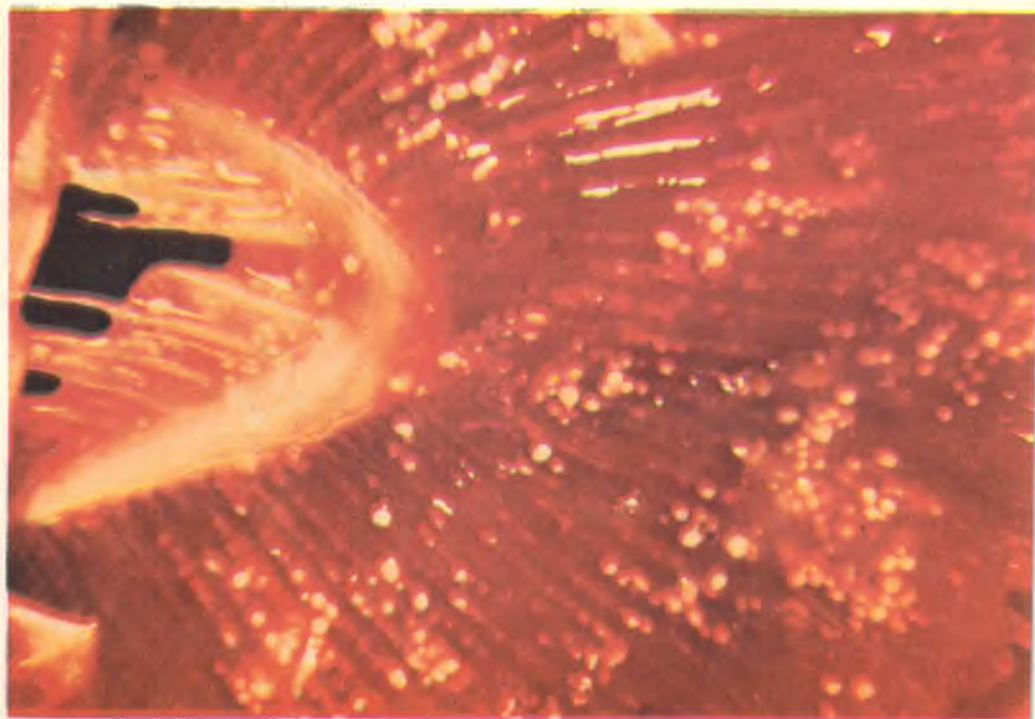
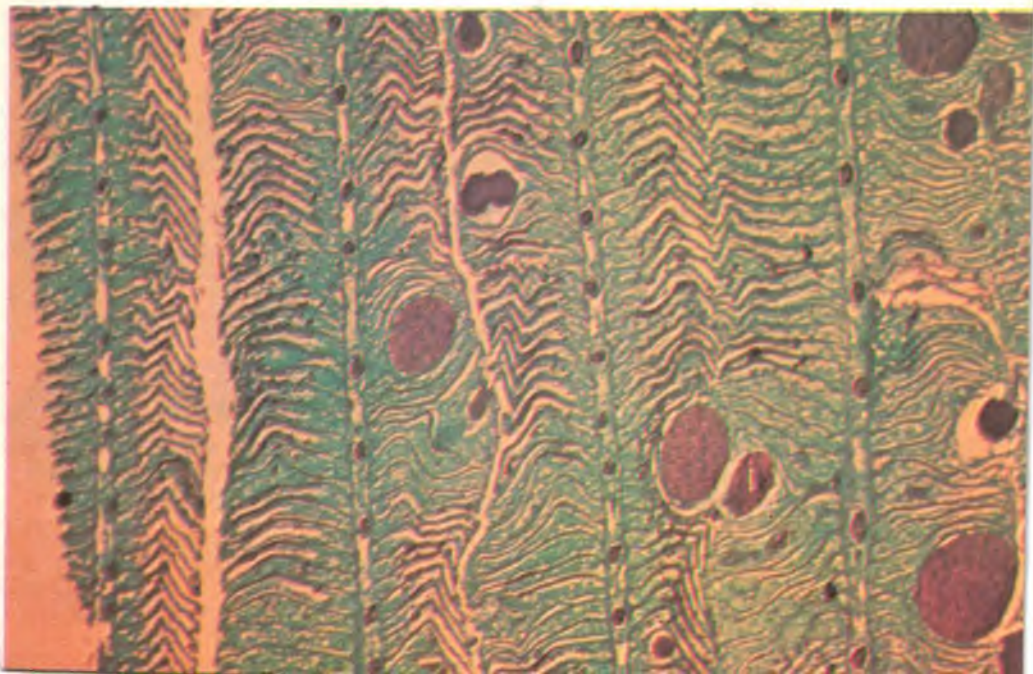


Табл. XXV. Цисты *Dermocystidium* на жабрах нерки (*Oncorhynchus nerka*) при эпизоотии в реке Нимпкиш (Британская Колумбия). (Воспроизведено с любезного разрешения Белла и Эвелина.)

Табл. XXVI. Срез жабр нерки (*Oncorhynchus nerka*) с цистами *Dermocystidium*. Окраска ШИК – световым зеленым. (Воспроизведено с любезного разрешения Белла и Эвелина.)



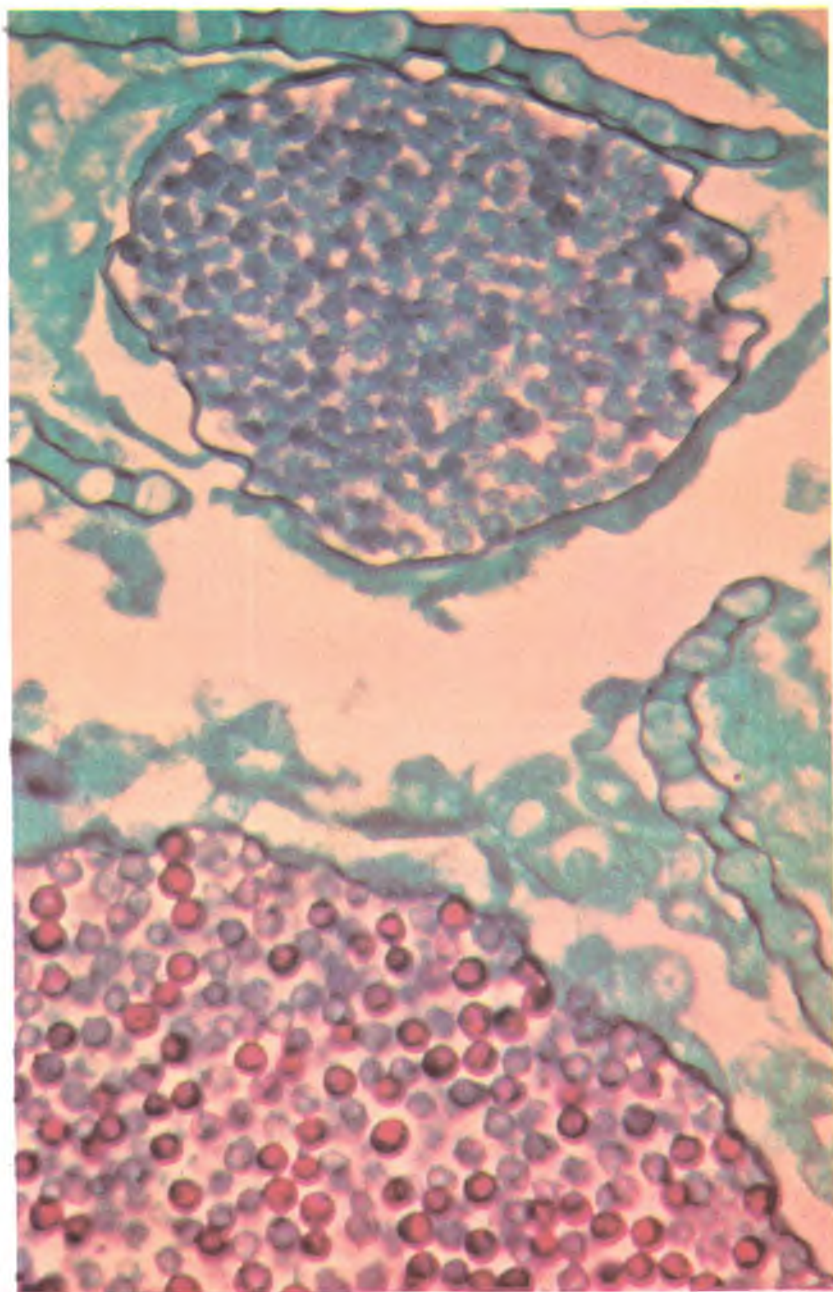


Табл. XXVII. Микрофотография при большом увеличении цист *Dermocystidium* в жабрах нерки (*Oncorhynchus nerka*). В цистах видны "споры". Окраска ШИК – световым зеленым. (Воспроизведено с любезного разрешения Белла и Эвелина.)