

## ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ ИХТИОФОНОЗА У МОЛОДИ КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS KISUTCH* (WALBAUM) В УСЛОВИЯХ АКВАКУЛЬТУРЫ НА КАМЧАТКЕ

© 2007 г. Т. В. Гаврюсева

*Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский 683002  
e-mail: kamniroe@kamchatka.ru*

Статья принята к печати 23.06.2006 г.

"Покоящиеся споры" *Ichthyophonus hoferi* диаметром 50–230 мкм обнаружены в почке, сердце, печени, скелетной мускулатуре, экзокринной части поджелудочной железы, соединительной и жировой ткани у молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* на Вилюйском рыбноводном заводе. У 10% рыб в этих органах вокруг спор отмечены гранулемы и гигантские клетки. Ихтиофоз выявлен на Камчатке впервые.

**Ключевые слова:** кижуч, ихтиофоз, "покоящаяся спора", гигантская клетка, гранулема.

**The first report of *Ichthyophonus hoferi* infection in coho salmon *Oncorhynchus kisutch* juveniles at a fish hatchery in Kamchatka.** T. V. Gavryuseva (Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatski 683002)

Resting spores of *Ichthyophonus hoferi* (50–230 μm in diameter) were found in the kidney, heart, liver, skeletal muscles, exocrine part of the pancreas, and connective and fatty tissues in coho salmon *Oncorhynchus kisutch* juveniles from the Viluisky fish hatchery. In 10% of the fish, there were granulomas and giant cells in these organs. This is the first occurrence of *Ichthyophonus* infection in Kamchatka. (Biologiya Morya, Vladivostok, 2007, vol. 33, no. 1, pp. 49–53).

**Key words:** coho salmon, *Ichthyophonus* infection, resting spore, giant cell, granuloma.

Ихтиофоз наносит существенный ущерб рыбоводству, так как является причиной гибели рыб, снижения темпов их роста и больших затрат на оздоровление хозяйств (Post, 1987; Справочник..., 1999). Это заболевание вызывается патогенным агентом *Ichthyophonus hoferi*, которого ранее относили к грибам. В настоящее время в результате проведенного филогенетического анализа установлена его принадлежность к простейшим (Protozoa, класс Ichthyosporaea, по новым данным – Mesomycetozoea; порядок Ichthyophonida), а именно к протозойным жгутиковым (Mendoza et al., 2002).

Значительные эпизоотии ихтиофоноза наблюдали у лососей, выращиваемых в форелевых питомниках Европы, Америки и Японии (Myazaki, Kubota, 1979; Rand, Cone, 1990; Uno, 1990), хотя массовая гибель рыб отмечалась редко. Болезнь протекает хронически и может продолжаться до года и более, при этом повреждению чаще всего подвергаются хорошо васкуляризованные (снабжаемые кровью) органы рыб (Post, 1987; Sindermann, 1990; Noga, 1996). К ихтиофозу восприимчивы сельдевые (Sindermann, 1990; Альтов, 1998; Донецков, 2004), лососевые (Myazaki, Kubota, 1979; Schmidt-Posthaus, Wahly, 2002), тресковые и камбаловые (McVicar, McLay, 1985) рыбы – всего более 80 пресноводных и морских видов (Sindermann, 1990).

Цель настоящей работы – выявление гистопатологических изменений в органах и тканях молоди кижуча, оставленной на подращивание на Вилюйском лососевом рыбноводном заводе.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На камчатских лососевых рыбноводных заводах ежегодно осуществляется контроль за состоянием здоровья выращиваемой молоди тихоокеанских лососей. С этой целью регулярно отбирают партию рыбы для комплексного анализа, который включает вирусологические, бактериологические, паразитологические и гистологические исследования.

Материалом для настоящей работы послужили пробы органов и тканей, отобранные в феврале 2004 г. у 20 экз. годовиков кижуча, оставленного на подращивание на Вилюйском рыбноводном заводе. Средние размеры кижуча составляли: длина –  $8.36 \pm 0.53$  см, масса –  $8.46 \pm 1.76$  г. Гистологическими и гистохимическими методами также исследовали 15 экз. половозрелой тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, выловленной из оз. Большой Вилюй (юго-восток п-ва Камчатка) в октябре 2004 г. В августе–сентябре 2003 г. для подкормки кижуча использовали рыбный фарш, приготовленный из свежельвовой и/или замороженной сельди из этого озера. Проведены клинический анализ и патологоанатомическое вскрытие 60 экз. рыб. Средние размеры сельди варьировали: длина – от 22.8 до 25.3 см, масса – от 165 до 245 г.

Пробы отбирали методом случайных выборок. Образцы тканей рыб фиксировали непосредственно после отлова. Эвтаназию молоди кижуча проводили в 1–1.5% водном растворе диэтилового эфира. Отобранные для анализа пробы передней и задней почки, печени, сердца и селезенки, кожи, жабр, желчного и плавательного пузыря, пищевода, желудка, кишечника, головного мозга, скелетной мускулатуры и хрящевой ткани у кижуча и первых четырех органов у сельди фиксировали в течение 24–40 ч в жидкости Дэвидсона (Busck, 1998), затем промывали в 70% спирте. Дальнейшую обработку гистологических проб проводили по общепринятой методике (Austin, Austin, 1989). Срезы толщиной 4–5 мкм окраши-

вали гематоксилин-эозином по Мейеру (Г-Э), по Романовскому-Гимза и железным гематоксилином по Гейденгайну (для выявления простейших паразитов), по Цилю-Нильсену (для выявления спор микроспоридий), ШИК-световым зеленым (для обнаружения слизистых клеток и грибковой микрофлоры). Симптомы ихтиофноза очень похожи на патологические изменения у рыб при туберкулезе (Amlacher, 1970), вызываемом кислотоустойчивыми бактериями, а также при микроспоридиальной инвазии (Sindermann, 1990), в связи с чем срезы окрашивали по Граму для выявления бактерий и спор микроспоридий.

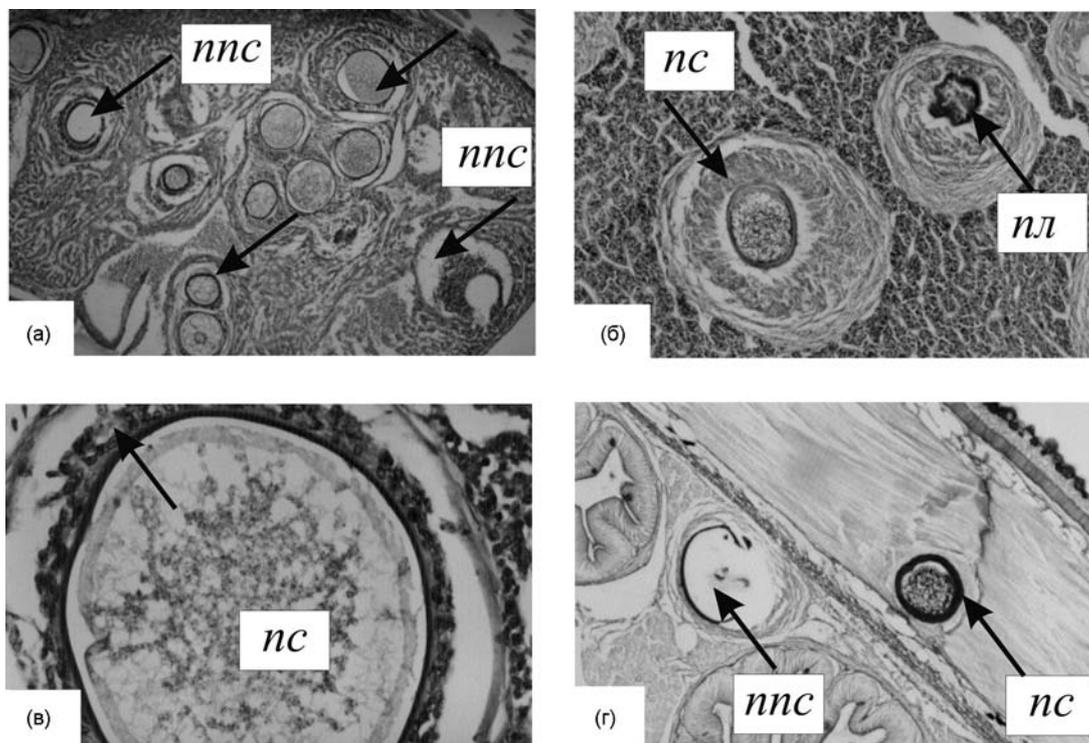
При обработке гистологического материала учитывали технические рекомендации и опыт ведущих отечественных и зарубежных ученых (Staining procedures, 1981; Лабораторный практикум..., 1983; Culling et al., 1985; Bancroft et al., 1990). Полученные препараты изучали под световым микроскопом Olympus BH-2, имеющим автоматическое фотографическое устройство. При измерении спор, гранул, паразитов или их отдельных частей использовали окуляр-микрометр. Для фотографирования использовали фотопленку "Fujicolor Super HG-100".

### РЕЗУЛЬТАТЫ

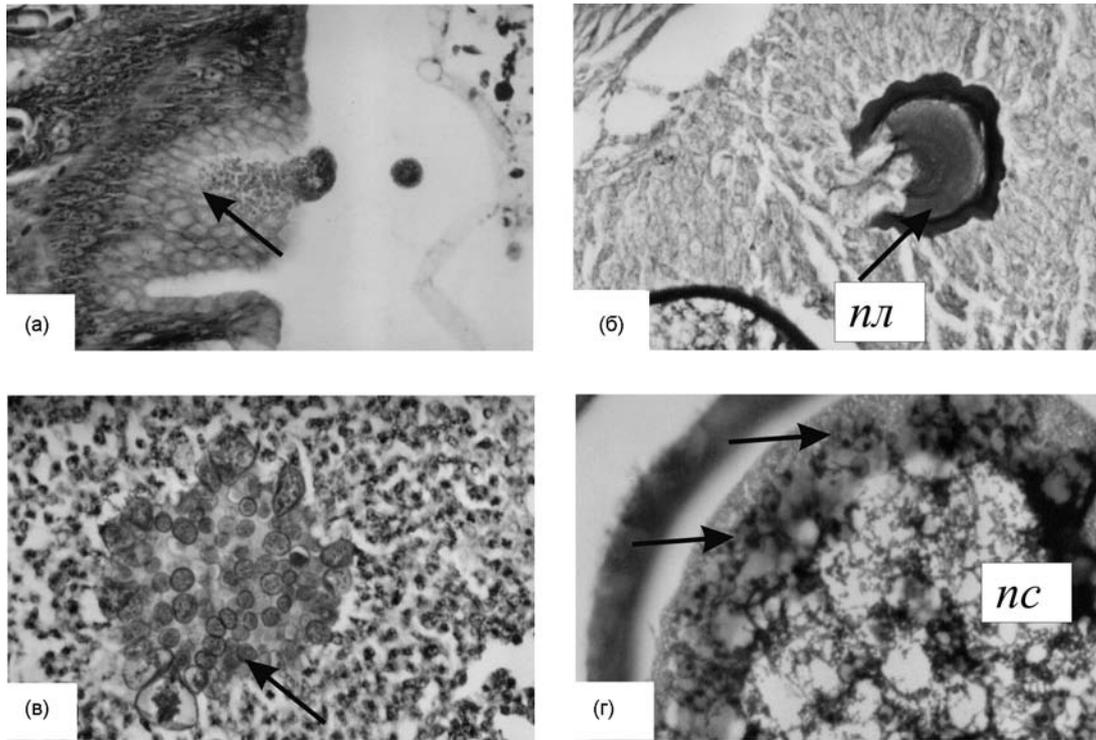
Внешние признаки патологии у исследованных заводских годовиков кижуча не проявлялись, но при патологоанатомическом вскрытии у 10% особей регистрировали увеличение и переполнение желчного пузыря. При гистологическом анализе у 50% обследованных рыб в просвете кардиального и пилорического отделов желудка обнаружены споры *Ichthyophonus hoferi*. Гистопатологические изменения в печени, почке, серд-

це, поджелудочной, жировой и соединительной ткани, а также в скелетной мускулатуре отмечены у 10% молоди кижуча. В этих органах и тканях регистрировали толстостенные многоядерные "покоящиеся споры" *I. hoferi* диаметром 50–230 мкм (рис. 1а), вокруг которых формировались гранулемы (рис. 1б). Специфические гранулемы, внутри которых находились многоядерные развивающиеся или погибшие споры ихтиофноса, часто были окружены волокнистой соединительной тканью, а иногда скоплениями меланоцитов, макрофагов или нейтрофилов (рис. 1в). Обнаружены также гигантские клетки, характерные для гранулематозного воспаления. Некоторые споры имели признаки дегенерации: нарушение целостности оболочки, вакуолизация и фрагментация цитоплазмы. Пустые "покоящиеся споры" замещались грануляционной и соединительной тканью (рис. 1г). При дифференциальной окраске ШИК-световым зеленым капсула гранул окрашивалась в красный цвет.

У 20% исследованных особей в кардиальном отделе желудка выявлено деление амёбобластов на амёбодные эмбрионы и проникновение их в эпителиальный слизистый слой (рис. 2а). В желудочке сердца, почке и печени регистрировали плазмодии ихтиофноса, которые при дифференциальной окраске по ШИК-световому зеленому окрашивались в красный (рис. 2б), а по Романовскому-Гимза – в голубой цвет (рис. 1б). В гемопозитической ткани почки наблюдали почкование "дочерних спор" *I. hoferi* (рис. 2в). Внутри "покоящихся



**Рис. 1.** Гистопатологические изменения в органах и тканях годовиков кижуча на Вилюйском рыбозаводе при ихтиофнозе. а – множественное скопление "покоящихся спор" *Ichthyophonus hoferi* (стрелки) в желудочке сердца ( $\times 50$ , Г-Э); б – гранулемы вокруг "покоящейся споры" и плазмодия ( $\times 100$ , по Романовскому-Гимза); в – меланоциты, макрофаги и некротизированные клетки (стрелка) вокруг "покоящейся споры" ( $\times 400$ , Г-Э); г – "покоящиеся споры" *I. hoferi* в скелетной мускулатуре и поджелудочной железе (с признаками дегенерации) ( $\times 100$ , ШИК-световой зеленый). Обозначения: *nc* – "покоящаяся спора", *nnc* – пустая спора, *пл* – плазмодий.



**Рис. 2.** Стадии жизненного цикла *Ichthyophonus hoferi* в различных органах и тканях годовиков кижуча. а – деление амебобластов на амебодные эмбрионы (стрелка) в кардиальном отделе желудка (×400, Г–Э); б – плазмодий *I. hoferi* в печени (×400, ШИК-световой зеленый); в – почкование (стрелка) "дочерних спор" в гемопоэтической ткани почки (×400, Г–Э); г – множественное скопление эндоспор (стрелка) в покоящейся споре *I. hoferi* (×1000, по Романовскому-Гимза). Обозначения: пл – плазмодий, пс – покоящаяся спора.

спор" отмечено большое количество эндоспор – маленьких круглых ядер с шаровидным внутриядерным тельцем (рис. 2г). Окрасивание срезов по Цилю-Нильсену и по Граму, применяемое для выявления кислотоустойчивых бактерий и микроспоридий, дало негативный результат.

Таким образом, наличие в различных органах и тканях кижуча "покоящихся спор", плазмодиев и эндоспор *I. hoferi*, а также формирование специфических гранул вокруг них позволило нам диагностировать это заболевание как ихтиофоз.

При визуальном обследовании половозрелой сельди (возраст 4+...7+) из оз. Большой Вилюй внешних признаков патологии не отмечено. При патологоанатомическом вскрытии обнаружено увеличение и переполнение желчного пузыря у 33.3% рыб и прозрачное зелено-желтое содержимое в желудочно-кишечном тракте у 20% рыб. Гистологическими и гистохимическими методами были выявлены характерные покоящиеся споры *I. hoferi* и гранулематозная реакция в гемопоэтической ткани почки у 6.7% особей. Кроме этого, в почке и селезенке наблюдали многочисленные споры ихтиофонуса диаметром до 10 мкм, вокруг которых не образовывалась соединительно-тканная оболочка.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В 2004 г. у молоди кижуча, оставленной на подращивание на Вилюйском лососевом рыбноводном заводе, был выявлен ихтиофоз. В результате гистологических и гистохимических исследований в печени, поч-

ке, сердце, скелетной мускулатуре, поджелудочной, жировой и соединительной ткани рыб были обнаружены толстостенные многоядерные "покоящиеся споры" *Ichthyophonus hoferi*. Плазмодии ихтиофонуса отмечены в желудочке сердца, почке и печени. Вокруг "покоящихся спор" и плазмодиев *I. hoferi* наблюдали гранулематозную реакцию. На основе проведенных гистохимических исследований были исключены другие инфекционные и паразитарные агенты, вызывающие в тканях аналогичные деструктивные изменения, и сделан вывод об обнаружении у рыб хронической формы ихтиофоза.

Подобные гистопатологические изменения органов отмечены при ихтиофозе у молоди чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (см.: Jones, Dawe, 2002), кумжи *Salmo trutta* (см.: Schmidt-Posthaus, Wahly, 2002), радужной форели *Oncorhynchus (Parasalmo) mykiss* (см.: Miyazaki, Kubota, 1979), атлантической сельди *Clupea harengus* (см.: Донецков, 2004). При исследовании морских окуней *Sebastes flavidus* и *S. alutus* патологические изменения были выявлены в печени, почке и селезенке (Kent et al., 2001).

Согласно Амляхеру (Amlacher, 1970), изучавшему ихтиофоз у стальноголового лосося *Salmo (Parasalmo) gairdneri*, первая реакция ткани хозяина на внедрение ихтиофонуса – это повышение активности лейкоцитов (особенно эозинофильных гранулоцитов), которые окружают паразита, причем часть лейкоцитов погибает. Процесс сопровождается появлением фиброцитов, окружающих (одним или несколькими слоями вы-

тянутых клеток) покоящуюся споры *I. hoferi*, лейкоциты и некротические клетки, в результате чего формируется характерная гранулема. В других случаях споры ихтиофонуса могут быть окружены вытянутыми радиально расположенными эпителиоидными клетками, заключенными в капсулу из соединительной ткани.

При дальнейшем развитии гранулем в паренхиматозных органах кижуча мы наблюдали лизис спор и рубцевание очага воспаления. При вскрытии больных ихтиофонозом рыб в пораженных участках многие исследователи обнаруживали белые макроскопические узелки из соединительной ткани (Kent et al., 2001; Jones, Dawe, 2002; Schmidt-Posthaus, Wahly, 2002). *I. hoferi* вызывает острую гранулематозную реакцию, приводящую к циррозу и атрофии пораженных органов, когда большая часть нормальной ткани замещается ретикуло-эндотелиальной грануляционной тканью (Amlacher, 1970; Post, 1987; Донецков, 2004).

Заражение ихтиофоносом кижуча на заводе могло произойти после скармливания ему фарша, приготовленного из свежельвленной и/или замороженной тихоокеанской сельди, содержащего, очевидно, жизнеспособные споры. Подкормку подращиваемой молоди кижуча фаршем производили с августа по сентябрь. Это предположение подтверждается обнаружением "покоящихся спор" ихтиофонуса в гемопозитической ткани почки у 6.7% исследованной сельди из оз. Большой Виллой, а также рядом экспериментальных работ. Так, проведенные канадскими учеными (Kocan et al., 1999; Jones, Dawe, 2002) опыты по оральному и внутрибрюшному заражению молоди чавычи гомогенатом, приготовленным из тканей инфицированной ихтиофоносом тихоокеанской сельди, показали восприимчивость к ихтиофонозу этого вида тихоокеанских лососей. Кроме того, молекулярно-генетические исследования *I. hoferi* у чавычи и тихоокеанской сельди из северо-восточной части Тихого океана выявили идентичность его гаплотипов (Criscione et al., 2002).

После проникновения споры в желудок рыбы начинается процесс размножения ихтиофонуса. Примерно через сутки (Справочник..., 1999) спора распадается на дочерние амебобласты и амебоидные эмбрионы. Некоторые амебоидные образования далее не развиваются, становятся неактивными и приобретают сферическую форму. Выброшенные с фекалиями, они разрушаются при контакте с водой. Другие концентрируются в области пилоруса (на границе желудка и кишечника) и, продвигаясь по кишечнику, внедряются в слизистую оболочку и под нее, а затем проникают в кровеносные сосуды.

По нашим данным, внедрение амебоидных эмбрионов в слизистый слой начинается уже в кардиальном отделе желудка. Некоторые исследователи (Sindermann, 1990; Bruno, Poppe, 1996) считают, что эти образования, попадая в кровяное русло, разносятся в органы рыб, где формируются новые "покоящиеся споры". Однако Ракер и Густафсон (Rucker, Gustafson, 1956, цит. по: Нейш, Хьюз, 1984) пришли к заключению, что возбудитель инфекции распространяется

трансперитонеально от органа к органу, а не через кровеносную систему. Причиной вторичной инфекции является почкование "дочерних спор", выявленное нами в гемопозитической ткани почки, формирование плазмодиев и способность к образованию эндоспор путем эндогенного дробления.

Потребление инфекционного материала не всегда сопровождается заражением или серьезным заболеванием. Факторы, способствующие повышению восприимчивости или сопротивляемости рыб к инфекции, пока слабо изучены (Sindermann, 1990). В экспериментах по заражению неполовозрелой атлантической сельди *S. harengus* установлено, что разовое заражение рыб дозой  $2 \times 10^5$  спор не вызывало инфекции, но воздействие этой же дозы в течение нескольких дней подряд приводило к заболеванию (Sindermann, 1958, цит. по: Нейш, Хьюз, 1984). В результате возникшей эпизоотии было заражено 23% рыб, причем 8% особей – острой, а 15% – хронической формой инфекции. При острой форме заболевания, характеризующейся обширными поражениями сердца, дегенерацией и некрозом скелетной мускулатуры, рыбы погибали в течение 2–4 нед. При хронической форме наблюдалась сильная гранулематозная реакция, большинство экспериментальных рыб погибло, однако отдельные особи оставались живыми в течение нескольких месяцев.

Отмечена положительная корреляционная связь между температурой воды и заболеваемостью ихтиофонозом у половозрелой атлантической сельди (Донецков, 2004) и у радужной форели (Okamoto et al., 1987), причем известно, что наибольшее патогенное воздействие на лососевых рыб *I. hoferi* оказывает при температуре выше 15°C (Okamoto et al., 1987; Halpenny et al., 2002). Установлено также, что зараженность неполовозрелой атлантической сельди значительно ниже, чем взрослых рыб (Донецков, 2004). А среди половозрелых особей чавычи из р. Юкон (Аляска) в 1999–2002 гг. заболеваемость ихтиофонозом самок была значительно выше, чем самцов: соответственно  $34 \pm 6.3$  и  $26 \pm 7.8\%$  (Kocan et al., 2003). Таким образом, биотические и абиотические факторы, влияющие на передачу ихтиофонуса, его распространенность в популяциях рыб и на тяжесть течения инфекционного процесса у разных видов рыб, требуют дальнейшего изучения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в 2004 г. выявлен ихтиофоноз у искусственно выращиваемой молоди кижуча. Обнаружено, что более всего у рыб повреждаются васкуляризированные ткани: почка, сердце и печень, в меньшей степени – скелетная мускулатура, поджелудочная железа, соединительная и жировая ткань. В этих тканях выявлены многоядерные "покоящиеся споры". Ответная реакция организма на внедрение данного паразита – образование гранулем и гигантских клеток. Выявленные гистопатологические изменения характерны для хронической формы этого заболевания. Вероятно, заражение произошло в результате скармливания молоди кижуча

инфицированной ихтиофунусом тихоокеанской сельди. В отличие от кижуча, у сельди гистопатологические изменения обнаружены только в гемопозитической ткани почки. Почкование "дочерних спор", образование плазмодиев и способность "покоящихся спор" к эндогенному дроблению в различных органах и тканях кижуча привело к усилению аутоинфекции.

Химиопрофилактические и химиотерапевтические средства борьбы с ихтиофунусом пока неизвестны. Осуществление соответствующих санитарных мероприятий, включая пастеризацию потенциально инфицированного корма, может предупредить возникновение болезни на рыбоводных заводах. Поскольку мертвые и погибшие рыбы представляют собой серьезный источник заражения, их следует уничтожать в соответствии с практикой, принятой в рыбоводстве. Кроме этого, в дальнейшем необходимы мониторинговые исследования тихоокеанской сельди с целью выявления ихтиофунуса, возможно являющегося фактором снижения ее численности.

Выражаю искреннюю благодарность и признательность И.К. Трофимову, оказавшему помощь в определении возраста тихоокеанской сельди.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альтов А.В. Гистологические изменения тканей сельди (*Clupea harengus*), больной ихтиофунусом (*Ichthyophonus hoferi*) // Аквакультура и здоровье рыб: Тез. докл. Первого российско-американского симпозиума, Москва, 12–19 июля 1998 г. М.: ВНИИПРХ. 1998. С. 120–121.
- Донецков В.В. Влияние эпизоотии ихтиофунуса на популяцию атлантического-скандинавской (норвежской весенне-нерестующей) сельди (*Clupea harengus harengus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГТА. 2004. 22 с.
- Лабораторный практикум по болезням рыб. М.: Наука. 1983. 295 с.
- Нейш Г.А., Хьюз Г.С. Микозы рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 1984. 96 с.
- Справочник ветеринарного врача-ихтиопатолога. М.: Росзоветснабпром. 1999. С. 66–78.
- Amlacher E. Textbook of fish diseases: T.F.H. Publications. Neptune City, New Jersey. 1970. 302 p.
- Austin B., Austin D.A. Methods for the microbiological examination of fish and shellfish. Edinburgh: Dept. Biol. Sci. Heriot-Watt Univ. 1989. P. 69–97.
- Bancroft D., Stevens A., Turner D.R. Theory and practice of histological techniques. Edinburgh; London: Churchill Livingstone, Inc. 1990. 725 p.
- Bruno D.W., Poppe T.T. A colour atlas of salmonid diseases. London: Harcourt Brace and Co. 1996. 186 p.
- Bucke D. Cataracts in farmed fish – a multidisciplinary initiative for scientific progress: histological techniques for teleost eyes // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol. 1998. Vol. 18. P. 121–123.
- Criscione C.D., Watral V., Whipps C.M. et al. Ribosomal DNA sequences indicate isolated populations of *Ichthyophonus hoferi* in geographic sympatry in the north-eastern Pacific Ocean // J. Fish Dis. 2002. Vol. 25, no. 107. P. 575–582.
- Culling C.F.A., Allison R.T., Barr W.T. Cellular pathology technique. London: Butterworth & Co. Publ. Ltd. 1985. P. 3–163.
- Halpenny C.M., Kocan R.M., Winton J.R., Perry J.A. Elevated temperature exacerbates *Ichthyophonus* infections in buffalo sculpin // Amer. Fish. Soc. Fish Health. 2002. Vol. 30, no. 2. P. 17–20.
- Jones S.R.M., Dawe S.C. *Ichthyophonus hoferi* Plehn & Mulsow in British Columbia stocks of Pacific herring, *Clupea pallasii* Valenciennes, and its infectivity to chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) // J. Fish Dis. 2002. Vol. 25. P. 415–421.
- Kent M.L., Watral V., Dawe S.C. et al. *Ichthyophonus* and *Mycobacterium*-like bacterial infections in commercially-important rockfish, *Sebastes* spp., in the eastern North Pacific Ocean // J. Fish Dis. 2001. Vol. 24, no. 7. P. 427–431.
- Kocan R., Hershberger P., Winton J. Effects of *Ichthyophonus* on survival and reproductive success of Yukon River chinook salmon // Federal Subsistence Fishery Monitoring Program. Final Project Rept. No. FIS 01-200. Anchorage, Alaska: U. S. Fish Wildl. Serv.; Office of Subsistence Management; Fishery Information Serv. Division. 2003. 55 p.
- Kocan R.M., Hershberger P., Mehl T. et al. Pathology of *Ichthyophonus hoferi* for laboratory-reared Pacific herring *Clupea pallasii* and its early appearance in wild Puget Sound herring // Dis. Aquat. Org. 1999. Vol. 35. P. 23–29.
- McVicar A.H., McLay H.A. Tissue response of plaice, haddock and rainbow trout to the systemic fungus *Ichthyophonus* // Fish and shellfish pathology. London: Crown. 1985. P. 329–346.
- Mendoza L., Taylor J.W., Ajello L. The class Mesomycetozoa: a heterogeneous group of microorganisms at the animal–fungal boundary // Annu. Rev. Microbiol. 2002. Vol. 56. P. 315–344.
- Miyazaki T., Kubota S.S. Studies on *Ichthyophonus* disease of fishes. Life cycle of *Ichthyophonus*-affected rainbow trout // Bull. Fac. Fish. Mie Univ. 1979. Vol. 4. P. 67–80.
- Noga E.J. Fish disease: diagnosis and treatment. St. Louis, Missouri: Mosby-Year Book, Inc. 1996. P. 188–191.
- Okamoto N., Nakase K., Sano T. Relationships between water temperature, fish size, infective dose and *Ichthyophonus* infection in rainbow trout // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1987. Vol. 53. P. 581–584.
- Post G. Textbook of fish health. Neptune City: T.F.H. Publ. 1987. 288 p.
- Rand T.G., Cone D.G. Effect of *Ichthyophonus hoferi* on condition indices and blood chemistry of experimentally infected rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Wildl. Dis. 1990. Vol. 26. P. 323–328.
- Schmidt-Posthaus H., Wahly T. First report of *Ichthyophonus hoferi* infection in wild brown trout (*Salmo trutta*) in Switzerland // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol. 2002. Vol. 22, no. 3. P. 225–228.
- Sindermann C.J. Principal diseases of marine fish and shellfish. Oxford; Maryland: Academic Press. 1990. Vol. 1. 521 p.
- Staining procedures. Baltimore: Williams and Wilkins. 1981. P. 1–26.
- Uno M. Effects of seawater acclimation on juvenile salmonids infected with *Tetraonchus* (Monogenea) and *Ichthyophonus* (Phycomycetes) // Fish Pathol. 1990. Vol. 25. P. 15–19.