 © Авторы статьи / Authors of the article

РЫБНОЕ ХОЗЯЙСТВО, АКВАКУЛЬТУРА И ПРОМЫШЛЕННОЕ РЫБОЛОВСТВО/FISHERIES, AQUACULTURE AND INDUSTRIAL FISHERIES

DOI: https://doi.org/10.60797/JAE.2026.73.14 EDN: DXDBXX

АМЕБНЫЕ ПАТОГЕНЫ РЫБ КАК ФОРМИРУЮЩАЯСЯ ПРОБЛЕМА АКВАКУЛЬТУРЫ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО РЕГИОНА РОССИИ

Научная статья

Крутикова А.А.[1,] *, Костромин Е.А.[2], Племяшов К.В.[3]
[1] ORCID : 0000-0003-2561-145X;
[2] ORCID : 0000-0002-1242-8392;
[3] ORCID : 0000-0002-3658-5886;
[1, 2, 3] Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины, Санкт-Петербург, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (anntim2575[at]mail.ru)

Предложена: 16.08.2026; Принята: 09.09.2026; Опубликована: 18.09.2026

Аннотация

Амебные болезни рыб длительное время рассматривались как второстепенная, преимущественно комменсальная проблема аквакультуры. Накопленные за последнее десятилетие данные показывают, что свободноживущие амебы способны вызывать острые вспышки с высокой смертностью в форелевых и лососевых хозяйствах, в том числе в Северо-Западном федеральном округе России. Целью работы стала систематизация опубликованных данных об амебных патогенах рыб применительно к условиям аквакультуры региона. В статье обобщены сведения о таксономическом составе возбудителей, клинико-патологической картине, диагностике и мерах борьбы. Отдельное внимание уделено терминологическому разграничению, в отраслевой литературе термин «амебиаз рыб» нередко применяется без указания таксономической принадлежности возбудителя, что затрудняет сопоставление отечественных и зарубежных данных. Показано, что организмы, объединяемые этим термином, принадлежат по меньшей мере к трем далеким друг от друга ветвям эукариот, а единственной молекулярно подтвержденной для региона амебной патологией остается узелковая болезнь жабр радужной форели, ассоциированная с *Vannella mustalahtiana*, описанной по материалу из Ладожского озера. Обсуждаются полиэтиологичный характер заболевания, отсутствие патогномоничных клинических признаков, отсутствие валидированных для отечественных хозяйств средств терапии и перспективы применения ампликонного секвенирования гена 18S рРНК для мониторинга амебных сообществ на жабрах рыб. Обоснована приоритетность диагностических и мониторинговых решений перед терапевтическими и сформулированы первоочередные задачи регионального уровня.

Ключевые слова: аквакультура, радужная форель, атлантический лосось, узелковая болезнь жабр, амебная жаберная болезнь, свободноживущие амебы, Vannella mustalahtiana, Neoparamoeba perurans, ген 18S рРНК, метабаркодинг, молекулярная диагностика.

AMEBIC PATHOGENS IN FISH AS AN EMERGING PROBLEM IN AQUACULTURE IN THE NORTH-WEST REGION OF RUSSIA

Research article

Krutikova A.A.[1,] *, Kostromin Y.A.[2], Plemyashov K.V.[3]
[1] ORCID : 0000-0003-2561-145X;
[2] ORCID : 0000-0002-1242-8392;
[3] ORCID : 0000-0002-3658-5886;
[1, 2, 3] Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine, Saint-Petersburg, Russian Federation

* Corresponding author (anntim2575[at]mail.ru)

Suggested: 16.08.2026; Accepted: 09.09.2026; Published: 18.09.2026

Abstract

Amoebic diseases in fish have long been regarded as a minor, predominantly commensal problem in aquaculture. Data accumulated over the last decade show that free-living amoebae are capable of causing acute outbreaks with high mortality rates in trout and salmon farms, including those in the North-West Federal District of Russia. The aim of this study was to systematise published data on amoebic pathogens of fish as they relate to aquaculture conditions in the region. The work summarises information on the taxonomic composition of the pathogens, the clinical and pathological picture, diagnosis and control measures. Particular attention is paid to terminological distinctions; in the specialist literature, the term ‘fish amoebiasis’ is often used without specifying the taxonomic classification of the pathogen, which makes it difficult to compare domestic and international data. It is shown that the organisms grouped under this term belong to at least three distantly related branches of eukaryotes, and the only amoebic disease molecularly confirmed for the region remains nodular gill disease of rainbow trout, associated with Vannella mustalahtiana, described on the basis of specimens from Lake Ladoga. The polyetiological nature of the disease, the absence of pathognomonic clinical signs, the lack of treatment options validated for domestic farms, and the prospects for using 18S rRNA gene amplicon sequencing to monitor amoebic communities on fish

 © Авторы статьи / Authors of the article

gills are discussed. The priority of diagnostic and monitoring measures over therapeutic ones is substantiated, and priority tasks at regional level are formulated.

Keywords: aquaculture, rainbow trout, Atlantic salmon, gill nodular disease, amebic gill disease, free-living amoebae, Vannella mustalahtiana, Neoparamoeba perurans, 18S rRNA gene, metabarcoding, molecular diagnostics.

Введение

Интенсификация рыбоводства в Северо-Западном федеральном округе (СЗФО) сопровождается ростом плотности посадки и органической нагрузки на водоемы, а значит, и расширением круга условно-патогенных агентов. Среди них амебы долго занимали периферийное положение, нахождение их в соскобах с жабр относили скорее к сапротрофам, чем к этиологически значимым организмам.

Пересмотр этой позиции произошел за последние 15 лет. Для морской амебной жаберной болезни (amoebic gill disease, AGD) атлантического лосося формально описан возбудитель *Neoparamoeba perurans* [8], а для пресноводной узелковой болезни жабр (nodular gill disease, NGD) радужной форели накоплен массив изолятов, показавший закономерную ассоциацию пораженных жабр с комплексом свободноживущих амеб [5], [6], [7]. В 2022 г. проблематика стала актуальной и для России, по материалу из Ладожского озера описан новый вид *Vannella mustalahtiana*, связанный со вспышкой NGD у форели [1]. Систематизированного описания этой группы возбудителей в отечественной литературе нет, а применяемая терминология не отвечает современным представлениям об их таксономическом положении.

Цель работы — систематизация данных об амебных патогенах рыб применительно к аквакультуре СЗФО, разграничение терминологии и оценка применимости молекулярно-генетических подходов к их диагностике и мониторингу.

В работе проведен анализ исследований 2007–2025 гг. из баз PubMed, Web of Science, Scopus и eLIBRARY.RU, содержащие оригинальные данные о выделении амеб от рыб при условии молекулярного подтверждения принадлежности возбудителя по генам SSU/18S рРНК.

Обсуждение

Возбудитель амебиаза человека — *Entamoeba histolytica* (Amoebozoa, Archamoebae). Виды рода *Entamoeba* известны и как эндокомменсалы кишечника рыб, однако инвазивных инфекций, вызванных истинными *Entamoeba* spp., у аквакультурных рыб не описано [10].

Заболевания, обозначаемые в отечественной ветеринарной практике как «амебиазы», в подавляющем большинстве случаев вызываются таксономически далекими от *Entamoeba* организмами, а именно свободноживущими амебами родов *Vannella*, *Naegleria*, *Acanthamoeba*, *Protacanthamoeba*, *Vermamoeba*, *Ptolemeba*, *Cochliopodium*, *Saccamoeba*, *Ripella*, *Neoparamoeba* (тип Amoebozoa), а также раковинной амебой *Rhogostoma minus* из надгруппы Rhizaria [5], [6], [8]. Все они факультативно-патогенны. В норме это обитатели воды, донных отложений и биопленок, патогенные лишь при снижении иммунитета рыбы или ухудшении условий содержания. При сопоставлении источников следует учитывать ревизию рода *Hartmannella*, до сих пор фигурирующего в отечественных сводках, так *H. vermiformis* рассматривается ныне как *Vermamoeba vermiformis*, поэтому в работах до 2011 г. и после одни организмы могут фигурировать под разными названиями [6].

Единственное известное исключение, при котором системную патологию рыб вызывает представитель Archamoebae, гранулематоз сенегальского морского языка *Solea senegalensis*; его возбудитель *Endolimax piscium* описан как новый вид по данным ультраструктурного анализа и филогении SSU рДНК [9]. Речь идет именно о *E. piscium*, а не о комменсале кишечника человека *E. Nana*, попарная идентичность их SSU рДНК около 60% [9]. Род *Endolimax* группируется не с Entamoebidae, а с Mastigamoebidae, поэтому отнесение его к отряду Entamoebida некорректно.

Основные возбудители, их таксономическое положение и нозологии обобщены в таблице 1.

Таблица 1 - Основные амебные патогены рыб, значимые для аквакультуры

DOI: https://doi.org/10.60797/JAE.2026.73.14.1

Возбудитель	Таксономия	Нозология	Основной хозяин	Регион	Источник
Vannella mustalahtiana	Amoebozoa, Discosea, Vannellida	NGD	Радужная форель	Россия (Ладожское оз.), Швейцария	[1], [3]
Vannella spp. (прочие)	Amoebozoa, Discosea, Vannellida	NGD	Радужная форель	Германия, Швейцария, Дания	[4], [5], [11]
Ptolemeba bulliensis	Amoebozoa, Tubulinea	NGD (ассоциация)	Радужная форель	Северо-Запад России	[2]
Rhogostoma minus	Rhizaria, Cercozoa, Cryomonadida	NGD (ассоциация)	Радужная форель	Чехия	[6]
Acanthamoeba	Amoebozoa;	NGD	Радужная	Германия,	[5], [6], [7]

 © Авторы статьи / Authors of the article

Возбудитель	Таксономия	Нозология	Основной хозяин	Регион	Источник
spp., *Protacanthamoeba* sp., *Naegleria* sp., *Vermamoeba* spp.	Heterolobosea (*Naegleria*)	(ассоциация)	форель	Чехия, Италия	
Neoparamoeba perurans	Amoebozoa, Discosea, Dactylopodida, Paramoebidae	AGD	Атлантический лосось	Северная Европа, Тасмания, Чили	[8], [10]
Endolimax piscium	Amoebozoa, Archamoebae	Системный гранулематоз	Сенегальский морской язык	Испания	[9], [10]

Примечание: NGD — узелковая болезнь жабр (nodular gill disease); AGD — амебная жаберная болезнь (amoebic gill disease)

Перечень демонстрирует гетерогенность группы. Организмы, объединяемые термином «амебиаз рыб», принадлежат к трем далеким ветвям эукариот Amoebozoa, Heterolobosea, Rhizaria. Морфологическая идентификация по нативному мазку поэтому чаще всего недостаточна, а подбор праймеров для видовой ПЦР требует знания о присутствующих в хозяйстве таксонах.

Наиболее документированной для СЗФО амебной патологией является NGD радужной форели *Oncorhynchus mykiss*. Первое молекулярно подтвержденное сообщение относится к вспышке весной 2020 г. в бухте Мусталахти северной части Ладожского озера в Республике Карелия. Клинически отмечались потеря активности, вздутие жаберных крышек и плавание у поверхности воды в перевернутом положении, при этом максимальная месячная смертность составила 15,2%. Гистологически регистрировались деформация и булавовидное утолщение ламелл, гипертрофия и гиперплазия эпителия, слияние ламелл и филаментов, гранулемы в толще эпителия и над его поверхностью [1]. Ни один признак не патогномоничен, поскольку сходную реакцию вызывают бактериальные инфекции, вирусы и абиотические факторы, поэтому картина позволяет лишь заподозрить NGD.

Микроскопия мазков слизи выявила амебоидных протистов, отнесенных по морфологии к Discosea. Анализ гена малой субъединицы рРНК (SSU рРНК) показал их принадлежность к роду *Vannella* Bovee, 1965 и послужил основанием для описания нового вида *Vannella mustalahtiana* sp. nov. Типовой материал депонирован в Зоологическом институте РАН, референсные последовательности доступны в GenBank (MZ329077–MZ329081). Вид тяготеет к кладе *Vannella*, объединяющей преимущественно морские и солоноватоводные формы, несмотря на выделение из пресноводного хозяина [1].

Значимость находки независимо подтверждена на швейцарском материале ампликонным секвенированием гена 18S рРНК: у форели с признаками NGD достоверно повышена представленность последовательности zOTU2, классифицированной как *Vannella* sp., для нее валидирована количественная ПЦР-система, а секвенирование по Сэнгеру показало, что она с наибольшей вероятностью происходит от *V. mustalahtiana* [3]. Это молекулярное соответствие, а не выделение изолята, однако обнаружение маркера вида за пределами России указывает на более широкое распространение, чем предполагалось.

Из жабр форели с признаками NGD в том же регионе выделен также штамм *Ptolemeba bulliensis* (Amoebozoa, Tubulinea), для которого впервые в роде получены последовательности генов актина и цитохром-с-оксидазы (*COX1*). В гене *COX1* обнаружен интрон группы I с рамкой считывания длиной 177 аминокислотных остатков, кодирующей хоминг-эндонуклеазу, первый случай у Amoebozoa за пределами *Dictyostelium* [2]. Штамм жизнеспособен в солоноватой воде, что ограничивает применимость соленостных перепадов как метода санации и указывает на возможность обмена амебной фауной между пресноводными и эстуарными участками.

Представление о едином возбудителе узелковой болезни жабр (NGD) не подтверждается данными. По немецкому материалу из жабр 12 больных форелей выделены девять штаммов амеб пяти родов: *Vannella* (4), *Hartmannella* (2), *Acanthamoeba* (1), *Naegleria* (1) и *Protacanthamoeba* (1) [5]. Позднее с NGD форели ассоциирована раковинная амеба *Rhogostoma minus* Belař, 1921, относящаяся не к Amoebozoa, а к Rhizaria. В том же исследовании из пораженных жабр выделялись *Acanthamoeba*, *Vermamoeba*, *Naegleria* и *Vannella* [6]. Случаи NGD с участием не идентифицированных до вида амеб описаны и в Италии [7], а метагеномный анализ швейцарских хозяйств выявил на жабрах форели, помимо Amoebozoa, представителей Diatomea, Platyhelminthes и Ciliophora [3].

Таким образом, NGD корректнее рассматривать не как моноэтиологическую инвазию, а как пролиферативный жаберный синдром, развивающийся при участии сменного комплекса факультативно-патогенных протистов на фоне плохих условий содержания. С практической стороны необходимо отметить, что отрицательный результат ПЦР на *V. mustalahtiana* не исключает NGD амебной этиологии.

В отличие от NGD, для амебной жаберной болезни (AGD) возбудитель установлен точно, им является, описанная по материалу от атлантического лосося *Salmo salar*, *Neoparamoeba perurans* (Amoebozoa, Discosea, Dactylopodida, Paramoebidae) [8], иногда называемая *Paramoeba perurans*. Это факультативный паразит, существующий и вне хозяина.

 © Авторы статьи / Authors of the article

AGD наносит значительный ущерб садковому выращиванию лосося в Северной Европе, Тасмании и Чили [8], [10]. Заболевание протекает чаще хронически и ограничивается клиническими изменениями жабр, такими как утолщение и слущивание эпителия, происходит сращение ламелл, формируются бело-серые очаги на фоне повышенной ослизненности, при этом круг восприимчивых хозяев не ограничивается лососевыми [10].

Прямых данных о случаях AGD в российском секторе Баренцева моря не опубликовано, однако климатические условия и технология садкового выращивания принципиально не отличаются от таковых в пораженных районах Северной Европы, что делает целесообразным включение *N. perurans* в перечень контролируемых агентов. Отдельного внимания заслуживает толерантность выделенных из пресноводной форели амеб к солоноватой воде [2], указывающая на проницаемость границы между пресноводным и морским звеньями региональной аквакультуры.

Прижизненная микроскопия нативных мазков слизи позволяет быстро оценить обилие амебоидных форм и отнести их к крупным группам, но не дает видовой идентификации [1]. Гистологически оценивают деформацию и утолщение ламелл, гиперплазию эпителия, слияние ламелл и филаментов, наличие и локализацию гранулем [1], [7]. Для полуколичественной оценки тяжести поражения служит шкала Gross Gill Score (GS), созданная для AGD и адаптированная затем для NGD у форели [4]. Ввиду труднодифференцируемой по морфологии полиродовой этиологии NGD решающее значение имеет анализ гена 18S/SSU рРНК [5], [6]. Для *N. perurans* применяются валидированные количественные ПЦР-системы, для NGD аналогичный подход реализован в виде qPCR к последовательности *Vannella* sp. Наиболее информативно ампликонное секвенирование 18S рРНК (метабаркодинг), оценивающее весь спектр микроэукариот на жабрах. При работе с рыбой обязательно подавление амплификации ДНК хозяина блокирующими праймерами [3], [4].

Терапевтические возможности для амебных болезней жабр ограничены. При AGD основным методом остается не химиотерапия, а купание рыбы в пресной воде и ванны с перекисью водорода, требующие повторных обработок [10]. При пресноводной NGD осмотический прием малоприменим, а толерантность ряда изолятов к изменению солености [2] дополнительно ограничивает его перспективы. Метронидазол и другие нитроимидазолы, активные против амеб *in vitro*, не допущены к применению у продуктивных животных. Скрининг разрешенных антипаразитарных соединений против *Vannella* sp. у форели проводился *in vitro* [11], но эффективность в культуре не переносится автоматически на условия хозяйства. Основное значение поэтому приобретают профилактические меры, такие как контроль плотности посадки, снижение органической нагрузки и обрастаний, поддержание кислородного режима, мониторинг жабр по шкале GS и раннее выявление амеб в мазках.

Заключение

Амебные патогены, прежде всего *Vannella mustalahtiana* и связанный с ней комплекс возбудителей NGD, представляют реальную угрозу для форелеводства Северо-Запада России. Оценка опирается на полевые наблюдения на Ладожском озере с идентификацией нового вида [1] и на последующее выделение из того же региона *Ptolemeba bulliensis* [2]. Показано, что термин «амебиаз рыб» объединяет нозологии с принципиально разной этиологией, а региональная проблематика сводится сейчас к NGD форели.

Полиэтиологичный характер заболевания, отсутствие патогномоничных признаков и отсутствие разрешенных для товарной аквакультуры химиотерапевтических средств определяют приоритетность диагностических и мониторинговых решений. Наиболее перспективно применение метабаркодинга гена 18S рРНК для регулярной оценки состава амебных сообществ на жабрах рыб и в воде хозяйств СЗФО с последующей разработкой видоспецифичных qPCR-систем [3]. Первоочередными задачами являются формирование референсной коллекции изолятов и последовательностей амеб от рыб хозяйств СЗФО, оценка их сезонной динамики в связи с температурой и плотностью посадки, сопоставление данных метабаркодинга с гистологической оценкой поражения жабр для установления диагностических порогов. Решение этих задач методически близко уже проводимым в регионе исследованиям патогенных рисков в аквакультуре на базе СПбГУВМ.

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Сообщество рецензентов Journal of Agriculture and Environment.

DOI: https://doi.org/10.60797/JAE.2026.73.14.2

Conflict of Interest

None declared.

Review

Community of Reviewers of the Journal of Agriculture and Environment.

DOI: https://doi.org/10.60797/JAE.2026.73.14.2

Список литературы на английском языке / References in English

1. Kudryavtsev A. *Vannella mustalahtiana*sp. nov. (Amoebozoa, Vannellida) and rainbow trout nodular gill disease (NGD) in Russia / A. Kudryavtsev, A. Parshukov, E. Kondakova // Diseases of Aquatic Organisms. — 2022. — 148. — P. 29–41. — DOI: 10.3354/dao03641

2. Kudryavtsev A. *Ptolemeba bulliensis*Watson et al. 2014 (Amoebozoa, Tubulinea) from freshwater NGD-affected rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*Walbaum, 1792) gills tolerates brackish water conditions / A. Kudryavtsev, E. Volkova, A. Parshukov // Journal of Fish Diseases. — 2025. — 48. — DOI: 10.1111/jfd.14132

3. Wynne J.W. 18S rRNA metagenomic analysis of nodular gill disease in Swiss rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / J.W. Wynne, C.J. English, S.M. Vannetti // Journal of Fish Diseases. — 2025. — 48. — DOI: 10.1111/jfd.14061

4. Vannetti S.M. Amoeba species colonizing the gills of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Swiss aquaculture / S.M. Vannetti, J.W. Wynne, C. English // Journal of Fish Diseases. — 2023. — 46. — P. 987–999. — DOI: 10.1111/jfd.13819

 © Авторы статьи / Authors of the article

5. Dyková I. New data on aetiology of nodular gill disease in rainbow trout,*Oncorhynchus mykiss* / I. Dyková, M. Kostka, F. Wortberg // Folia Parasitologica. — 2010. — 57. — P. 157–163. — DOI: 10.14411/fp.2010.021

6. Dyková I. Testate amoeba*Rhogostoma minus*Belař, 1921, associated with nodular gill disease of rainbow trout,*Oncorhynchus mykiss*(Walbaum) / I. Dyková, T. Tyml // Journal of Fish Diseases. — 2016. — 39. — P. 539–546. — DOI: 10.1111/jfd.12384

7. Quaglio F. Nodular gill disease in farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Italy / F. Quaglio, A. Perolo, P. Bronzatti // Journal of Fish Diseases. — 2016. — 39. — P. 1139–1142. — DOI: 10.1111/jfd.12446

8. Young N.D. *Neoparamoeba perurans*n. sp., an agent of amoebic gill disease of Atlantic salmon (*Salmo salar*) / N.D. Young, P.B.B. Crosbie, M.B. Adams // International Journal for Parasitology. — 2007. — 37. — P. 1469–1481. — DOI: 10.1016/j.ijpara.2007.04.018

9. Constenla M. *Endolimax piscium*sp. nov. (Amoebozoa), causative agent of systemic granulomatous disease of cultured sole,*Solea senegalensis*Kaup / M. Constenla, F. Padrós, O. Palenzuela // Journal of Fish Diseases. — 2014. — 37. — P. 229–240. — DOI: 10.1111/jfd.12097

10. Padrós F. Diseases caused by amoebae in fish: an overview / F. Padrós, M. Constenla // Animals. — 2021. — 11. — DOI: 10.3390/ani11040991

11. Jensen H.M. Gill amoebae from freshwater rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): in vitro evaluation of antiparasitic compounds against*Vannella*sp. / H.M. Jensen, A.M. Karami, H. Mathiessen // Journal of Fish Diseases. — 2020. — 43. — P. 665–672. — DOI: 10.1111/jfd.13162