

Patogeni mikroorganizmi u deseteronožnih rakova

Čorkalo, Marko

Undergraduate thesis / Završni rad

2020

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:794568>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-05**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO–MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

Patogeni mikroorganizmi u deseteronožnih rakova
Microbial pathogens in decapod crustaceans

Seminarski rad

Marko Čorkalo

Preddiplomski studij znanosti o okolišu

Undergraduate Study of Environmental Sciences

Mentorica: doc. dr. sc. Sandra Hudina

Zagreb, 2020.

Sadržaj

1. Uvod	
1.1. Problemi slatkovodnih staništa.....	1
1.2. Deseteronožni rakovi i njihova važnost u ekosustavu.....	2
2. Kategorizacija patogenih mikroorganizama.....	3
2.1. Gljive i oomicete.....	4
2.1.1. <i>Aphanomyces astaci</i>	4
2.1.2. <i>Fusarium</i>	5
2.2. Virusi.....	6
2.2.1. WSSV.....	8
2.2.2. PstDNV.....	9
2.3. Bakterije.....	9
2.3.1. <i>Vibrio</i>	10
2.3.2. <i>Spiroplasma</i>	10
3. Zaključak.....	11
4. Literatura.....	14
5. Prilog.....	21
6. Sažetak.....	34
7. Summary.....	35

1. Uvod

1.1. Problemi slatkovodnih staništa

Iako zauzimaju vrlo mali dio površine Zemlje (oko 0,8 %), slatkovodni se ekosustavi smatraju jednim od najugroženijih na svijetu (Dudgeon i sur. 2006). Njihovoj degradaciji najviše doprinosi antropogeni utjecaj koji se ogleda izgradnjom brana, eutrofikacijom, otpadnim vodama te pretjeranim, nekontroliranim izlovom slatkovodnih organizama (Rahel 2007; Strayer, 2006). Također, Međunarodna unija za očuvanje prirode („International Union for Conservation of Nature and Natural Resources“, IUCN) navodi invazivne strane vrste kao jedan od vodećih razloga gubitka biološke raznolikosti. Alohtone jedinke zbog kompetitivno boljih karakteristika životnog ciklusa poput bržeg rasta, naglašene agresivnosti, ranijeg dostizanja spolne zrelosti, većeg fekunditeta (Hudina i sur. 2016), direktno potiskuju autohtone populacije što, dakako, ograničava funkcionalnost i normalan sklad uvriježen u okolišu te remeti dinamičku strukturu biocenoze (Holdich i sur. 2009). Također, njihova sposobnost hibridizacije s nativnim vrstama čime se smanjuje genetička raznolikost, zajedno s mogućnošću predatorstva na određenim beskraljčnjacima (Lodge i sur. 2000), reduciranja brojnosti makrofita (Lodge i Lorman 1987) te važnog učinka na zoobentos (Stenroth i Nyström 2006) i filamentne alge (Charlebois i Lamberti 1996) dovode do narušavanja i neravnoteže biotopa. Povrh svega navedenog, svakako treba naglasiti da su invazivne strane vrste naročito često i prijenosnici novih patogena i bolesti (Crowl 2008; Pongsiri i sur. 2009; Wood 2017), što dodatno prorijetuje preostale autohtone biljne i životinjske zajednice, što opterećuje raspodjelu resursa na ekološkim nišama te se odražava na kruženje tvari i protok energije. Gledajući globalno, bogatstvo živog svijeta postepeno se iscrpljuje do te mjere da pojedinim vrstama prijete čak opasnost od izumiranja. Ovi krucijalni motivi nagnali su stručnjake da utemelje Crvenu knjigu, najobuhvatniji popis ugrožene flore i faune, s ciljem njihove dugoročne revitalizacije te trajnog suzbijanja od masovnog nestanka. Ipak, da bi se spriječila ili barem ublažila ljudska eksploatacija staništa, njegovale izvorne krajobrazne vrijednosti te poticao prosperitet osjetljivih skupina organizama nije dostatno samo to. Apelira se na konstantan monitoring i revidiranje podataka, osvještavanje javnosti o aktualnim ekološkim pitanjima te poštivanje zakonske regulative. Još je Rachel Carson u svojoj knjizi „Silent Spring“ pridavala osobitu pozornost apsolutno svim živućim vrstama, odvažno naglašavajući ključnu ulogu pojedinačno svake od njih u hranidbenoj mreži. Na simboličan način

je tumačila neraskidivu isprepletenost vitalnih bića, čovjeka i prirode koristeći fenomen domino efekta: naizgled marginalan i beznačajan nepoželjni događaj dovoljan je za pokretanje lančane reakcije u kojoj je to zbivanje istodobno i uzrok sljedećeg. Budući da deseteronožni rakovi čine glavninu ukupne biomase u slatkovodnim ekosustavima te predstavljaju bitnu kariku za njezinu održivost i stabilnost (Balian i sur. 2007), u sljedećim sam se odlomcima rada usredotočio izričito na ovu skupinu beskralježnjaka.

1.2. Deseteronožni rakovi i njihova važnost u ekosustavu

Cjelokupan red deseteronožnih rakova obuhvaća oko 15 000 različitih predstavnika, doduše njih tek preko 3000 izričito pripada slatkovodnim vrstama (De Grave i sur. 2009). Prema Cumberlidgu i sur. (2009; 2014), slatkovodni rakovi i škampi, riječni rakovi te porodica Aeglidae osnovne su skupine organizama čiji opstanak i fekunditet uvelike ovisi o vodama na kopnu - rijekama, jezerima, barama, močvarama, potocima, podzemnim vodenim tokovima. Iako sva prethodno spomenuta staništa zajedno ne čine niti 3% ukupne vode na planetu (Dudgeon i sur. 2006) te su izrazito nestabilna i diskontinuirana, širok splet omanjih ekoloških niša sa specifičnim biotičkim i abiotičkim svojstvima uvjetuje pogodnu sredinu za jedinstveni i raznovrsni živi svijet koji nastanjuje slatkovodne ekosustave. Osim što jedinke deseteronožnih rakova pretežno količinski dominiraju u takvim akvatičnim prostorima, a istodobno aktivno sudjeluju u biološkim ciklusima mnogobrojne flore i faune, predstavljaju i ključan čimbenik u strukturi prehrambenih lanaca. Vrste iz potkoljena Crustacea bitni su konzumenti na raznim trofičkim razinama jer pokazuju varijabilnost u načinu dobivanja energije, potrebne za odvijanje normalnih vitalnih funkcija te održavanje homeostaze. Tako deseteronožni rakovi mogu biti herbivori, detritivori i omnivori, a ovisno o principu ishrane u datoj okolini obnašaju i ulogu predatora ili plijena. Neposredno nakon izvaljivanja i presvlačenja, jedinke slatkovodnih rakova su najranjivije, stoga u tom periodu posebice bivaju izložene ulovu mnogih terestričkih (vidre, kune, čaplje, galebovi, patke) i vodenih (štuke, jegulje, ličinke vretenaca) životinjskih organizama (Maguire 2010). Osim toga, upravo se zbog svoje veličine tijela, dugog životnog vijeka, sposobnosti bioturbacije i transporta sedimenta uslijed biološke aktivnosti (kopanje staništa) te jake asimilacije dušika biljnog i animalnog podrijetla (Statzner i Sagnes 2008; Weinländer i Füreder 2011; Haggerty i sur. 2002), ogleđa osobita važnost i utjecaj koji imaju populacije deseteronožnih rakova na slatkovodni okoliš te životne zajednice koje u njima

obitavaju. Premda Collen i sur. (2009; 2014) procjenjuju da se godišnje otkrije i opiše između 55 i 60 novih vrsta, udio slatkovodnih deseteronožnih rakova u svijetu ima tendenciju stagnacije. Iznimna osjetljivost potkoljena Crustacea na kolebanja okolišnih faktora sa slabom mogućnosti tolerancije i prilagodbe na brzo oscilirajuće promjene zasigurno je doprinijela depopulacijskom stanju. Također, otegotna je okolnost i ta što juvenilni slatkovodni rakovi u prirodi podliježu naglom mortalitetu, gdje je stopa preživljavanja od 5 do 10 % (Kawai i Cumberlidge 2016). Iz tih je razloga sve značajnije dolazila do izražaja potreba za razvojem akvakulture kao djelatnosti, gdje se u mrijestilištima, uz čovjekovu intervenciju i regulaciju, generiraju jedinke deseteronožnih rakova za konzumacijske svrhe i/ili akvaristiku. Paralelno, intenziviranjem samog uzgoja sve se više inzistiralo na evaluaciji i pomnijem praćenju zdravstvenog statusa vodenih životinja, s obzirom da se tijekom zaražavanja gotovo i nije mogao zamijetiti, a oboljele vrste ponašale su se asimptomatski, eventualno pokazujući generalizirane naznake benignih tegoba i poteškoća. Oronulost mišića i distrofija, tromost, dezorijentiranost samo su neka od istovjetnih, učestalih znakova bolesti koje prvotno nastupaju prilikom većine infektivnih procesa, a zajednička su karika među širokim dijapazonom imunoloških reakcija koje se javljaju uslijed poremećenog stanja organizma. Slijedom toga, oslabljena fauna biva podložnija konkurentskim interakcijama, što neminovno pogoduje prenošenju zaraze. Uspoređujući etiologiju bolesti deseteronožnih rakova s kliničkom slikom riba, inače znatno proučenije te akvakulturno naručito cijenjene skupine organizama, lako se uočava diskrepancija. Iako su slatkovodni deseteronožni rakovi domaćini širokom spektru patogena, kako bi se pouzdano došlo do njihove dijagnoze te patoloških zaključaka, nerijetko su jedina opcija složene laboratorijske pretrage koje se obavljaju tek nakon smrti jedinki, dok kod riba to nije slučaj. U tom kontekstu, u predstojećem sadržaju završnog rada fokusirao sam se na mikroorganizme, konkretno gljive/oomicete, bakterije i viruse, koji uzrokuju fatalne bolesti kod potkoljena Crustacea.

2. Kategorizacija patogenih mikroorganizama

Iako je prividno velik broj mikroorganizama dokumentiran u stručnim knjigama i publikacijama, istraženost im je poprilično niska te ne postoji sistematizirani pregled patogenih vrsta. Mnoštvu navodno potvrđenih patogena eksperimentalno nikada nije dokazano da stvarno uzrokuju bolesti te rezultiraju s nepovoljnim simptomima na domaćinima. Cilj ovog rada je dati kategorizaciju do sada objavljenih radova vezanih uz potencijalne mikrobne patogene rakova.

Studioznim proučavanjem literature analizirao sam preko 250 znanstvenih radova koji se tiču opisanih mikroba na slatkovodnim rakovima. Ovisno o tome koji je tip mikroorganizma zarazio pojedine vrste deseteronožnih rakova, razvrstavam ih u tri skupine: gljive i oomicete, viruse te bakterije. Na osnovi dostupnih relevantnih informacija podijelio sam mikroorganizme prema narednim kriterijima: 1. patogeni, razlikuju se od kontrolne grupe rakova pojavom mortaliteta i/ili simptoma (morfoloških, histoloških, fizioloških, bihevioralnih); 2. nepatogeni, bez znakova infekcije, jedinke rakova zdrave, sposobne za opstanak; 3. nema dovoljno podataka (engl. data deficient), nije eksperimentalno testirana infektivnost, ujedno moguće da postupak zaražavanja nije uspio ili da autori nisu jasno napisali rezultate testiranja. Prema ovom načelu sam sveukupno evidentirao 214 potencijalnih uzročnika bolesti kod deseteronožnih rakova (tablica 1; tablica 2; tablica 3).

2.1. Gljive i oomicete

U tablici 1 objedinjeno je 110 različitih vrsta gljiva i oomiceta, a za njih 9 eksperimentalno je ispitana infektivnost. Svega 1 mikrob pokazao je nepatogeni karakter, dok broj potvrđenih patogena iznosi 8. Dakle, uspješno je klasificirano samo 8.18 % uzoraka, što implicira da njih 101 (91.82 %) spada u kategoriju „data deficient“.

Premda su infekcije gljivama i oomicetama relativno učestale kod slatkovodnih rakova, Longshaw (2016) pojašnjava da pretežit dio tih mikroorganizama nije rizičan na zdravlje jedinki iz potkoljena Crustacea. S druge strane, nekolicina kultura ne samo da izaziva mnogobrojne štetne simptomatske reakcije prilikom zaražavanja, već u kratkim periodima rezultira sa snažnim mortalitetom. Dolično, na idućim sam stranicama završnog rada izdvojio i nešto detaljnije analizirao dva klasična primjera takvih patogenih mikroorganizma; *Aphanomyces astaci* i *Fusarium sp.*

2.1.1. *Aphanomyces astaci*

Oomiceta *Aphanomyces astaci* (Shikora, 1906) uzročnik je račje kuge, najproučavanije i najopasnije bolesti koja zahvaća zajednice slatkovodnih rakova. Prema Aldermanu and Polglaseu (1988) *A. astaci* je zajedno s invazivnim sjevernoameričkim vrstama rakova prvotno uvedena u dolinu rijeke Po u Italiji, odakle je započelo njeno daljnje širenje te rapidno pustošenje staništa sa

autohtonim rakovima na europskom kontinentu. Posljedično, posljednjih 150 godina slatkovodni ekosustavi Europe suočeni su s masivnim pomorom nativnih deseteronožnih rakova, jer unesene strane jedinke djeluju kao vektor širenja zaraze (Becking i sur. 2015). Iako različite vrste rakova pokazuju bitno drugačiji stupanj osjetljivosti na infekciju, generalno je svaki pojedini rak sklon obolijevanju, a time i podložan izrazito visokoj stopi smrtnosti koju izaziva račja kuga. Kod tipičnih europskih vrsta poput *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858), bjelonogog raka, *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823), turskog raka i *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758), riječnog raka moguće je potpuno istrebljenje čitavih populacija, dočim su *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852), signalni rak te *Procambarus clarkii* (Girard, 1852), crveni močvarni rak, kao uobičajni predstavnici prirodnih sjevernoameričkih biotopa, u daleko manjoj mjeri ugroženi. Štoviše, zahvaljujući koevoluciji s patogenom *A. astaci*, spomenuti organizmi stekli su otpornost na razvoj bolesti, stoga su kod njih simptomi račje kuge puno blaži, a manifestiraju se u obliku benignih meleaniziranih lezija, erozije tkiva i organa ili defekta udova koji, međutim, u određenim okolnostima mogu biti i kobni (Aydin i sur. 2014). Prema „Global invasive species database“ (GISP) *A. astaci* je uvrštena među 100 najgorih svjetskih invazivnih vrsta radi čega je od izuzetne važnosti povećati razinu opće informiranosti u vezi potonje problematike što na znanstveno-istraživačkom nivou što na onom legislativno-stručnom. Tako se u posljednje vrijeme teži unaprjeđenju kvalitete dijagnostičkih metoda kako bi se olakšala i ubrzala identifikacija mikroorganizma, kontinuiranom monitoringu, prevenciji te pravodobnom prepoznavanju, promicanju konkretnih zaštitnih strategija, a sve s konačnim ciljem sprječavanja i zaustavljanja intenzivnijeg napredovanja bolesti i reduciranja prenošenja zaraze.

2.1.2. Fusarium

Fusarium sp. predstavlja obilno prisutan rod gljiva u mikrobnjoj zajednici tla, a zbog bliske povezanosti s florom primarno je znan u agronomiji i poljoprivrednim djelatnostima. Sposobnost proizvodnje mikotoksina ovog kozmopolitski rasprostranjenog nametnika svrstava među najbitnije biljne patogene (Uhlir i sur. 2007; Nalim i sur. 2009). Budući da izaziva štete na usjevima i nasadima te smanjuje veličinu zrna ratarskih kultura, gubitak prinosa je garantiran, što se nepovoljno odražava na čovjekovu ekonomsku dobit i profitabilnost. Prema Desjardinsu (2006) osim podrazumijevanog negativnog financijskog aspekta, vrste roda *Fusarium* mogu itekako ugroziti zdravlje ljudi i životinja, kontaminirajući prehrambene namirnice biljnog

podrijetla, imunokompromitirajući te toksično djelujući na metaboličke aktivnosti domaćina. Uz sve spomenuto, niti slatkovodni rakovi nisu lišeni lošeg učinka koje imaju ove patogene gljivice. *Fusarium sp.* smatra se glavnim krivcem nastanka „burn spot disease syndrome“, bolesti koja se manifestira nizom ozljeda sličnih opeklinama, uzrokujući melanizaciju egzoskeleta i škrga rakova (Makkonen i sur. 2013; Quaglio i sur. 2006; Chinain i Vey 1988). Na slici 1 vidljiva je oštećena zaštitna hitinska kutikula raka sa smeđe-crvenim obojenjem kao odgovorom na povredu. Prema Makkonenu i sur. (2013) osobito u delikatnim uvjetima, kakve iziskuje akvakultura, *Fusarium sp.* postiže još drastičniji efekt, potičući kolaps cjelokupnog sustava.



Slika 1: „Burn spot disease syndrome“

(URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0022201113000499>)

2.2. Virusi

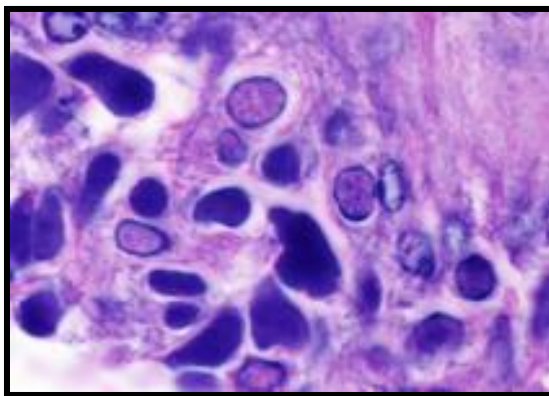
Tablica 2 sadržava 24 virusa zabilježena na jedinkama slatkovodnih rakova. Rezime kategorizacije glasi: od ukupno 11 vrsta mikroba na kojima je infektivnost eksperimentalno provedena, 10 ih je obistinilo virulentna svojstva, te je svrstano među potvrđene patogene. Preostali soj uvršten je u skupinu nepatogena. Drugim riječima, od svih razmotrenih virusnih čestica, 45.83 % je adekvatno grupiranih, a 13 (54.17 %) je bez dovoljno podataka.

Općenito je malo virusa koji zaražavaju slatkovodne rakove uklopljeno u biološku hijerarhijsku ljestvicu te sistematski rangirano. Jednom taksonomski okarakterizirani virusi nerijetko bivaju potpuno izmijenjeni te ponovno integrirani u drugačije strukturirano filogenijsko stablo, što se automatski referira na njihovu znanstvenu klasifikaciju. Formalnu kategorizaciju narečenih mikroba je zahtjevno ponuditi iz nekoliko razloga. Prema Longshawu (2016) izostanak stručnog kadra zaduženih za patološke i viruloške studije jedan je od temeljnih problema, a neistražena korelacija između biokemijskih i imunoloških značajki patogena i zdravih jedinki rakova definitivno ne pomaže cjelokupnoj situaciji. Nadalje Bateman i Stentiford (2017) smatraju da su ključni argumenti za globalnu neupućenost u ovu tematiku slaba opremljenost mikrobioloških laboratorija uzorcima stanica i tkiva rakova prikladnih za kultivaciju virusnih infekcija te nedostatak molekularnih primera (početnice), iskonske molekule u procesu sinteze DNA prijeko potrebne za dobivanje nukleotidne sekvence odnosno genske upute esencijalne za eksperimentalna testiranja na virusima. Dodatno, kod jedinki rakova ne postoji stanična linija, stalno etablirana stanična kultura koja bi se beskonačno proliferirala i time u kontroliranim uvjetima omogućila izolaciju patogena, što je posve uobičajena praksa kod pokusa s ribama ili kukcima (Edgerton i sur. 2004). Također, Yang i sur. (2014) obrazlažu da niska prevalencija bolesti, mogućnost razvoja nekolicine različitih virusnih sojeva odjednom unutar inficiranog domaćina te asimptomatska zaraza višestruko otežavaju identifikaciju patogena, a primijećeno je i da je svaki patogen izrazito specifičan prilikom odabira tkiva i/ili organela na kojem će parazitirati i početi se umnažati (Shi i sur. 2016; Simmonds i sur. 2017). Uzimajući potonji faktor u obzir, osim po tipu nukleinske kiseline te pripadajućim morfološkim obilježima, virusi su dodijeljeni adekvatnoj porodici na temelju same lokacije gdje se manifestirala infekcija (npr. *Hepatopancreatic reovirus* ili *Infectious pancreatic necrosis virus*). Međunarodni odbor za taksonomiju virusa („International Committee on Taxonomy of Viruses“, ICTV) ulaže velike napore kako bi se ustalile propisane norme, razriješile potencijalne nedoumice te uskladila pravila u vezi nomenklature i terminologije ovih mikroorganizama. Ujedno, redovito se predlažu nove odredbe kojima se nastoji pojednostaviti i skratiti imenovanje virusa kompleksnog nazivlja, ubrzati postupak sinonimizacije redefiniranih vrsta te konkretizirati i standardizirati sveobuhvatni proces klasifikacije. Svjetska organizacija za zdravlje životinja („World Organisation for Animal Health“, OIE) (2006) ističe da prosječno od 35 bolesti kojima može podleći vodena fauna, njih čak 16 uzrokovano virusom. Shodno tome, u tekstu se nadalje bavim

dvama patogenim vrstama; WSSV i PstDNV koje su u velikom obujmu zaslužne za permanentna ugibanja deseteronožnih rakova.

2.2.1. WSSV

Kao što i samo ime virusa sugerira, WSSV „White spot syndrome virus“ izvor je pojave bolesti koja se na zaraženim organizmima ispoljava u vidu bijelih mrlja. Ipak, bitno je napomenuti da je kod pojedinih jedinki primijećeno odstupanje od takvog uzorka (van Hulten i sur. 2001). Štoviše, oboljela fauna uopće ne mora pokazivati transparentne znakove infekcije, stoga je vrlo teško pravovremeno reagirati ukoliko nastupi problem i WSSV uđe među zdrave populacije rakova, rezultirajući fatalnim ishodom. Jedini zapaženi simptomi svode se na veoma letargično ponašanje te evidentnu slabost i tromost prilikom samog kretanja. Europska agencija za sigurnost hrane („The European Food Safety Authority“, EFSA) učinila je histološki pregled zaraženog tkiva rakova (slika 2), čime su dokazali da virus ima posljedice jedino za vrste iz razreda Crustacea, dok se na druge životinje i ljude ne odnosi. Usprkos tome, Yan i sur. (2004) te Vijayan i sur. (2005) zasebno su uočili i replikaciju WSSV u drugim domaćinima. Sánchez-Paz (2010) postulira da je preko 100 vrsta iz koljena člankonožaca osjetljivo na navedeni patogen, te je tako opovrgnuto prijašnje mišljenje da WSSV ne inficira ostale skupine beskralježnjaka. Široka zastupljenost ovog mikroorganizma u prirodi poglavito dovodi do pada kondicije među račjim populacijama, što dugoročno kvari njihovu vijabilnost, k tome, u planskom uzgoju te industriji riječnih rakova i škampa, visoki koeficijent mortaliteta upućuje na pad proizvodnje i ekonomski deficit (Kanchanaphum i sur. 1998).



Slika 2: Zaraženo tkivo raka inficirano WSSV

(URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0022201117300423>)

2.2.2. PstDNV

PstDNV „*Penaeus stylirostris* densovirus“ prethodno zvan IHHNV „Infectious hypodermal and hematopoietic necrosis virus“ patogen je za populacije deseteronožnih rakova. Ovaj DNA virus široke geografske rasprostranjenosti ponajprije zaražava škampe i kozice, a suzbijajući te opstruirajući njihov imunološki odgovor dopušta i infekcije drugim prenosiocima bolesti. Transmisija PstDNV može se odvijati dvojako: horizontalno, kontaminiranom vodom i/ili kanibalizmom te vertikalno, s roditelja, od kojih je barem jedan vektor virusa, na potomstvo. Mari i sur. (1993) objašnjavaju da ličinke te juvenilne jedinke slatkovodnih rakova ostvaruju kumulativnu smrtnost i preko 90 %, dok oboljele adultne vrste rijetko završavaju kobno. Simptomi zaraze vidljivi su tek nakon približno 35 dana od trenutka infekcije, a uključuju dezorijentiranost, smanjenu konzumaciju hrane, kao i narušen reproduktivni uspjeh. Najočitiiji znak bolesti je „Runt-Deformity Syndrome“, prezentiran abnormalnim i nepravilnim rastom te deformacijom kutikule u poodmakloj životnoj dobi (Kalagayan i sur. 1991). S obzirom da nije detektirano djelotvorno cjepivo koje bi u deseteronožnim rakovima stimuliralo stvaranje protutijela i aktiviralo specifičnu imunost, koja općenito nedostaje svim skupinama beskralježnjaka, jednom uneseni virus u akvakulturna postrojenja donosi značajne troškove u poslovanju. OIE nalaže da je svaki potencijalni izvor zaraze PstDNV smjesta potrebno prijaviti.

2.3. Bakterije

U tablici 3 prikazano je 80 bakterijskih sojeva, pronađenih u staničnim organelima deseteronožnih rakova. Prema kategorizaciji osmišljenoj u ovom radu, 11 mikroba potvrdilo je karakteristike patogena, a 6 ih je odijeljeno u grupu nepatogena. Iz toga proizlazi da je 63 (78.75 %) vrsta bakterija kategorizirano kao „data deficient“, odnosno za 21.25 % mikroorganizama je eksperimentalno dokazano kako utječu na vrste iz potkoljena Crustacea.

Iz jedinki deseteronožnih rakova izoliran je pozamašan niz bakterijskih kultura. Ponekad ti mikrobi ne utječu samo na zdravlje inficiranih životinja, već imaju i negativan značaj za čovjeka.

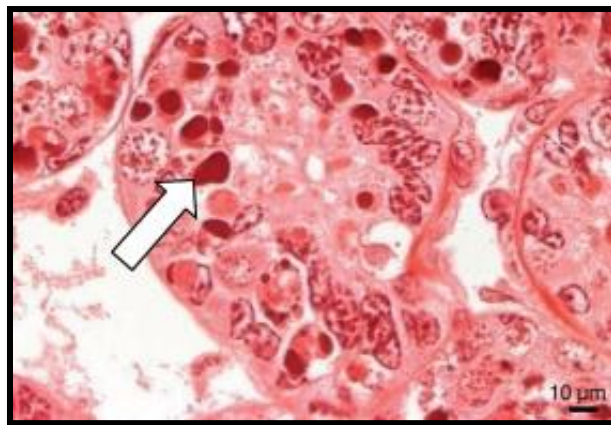
Prema Wangu (2011) slatkovodne vrste iz potkoljena Crustacea u svojim organima i tkivima mogu uz toksične tvari poput kemikalija, teških metala i pesticida bioakumulirati i potencijalne patogene. S obzirom da su rakovi redovan dio gastronomske ponude, ljudi su u prilici zaraziti se jedući termički nedovoljno obrađeno meso u kojem se nalaze bakterije. Upravo rodovi *Vibrio* i *Spiroplasma*, o kojima će biti govora u nastavku seminara, inkliniraju pogubno djelovati na nerezistentne pojedince.

2.3.1. *Vibrio*

Bakterije iz roda *Vibrio* čovječanstvo je tijekom burne povijesti najbolje upoznao u prvoj polovici 19. stoljeća kada je soj *Vibrio cholerae* uzrokovao koleru, karantensku bolest koja je ubrzo krenula harati diljem svijeta. Ishodišna točka ova glasovite infekcije bilo je porječje rijeke Ganges na indijskom potkontinentu, a nedugo potom zaraza je uzela maha te se trgovačkim putevima proširila zapadnom Europom i Rusijom, odakle je dalje izbila i na područje Sjeverne Amerike. Ondašnje oskudne higijenske navike, nepravilna dispozicija ljudskih otpadnih tvari, prljavi vodoopskrbni izvori, profilaksa svedena na minimum samo su poslužili kao agens da pošast poprimi pandemijske razmjere. Također, kratko vrijeme inkubacije, svega par dana nakon doticaja s mikrobom, rezultiralo je s brzim napredovanjem oboljenja (Faruque i sur. 1998). Profuzna vodenasta stolica, spazam mišića, povraćanje, oligurija, dehidracija, zatajenje bubrega samo su neki od pripadajućih promptnih reakcija na ingestiju patološki zagađene hrane i vode. Šok i smrt nastupaju ako se ne uspiju nadoknaditi elektroliti i rehidrirati organizam, što je u suvremeno doba razvojem medicine i odgovarajućih antibiotskih lijekova i terapija poprilično nerealno za očekivati. Eysis i sur. (2013) ističu da je trenutačno opisano približno 100 vrsta unutar roda *Vibrio* od kojih svega dvanaest stvara prijetnju za čovjeka, dok Robinson (2014) kao najčešće diseminatore oboljenja, osim školjkaša, riba i liganja, navodi upravo slatkovodne rakove. Međutim, kontakt ovog mikroba sa zdravom jedinkom raka ne mora nužno završiti letalnim ishodom, naprotiv do razvoja infektivne bolesti dolazi isključivo kada su jedinke izložene ekstremnom stresu, primjerice ako su podvrgnute nekvalitetnoj vodi ili suočeni s prenapučenosti na staništu (Eaves i Ketterer 1994). Takvi organizmi kojima je neophodan povod i labilan obrambeni sustav domaćina da prouzrokuju akutno stanje nazivaju se oportunistički patogeni.

2.3.2. Spiroplasma

Rod *Spiroplasma* spada u grupu bakterija koji ne posjeduju staničnu stijenkicu. Nepostojanje gena koji kodiraju enzime za biosintezu mureina (peptidoglikana), glavne strukturne sastavnice zaštitnog ovoja koji inače obavija bakterije, kolektivno je obilježje takvih mikroorganizama. Time je u startu nagovješten obligatan nametnički životni režim, bez mogućnosti za neovisnim, slobodnim boravkom u prirodi. Iskorištavajući hranjive tvari domaćina dolazi do rasta i razmnožavanja parazita, što dovodi do pojave bolesti. S vremenom su mnoge funkcije i tvorbe spiroplazmama u datim okolnostima postale jednostavno suvišne te je otpočeo proces regresivne evolucije na koji se ovaj patogen prilagodio morfološkim i fiziološkim nazatkom te degeneracijom genoma. Iako su Mansfield i sur. (2012) konstatirali da vrste iz roda *Spiroplasma* prvenstveno zaražavaju raznovrsne skupine biljaka i kukaca, u Kini su inicijalno pronađene nakupine ovih bakterijskih kolonija i na slatkovodnim rakovima (Wang i sur. 2005). Uz to, Etienne i sur. (2018) dodaju da su do sada serološkim testovima zabilježena i tri slučaja oboljevanja kod ljudi. Izolacijom infektivnog soja Ding i sur. (2015) ustanovili su da spiroplazme prodiru u hemolimfu, srčane mišiće, spolne žlijezde, škrge i vezivna tkiva zdravih jedinki rakova, uzrokujući citoplazmatska inkluzijska tijela (slika 3) te tremor međusobno nepovezane muskulature, što naposljetku završava s ugibanjima. Od tada je interes za ovog patogena naglo narastao s obzirom da je akvakulturna industrija trpila izdašne gubitke.



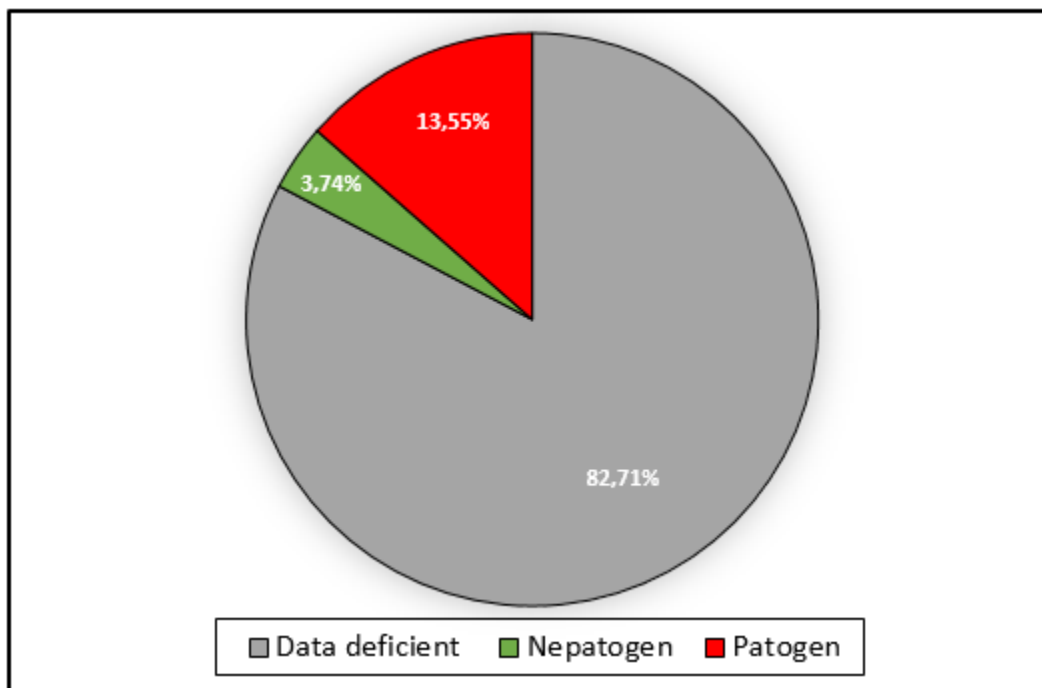
Slika 3: Inkluzijska tijela u tubulima gonada kod oboljelog raka

(URL: <https://www.int-res.com/articles/ab2012/16/b016p001.pdf>)

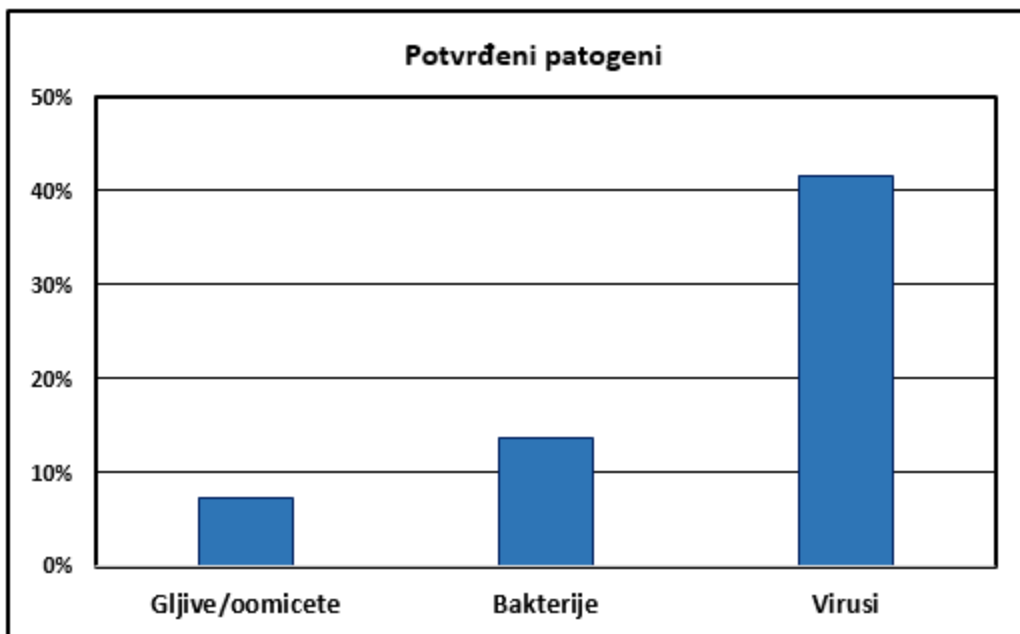
3. Zaključak

Integrirajući reprezentativne informacije iz svih triju pojedinačnih tablica (tablica 1; tablica 2; tablica 3), dobio sam egzaktnu uvid u sveobuhvatno stanje pregledanih mikroba i njihov uzajamni odnos (slika 4). Očigledan je nesrazmjer u omjerima između mikroorganizama na kojima je infektivnost eksperimentalno provedena te onih mikroba za koje nije bilo dovoljno podataka na temelju kojih bi se svrstali u skupinu patogena ili nepatogena. Sukladno s postavljenim kriterijima, ispada da preko 80 % razmatranih mikroorganizama pripada „data deficient“ kategoriji, što aludira na manjak referentnih saznanja o patogenosti i virulenciji istih te predmnijeva opasnost za populacije rakova u prirodi i akvakulturi. Komplikirana i neprestano mijenjajuća taksonomija te velika raznolikost i nedostatak istraživanja mikrobnih sojeva, uz pogrešan zaključak da je svaki mikroorganizam pronađen u mrtvom raku ujedno i agens obolijevanja, doveli su do vrlo malog postotka jasno utvrđenih patogena (svega 13.55 % od ukupnog broja proučenih uzoraka). Usporedno s ostalim tipovima mikroorganizama koji su bili u mogućnosti izazvati simptome i bolest kod slatkovodnih deseteronožnih rakova, skupina s daleko najvećim postotkom dokazanih patogena, čak 41.66 %, jesu virusi (10 patogena/24 analizirane virusne čestice). Sljedeće su bakterije s 13.75 % (11 patogena/80 analiziranih bakterijskih sojeva) i naposljetku gljive/oomicete s 7.27 % (8 patogena/110 analiziranih gljiva i oomiceta) eksperimentalno potvrđena uzročnika zaraze. Navedeni rezultati iskazani su slikom 5. Iako kod potkoljena Crustacea nerijetko postoje ograničeni specifični znakovi infekcije, odnosno zaraženi rakovi pretežno pokazuju nejedinstvene simptome kao što su autotomija, anoreksija, letargija, koje vežemo uz širok spektar različitih bolesti, ipak sam primijetio da patogeni mikroorganizmi češće napadaju i zahvaćaju određena tkiva i stanične organele od drugih. Tako virusi kod jedinki slatkovodnih rakova prvenstveno pogađaju probavnu žlijezdu (hepatopankreas), dok se bakterije i gljive/oomicete podjednako stacioniraju na egzoskeletu (kutikuli) i ekstremitetima te u škragama i crijevnom epitelu. Na slici 6 sažeto je prikazano 8 vrsta iz potkoljena Crustacea na kojima su najčešće bivali izučavani potencijalni patogeni među evidentiranom literaturom. Statističkom obradom dobivenih podataka ustanovio sam da veći broj mikroorganizama zaražava one deseteronožne rakove koji su opsežnije zastupljeni u znanstvenim studijama i/ili su komercijalno bitni. Ova naizgled logična konstatacija može krajnje netočno sugerirati realno stanje u okolišu.

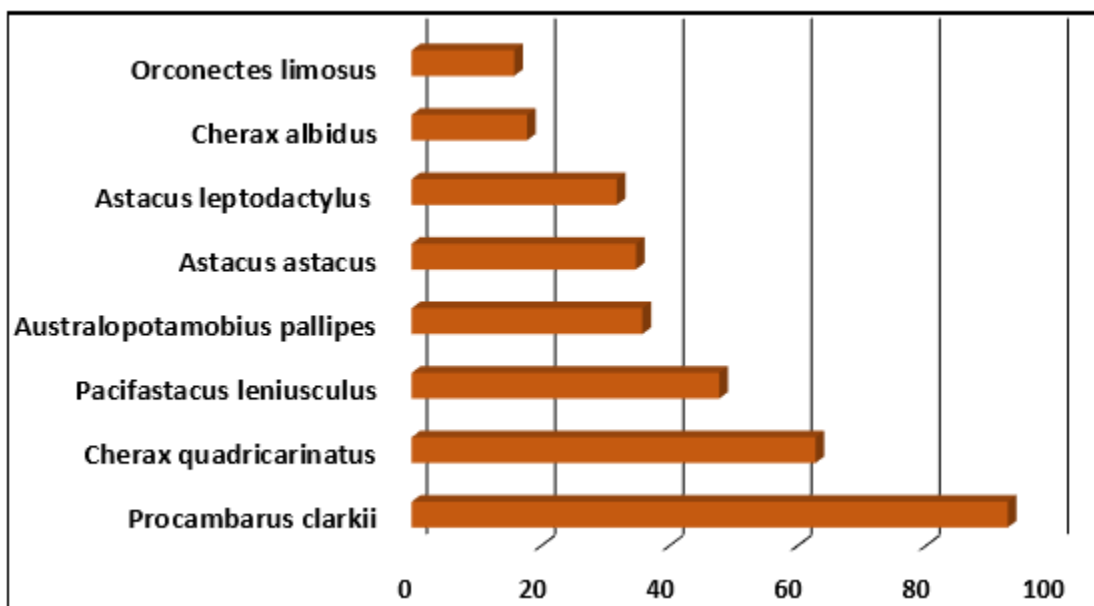
Naime, posve je neizgledno da su istraženi je te akvakulturno i tržišno iskorištenije i interesantnije jedinke deseteronožnih rakova poput *Procambarus clarkii* i *Cherax quadricarinatus* prirodno sklonije infekciji od drugih, manje proučavanih vrsta kao što su *Orconectes limosus* ili *Astacus leptodactylus*.



Slika 4: Udio klasificiranih mikroorganizma prema zadanim kriterijima



Slika 5: Eksperimentalno potvrđeni patogeni po tipovima mikroorganizama



Slika 6: Najčešće vrste slatkovodnih deseteronožnih rakova na kojima su provedena istraživanja vezana uz mikrobnne patogene

4. Literatura

- Aydin, H., Kokko, H., Makkonen, J., Kortet, R., Kukkonen, H., & Jussila, J. (2014). The signal crayfish is vulnerable to both the As and the PsI-isolates of the crayfish plague. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (413), 03
- Balian, E. V., Segers, H., Martens, K., & Lévêque, C. (2007). The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results. In *Freshwater animal diversity assessment* (pp. 627-637). Springer, Dordrecht
- Bateman, K. S., & Stentiford, G. D. (2017). A taxonomic review of viruses infecting crustaceans with an emphasis on wild hosts. *Journal of Invertebrate Pathology*, 147, 86-110
- Charlebois, P. M., & Lamberti, G. A. (1996). Invading crayfish in a Michigan stream: direct and indirect effects on periphyton and macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(4), 551-563
- Chinain, M., & Vey, A. (1988). Experimental study of *Fusarium solani*: infections in *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus* (Crustacea, Decapoda). *Diseases of Aquatic Organisms*, 5(3), 215-223
- Collen, B., Ram, M., Dewhurst, N., Clausnitzer, V., Kalkman, V. J., Cumberlidge, N., & Baillie, J. E. (2009). Broadening the coverage of biodiversity assessments. *Wildlife in a Changing World—An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*, 67
- Collen, B., Whitton, F., Dyer, E. E., Baillie, J. E., Cumberlidge, N., Darwall, W. R., ... & Böhm, M. (2014). Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global ecology and Biogeography*, 23(1), 40-51
- Crandall, K. A., Buhay, J. E. (2008). Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae - Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 295-301
- Crowl, T. A., Crist, T. O., Parmenter, R. R., Belovsky, G., & Lugo, A. E. (2008). The spread of invasive species and infectious disease as drivers of ecosystem change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(5), 238-246

- Cumberlidge, N., Ng, P. K., Yeo, D. C., Magalhães, C., Campos, M. R., Alvarez, F., ... & Clotilde-Ba, F. L. (2009). Freshwater crabs and the biodiversity crisis: importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation*, 142(8), 1665-1673
- Cumberlidge, N., Alvarez, F., & Villalobos, J. L. (2014). Results of the global conservation assessment of the freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae and Trichodactylidae): The Neotropical region, with an update on diversity. *ZooKeys*, (457), 133
- De Grave, S., Pentcheff, N. D., Ahyong, S. T., Chan, T. Y., Crandall, K. A., Dworschak, P. C., ... & Lemaitre, R. (2009). A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles bulletin of zoology*
- Desjardins, A. E. (2006). *Fusarium mycotoxins: chemistry, genetics, and biology*. American Phytopathological Society
- Ding, Z. F., Xia, S. Y., Xue, H., Tang, J. Q., Ren, Q., Gu, W., ... & Wang, W. (2015). Direct visualization of the novel pathogen, *S. piroplasma eriocheiris*, in the freshwater crayfish *P. rocambarus clarkii* (Girard) using fluorescence in situ hybridization. *Journal of fish diseases*, 38(9), 787-794.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163-182
- Eaves, L. E., & Ketterer, P. J. (1994). Mortalities in red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* associated with systemic *Vibrio mimicus* infection. *Diseases of Aquatic Organisms*, 19(3), 233-237.
- Edgerton, B. F. (2002b). Hazard analysis of exotic pathogens of potential threat to European freshwater crayfish. *Bulletin Fran,cais de la P^eche et de la Pisciculture* 367:813–822
- Edgerton, B. F. (2002c). A review of international biosecurity policy development in relation to movements of freshwater crayfish. *Bulletin Francais de la P^ , eche et de la Pisciculture* 367:805–812

- Edgerton, B. F., Henttonen, P., Jussila, J., Mannonen, A. R. I., Paasonen, P., Taugbøl, T., ... & SOUTY- GROSSET, C. A. T. H. E. R. I. N. E. (2004). Understanding the causes of disease in European freshwater crayfish. *Conservation Biology*, 18(6), 1466-1474
- Edgerton, B.F., Evans, L.H., Stephens, F.J., Overstreet, R.M., (2002a). Synopsis of freshwater crayfish diseases and commensal organisms. *Aquaculture*. 206, 57– 135
- Etienne, N., Bret, L., Le Brun, C., Lecuyer, H., Moraly, J., Lanternier, F., ... & Beven, L. (2018). Disseminated *Spiroplasma apis* infection in patient with agammaglobulinemia, France. *Emerging infectious diseases*, 24(12), 2382
- Evans, L. H., & Edgerton, B. F. (2002). Pathogens, parasites and commensals. *Biology of freshwater crayfish*, 377-438
- Eyisi, O. A., Nwodo, U. U., & Iroegbu, C. U. (2013). Distribution of *Vibrio* species in shellfish and water samples collected from the Atlantic coastline of south-east Nigeria. *Journal of health, population, and nutrition*, 31(3), 314
- Faruque, S. M., Albert, M. J., & Mekalanos, J. J. (1998). Epidemiology, Genetics, and Ecology of Toxigenic *Vibrio cholerae*. *Microbiology and molecular biology reviews*, 62(4), 1301-1314
- Haggerty, S. M., Batzer, D. P., & Jackson, C. R. (2002). Macroinvertebrate assemblages in perennial headwater streams of the Coastal Mountain range of Washington, USA. *Hydrobiologia*, 479(1-3), 143-154
- Holdich, D. M. (2002). *Biology of freshwater crayfish*, Blackwell Science, Oxford
- Holdich, D. M., Reynolds, J. D., Souty-Grosset, C., & Sibley, P. J. (2009). A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and management of aquatic ecosystems*, (394-395), 11
- Hudina, S., Hock, K., Radović, A., Klobučar, G., Petković, J., Jelić, M., & Maguire, I. (2016). Species-specific differences in dynamics of agonistic interactions may contribute to the competitive advantage of the invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) over the native narrow-clawed crayfish (*Astacus leptodactylus*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 49(3), 147-157

IUCN (2020). IUCN Red List of Threatened Species. <[http:// www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 13 August 2020.

Kalagayan, H., Godin, D., Kanna, R., Hagino, G., Sweeney, J., Wyban, J., & Brock, J. (1991). IHHN virus as an etiological factor in runt- deformity syndrome (RDS) of juvenile *Penaeus vannamei* cultured in Hawaii. *Journal of the World Aquaculture society*, 22(4), 235-243.

Kanchanaphum, P., Wongteerasupaya, C., Sitidilokratana, N., Boonsaeng, V., Panyim, S., Tassanakajon, A., ... & Flegel, T. W. (1998). Experimental transmission of white spot syndrome virus (WSSV) from crabs to shrimp *Penaeus monodon*. *Diseases of aquatic organisms*, 34(1), 1-7

Kawai, T., & Cumberlidge, N. (Eds.). (2016). A global overview of the conservation of freshwater decapod crustaceans. Springer International Publishing

Lajtner, J., Klobučar, G., Maguire, I., Lucić, A., Štambuk, A., & Erben, R. (2005). They came from the Danube River-History and present status of *Dreissena polymorpha* and *Orconectes limosus* in Croatia. *Biological Invasions in Inland waters*, 46

Latijnhouwers, M., de Wit, P. J., & Govers, F. (2003). Oomycetes and fungi: similar weaponry to attack plants. *Trends in microbiology*, 11(10), 462-469

Lodge, D. M., & Lorman, J. G. (1987). Reductions in submersed macrophyte biomass and species richness by the crayfish *Orconectes rusticus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(3), 591-597

Lodge, D. M., Taylor, C. A., Holdich, D. M., & Skurdal, J. (2000). Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. *Fisheries*, 25(8), 7-20

Longshaw, M. (2016). Parasites, commensals, pathogens and diseases of crayfish. *Biology and Ecology of crayfish*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 171-250

Maguire, I. (2010). Slatkovodni rakovi-Priručnik za inventarizaciju i praćenje stanja

Makkonen, J., Jussila, J., Koistinen, L., Paaver, T., Hurt, M., & Kokko, H. (2013). *Fusarium avenaceum* causes burn spot disease syndrome in noble crayfish (*Astacus astacus*). *Journal of invertebrate pathology*, 113(2), 184-190

- Makkonen, J., Kokko, H., Vainikka, A., Kortet, R., & Jussila, J. (2014). Dose-dependent mortality of the noble crayfish (*Astacus astacus*) to different strains of the crayfish plague (*Aphanomyces astaci*). *Journal of Invertebrate Pathology*, 115, 86-91
- Mansfield, J., Genin, S., Magori, S., Citovsky, V., Sriariyanum, M., Ronald, P. & Toth, I. A. N. (2012). Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Molecular plant pathology*, 13(6), 614-629.
- Mari, J., Bonami, J. R., & Lightner, D. (1993). Partial cloning of the genome of infectious hypodermal and haematopoietic necrosis virus, an unusual parvovirus pathogenic for penaeid shrimps; diagnosis of the disease using a specific probe. *Journal of general virology*, 74(12), 2637-2643
- Martin, J. W., Davis, F. E. (2001). An updated classification of the recent Crustacea. Natural history museum of Los Angeles county, Science series
- Nalim, F. A., Elmer, W. H., McGovern, R. J., & Geiser, D. M. (2009). Multilocus phylogenetic diversity of *Fusarium avenaceum* pathogenic on *lisianthus*. *Phytopathology*, 99(4), 462-468
- International Office of Epizootics. Aquatic Animal Health Standards Commission. (2006). Manual of diagnostic tests for aquatic animals. Office International des Epizooties
- Pongsiri, M. J., Roman, J., Ezenwa, V. O., Goldberg, T. L., Koren, H. S., Newbold, S. C., ... & Salkeld, D. J. (2009). Biodiversity loss affects global disease ecology. *Bioscience*, 59(11), 945-954
- Quaglio, F.; Morolli, C.; Galuppi, R.; Tampieri, M.P.; Marcer, F.; Rotundo, G. Pathological investigation on crayfish (*Procambarus clarkii*, Girard 1852) from canals in Padana Plain. *Freshw. Crayfish 2006*, 15, 365–375
- Rahel F (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenisation of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshw Biol* 52:696–710
- Robinson, R. K. (2014). *Encyclopedia of food microbiology*. Academic press

- Sánchez-Paz, A. (2010). White spot syndrome virus: an overview on an emergent concern. *Veterinary research*, 41(6), 43
- Shi, M., Lin, X. D., Tian, J. H., Chen, L. J., Chen, X., Li, C. X., ... & Buchmann, J. (2016). Redefining the invertebrate RNA virosphere. *Nature*, 540(7634), 539-543
- Simmonds, P., Adams, M. J., Benkő, M., Breitbart, M., Brister, J. R., Carstens, E. B., ... & Hull, R. (2017). Consensus statement: virus taxonomy in the age of metagenomics. *Nature Reviews Microbiology*, 15(3), 161-168
- Statzner, B., & Sagnes, P. (2008). Crayfish and fish as bioturbators of streambed sediments: assessing joint effects of species with different mechanistic abilities. *Geomorphology*, 93(3-4), 267-287
- Stenroth, P., & Nyström, P. (2003). Exotic crayfish in a brown water stream: effects on juvenile trout, invertebrates and algae. *Freshwater Biology*, 48(3), 466-475
- Strayer D. L. (2006). Challenges for freshwater invertebrate conservation. *Journal of North American Benthological Society*, 25, 271-287
- Taylor, C. A. (2001). Taxonomy and conservation of native crayfish stocks. *Biology of freshwater crayfish*
- Uhlig, S., Jestoi, M., & Parikka, P. (2007). *Fusarium avenaceum*—the North European situation. *International journal of food microbiology*, 119(1-2), 17-24.
- Vago, C. (1966). A virus disease in Crustacea. *Nature*, 209, 1290
- van Hulten, M. C., Witteveldt, J., Peters, S., Kloosterboer, N., Tarchini, R., Fiers, M., ... & Vlak, J. M. (2001). The white spot syndrome virus DNA genome sequence. *Virology*, 286(1), 7-22.
- Vijayan, K. K., Raj, V. S., Balasubramanian, C. P., Alavandi, S. V., Sekhar, V. T., & Santiago, T. C. (2005). Polychaete worms—a vector for white spot syndrome virus (WSSV). *Diseases of Aquatic Organisms*, 63(2-3), 107-111
- Wang, W. (2011). Bacterial diseases of crabs: a review. *Journal of invertebrate pathology*, 106(1), 18-26

Wang, W., Gu, W., Ding, Z., Ren, Y., Chen, J., & Hou, Y. (2005). A novel *Spiroplasma* pathogen causing systemic infection in the crayfish *Procambarus clarkii* (Crustacea: Decapod), in China. *FEMS microbiology letters*, 249(1), 131–137

Weinländer, M., & Füreder, L. (2011). Crayfish as trophic agents: Effect of *Austropotamobius torrentium* on zoobenthos structure and function in small forest streams. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (401), 22

Wood, K. A., Hayes, R. B., England, J., & Grey, J. (2017). Invasive crayfish impacts on native fish diet and growth vary with fish life stage. *Aquatic Sciences*, 79(1), 113-125

Yan, D. C., Dong, S. L., Huang, J., Yu, X. M., Feng, M. Y., & Liu, X. Y. (2004). White spot syndrome virus (WSSV) detected by PCR in rotifers and rotifer resting eggs from shrimp pond sediments. *Diseases of Aquatic Organisms*, 59(1), 69-73

Yang, Y. T., Lee, D. Y., Wang, Y., Hu, J. M., Li, W. H., Leu, J. H., ... & Kou, G. H. (2014). The genome and occlusion bodies of marine *Penaeus monodon* nudivirus (PmNV, also known as MBV and PemoNPV) suggest that it should be assigned to a new nudivirus genus that is distinct from the terrestrial nudiviruses. *BMC genomics*, 15(1), 628.

Vrsta/rod/porodica gljiva i oomiceta	Vrste rakova u kojima su zabilježeni	Klasifikacija	Tkivo/organ	Histopatologija	Imunološki odgovor	Referenca/rad
<i>Acremonium chrysogenum</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Acremonium kiliense</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Acremonium persicinum</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Acremonium</i> sp.	<i>Astacus leptodactylus</i> , <i>Austropotamobius pallipes</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i> , <i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Diler and Bolat (2001), Dörr et al. (2012), Geasa (2014), Quaglio et al. (2006a)
<i>Alternaria alternata</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Alternaria cheiranthi</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)

<i>Alternaria chlamydospora</i>	<i>Procambarus clarkii</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012), Geasa (2014)
<i>Alternaria</i> sp.	<i>Austropotamobius pallipes</i> , <i>Astacus leptodactylus</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i> , <i>Procambarus simulans</i> , <i>Procambarus acutus</i> , <i>Fallicambarus hedgpethi</i>	Data deficient	/	+	-	Fard et al. (2011), Geasa (2014), Lahser, Jr. (1975), Quaglio et al. (2006a)
<i>Aphanomyces astaci</i>	<i>Astacopsis franklinii</i> , <i>Astacopsis gouldi</i> , <i>Astacus astacus</i> , <i>Astacus leptodactylus</i> , <i>Austropotamobius pallipes</i> , <i>Austropotamobius torrentium</i> , <i>Cambarellus patzcuarensis</i> , <i>Cambaroides japonicus</i> , <i>Cherax destructor</i> , <i>Cherax papuanus</i> , <i>Cherax quadricarinatus</i> , <i>Euastacus crassus</i> , <i>Euastacus kershawi</i> , <i>Euastacus spinifer</i> , <i>Geocharax gracilis</i> , <i>Orconectes limosus</i> , <i>Orconectes virilis</i> , <i>Orconectes immunis</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i> , <i>Procambarus cf. llamasi</i> , <i>Procambarus vazquezae</i> , <i>Procambarus alleni</i> , <i>Procambarus enoplosternum</i> , <i>Procambarus clarkii</i> , <i>Procambarus fallax</i>	Potvrđen patogen	Egzoskelet, kutikula i integument (abdomen, noge za hodanje), živčani sustav, muskulatura	+	-	Andersson and Cerenius (2002), Aquiloni et al. (2011), Diéguez-Uribeondo et al. (2009), Keller et al. (2014), Kozubíková et al. (2011a), Marino et al. (2014), Mrugała et al. (2015), Schrimpf et al. (2013), Tilmans et al. (2014), Unestam (1976)
<i>Aphanomyces frigidophilus</i>	<i>Astacus astacus</i> , <i>Austropotamobius pallipes</i>	Potvrđen patogen	Egzoskelet, kutikula	+	-	Ballesteros et al. (2006), Vrålstad et al. (2009)
<i>Aphanomyces repetans</i>	<i>Austropotamobius pallipes</i> , <i>Procambarus clarkii</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i>	Potvrđen patogen	Egzoskelet, kutikula	+	-	Cammà et al. (2010), Royo et al. (2004)
<i>Aphanomyces</i> sp.	<i>Pacifastacus leniusculus</i>	Data deficient	/	+	-	Diéguez-Uribeondo et al. (2009)
<i>Arthrinium phaeospermum</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Arthrinium</i> sp.	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)

<i>Aspergillus brasiliensis</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Aspergillus flavus</i>	<i>Procambarus clarkii</i> , <i>Astacus leptodactylus</i>	Data deficient	/	+	-	Fard et al. (2011), Garzoli et al. (2014)
<i>Aspergillus fumigatus</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Aspergillus glaucus</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Aspergillus niger</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Aspergillus</i> sp.	<i>Procambarus clarkii</i> , <i>Austropotamobius pallipes</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012), Geasa (2014), Quaglio et al. (2006a), Lahser, Jr. (1975)
<i>Aspergillus terreus</i>	<i>Procambarus clarki</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Aspergillus versicolor</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Aureobasidium pullulans</i> var. <i>pullulans</i>	<i>Procambarus clarki</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Aureobasidium pullulans</i> var. <i>melanogenum</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Bacillidium</i> sp.	<i>Pacifastacus leniusculus</i>	Data deficient	/	+	-	Dunn et al. (2009)
<i>Cephalotrichum microsporium</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Chaetomella raphigera</i>	<i>Procambarus clarki</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Chaetomium</i> sp.	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Cladosporium chlorocephalum</i>	<i>Procambarus clarki</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Cladosporium cladosporoides</i>	<i>Procambarus clarki</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Clonostachys rosea</i>	<i>Procambarus clarki</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Coniella</i> sp.	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Cystosporogenes</i> sp	<i>Pacifastacus leniusculus</i> , <i>Austropotamobius pallipes</i>	Data deficient	/	+	+	Imhoff et al. (2010)
<i>Cephalotrichum microsporium</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Chaetomella raphigera</i>	<i>Procambarus clarki</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)

Chaetomium sp.	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
Cladosporium chlorocephalum	Procambarus clarki	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
Clonostachys rosea	Procambarus clarki	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
Emericellopsis sp.	Procambarus clarki	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
Epicoccum nigrum	Procambarus clarki, Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012), Makkonen et al. (2013)
Fusarium avenaceum	Astacus astacus	Potvrden patogen	škrge, oklop (melanizacija), erozija karapaksa	+	-	Makkonen et al. (2013)
Fusarium dimerum	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
Fusarium graminearum	Pacifastacus leniusculus	Potvrden patogen	EES sindrom, erozija egzoskeleta	+	-	Edsman et al. (2015)
Fusarium negundis	Pacifastacus leniusculus	Data deficient	/	+	-	Edsman et al. (2015)
Fusarium oxysporum	Astacus leptodactylus, Austropotamobius pallipes, Procambarus clarkii	Potvrden patogen	Škrge, karapaksa	+	+	Maestracci and Vey (1987)
Fusarium oxysporum	Procambarus clarkii, Austropotamobius pallipes, Astacus leptodactylus	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
Fusarium proliferatum	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
Fusarium solani	Astacus leptodactylus	Potvrden patogen	Kutikula, abdomenalni dio (promjena boje- smede)	+	-	Smith and Söderhäll (1986)
Fusarium solani	Pacifastacus leniusculus	Nepatogen	/	+	-	Chinain and Vey (1987)
Fusarium sp.	Procambarus simulans, Astacus leptodactylus, Austropotamobius pallipes, Procambarus clarkii, Pacifastacus leniusculus	Data deficient	/	+	-	Fard et al. (2011), Geasa (2014), Lahser, Jr. (1975), Quaglio et al. (2006a,b)
Fusarium tabacinum	Austropotamobius pallipes	Data deficient	/	+	-	Smith and Söderhäll (1986)
Fusarium tricinctum	Pacifastacus leniusculus	Potvrden patogen	EES sindrom, erozija egzoskeleta	+	-	Edsman et al. (2015)
Fusarium verticilloides	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
Geotrichum spp.	Austropotamobius pallipes	Data deficient	/	+	-	Quaglio et al. (2008)

<i>Gliocladium</i> sp.	<i>Austropotamobius pallipes</i> , <i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Quaglio et al. (2006b, 2008)
<i>Graphium</i> sp.	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Hemicarpenoteles ornatum</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Hormisum</i> sp.	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Lahser, Jr. (1975)
<i>Hormodendrum</i> (<i>Cladosporium</i>) sp.	<i>Procambarus simulans</i> , <i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Lahser, Jr. (1975), Quaglio et al. (2006b)
<i>Khuskia oryzae</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Leptolegnia</i> sp.	<i>Astacus astacus</i>	Data deficient	/	+	-	Diéguez-Uribeondo et al. (2009)
<i>Microdochium bolleyi</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Microsporidium</i> sp.	<i>Cherax cainii</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i>	Data deficient	/	+	-	Dunn et al. (2009), O'Donoghue et al. (1990)
<i>Oidiodendron flavum</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Paecilomyces farinosus</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Paecilomyces inflatus</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Paecilomyces lilacinum</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012)
<i>Paecilomyces</i> sp.	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Quaglio et al. (2006b)
<i>Penicillium expansum</i>	<i>Astacus leptodactylus</i>	Data deficient	/	+	-	Fard et al. (2011)
<i>Penicillium</i> sp.	<i>Procambarus clarkii</i> , <i>Austropotamobius pallipes</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012), Geasa (2014), Quaglio et al. (2008)
<i>Penicillium verrucosum</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Pestalotiopsis guepinii</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
<i>Phoma glomerata</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2011, 2012)
<i>Phoma</i> sp.	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Quaglio et al. (2006b)
<i>Phytophthora inundata</i> - <i>P. Humicola</i>	<i>Orconectes limosus</i>	Data deficient	/	+	-	Kozubíková-Balcarová et al. (2013)

Phytophthium sp.	Astacus astacus, Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Kozubíková-Balcarová et al. (2013)
Pleistophora soganderesi	Cambarellus puer	Data deficient	/	+	-	Sogandares-Bernal (1962a), Sprague (1966)
Pleistophora sp.	Cherax destructor	Data deficient	/	+	-	O'Donoghue et al. (1990)
Pythium spp.	Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Kozubíková-Balcarová et al. (2013)
Ramularia astaci	Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Mann and Pieplow (1938), Smith and Söderhäll (1986)
Ramularia cambari	Orconectes limosus	Data deficient	/	+	-	Mann and Pieplow (1938)
Saprolegnia australis	Astacus astacus, Austropotamobius pallipes, Orconectes propinquus, Orconectes limosus, Pacifastacus leniusculus	Data deficient	/	+	-	Hirsch et al. (2008), Kozubíková-Balcarová et al. (2013), Krugner- Higby et al. (2010), Makkonen et al. (2010), Vrålstad et al. (2009)
Saprolegnia diclina	Orconectes limosus	Data deficient	/	+	-	Hirsch et al. (2008),
Saprolegnia ferax	Orconectes limosus, Astacus astacus, Austropotamobius pallipes	Data deficient	/	+	-	Kozubíková-Balcarová et al. (2013)
Saprolegnia hypogyna	Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Kozubíková-Balcarová et al. (2013)
Saprolegnia littoralis	Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Diéguez-Urbeondo et al. (2007)
Saprolegnia parasitica	Orconectes limosus, Astacus astacus, Austropotamobius pallipes, Procambarus clarkii, Pacifastacus leniusculus, Astacus leptodactylus	Data deficient	/	+	-	Diéguez-Urbeondo et al. (1994), Kozubíková- Balcarová et al. (2013), Smith and Söderhäll (1986)
Saprolegnia sp.	Austropotamobius pallipes, Astacus leptodactylus, Cherax cainii, Cherax destructor, Cherax quadricarinatus, Pacifastacus leniusculus, Procambarus simulans	Data deficient	/	+	-	Fard et al. (2011), Geasa (2014), Herbert (1987), Lahser, Jr. (1975), Quaglio et al. (2006a), Sewell and Cannon (1994)
Saprolegniales I	Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Kozubíková-Balcarová et al. (2013)
Saprolegniales II	Astacus astacus, Orconectes (Faxonius) limosus	Data deficient	/	+	-	Hirsch et al. (2008), Kozubíková-Balcarová et al. (2013)
Saprolegniales III	Astacus astacus, Orconectes (Faxonius) limosus	Data deficient	/	+	-	Kozubíková-Balcarová et al. (2013), Hirsch et al. (2008)

Saprolegniales IV	Orconectes (Faxonius) limosus	Data deficient	/	+	-	Hirsch et al. (2008)
Scoliolegnia asterophora	Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Makkonen et al. (2010)
Scopulariopsis sp.	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
Sordaria fimicola	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
Talaromyces flavus	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Garzoli et al. (2014)
Thelohania cambari	Cambarus bartonii	Data deficient	/	+	-	Sprague (1950)
Thelohania contejeani	Pacifastacus leniusculus, Astacus astacus, Astacus leptodactylus, Austropotamobius pallipes, Orconectes limosus	Potvrden patogen	Abdomenavno te nožno tkivo	+	+	Dunn et al. (2009), Edgerton et al. (2002a), Lom et al. (2001), Longshaw et al. (2012b)
Thelohania montirivulorum	Cherax destructor	Data deficient	/	+	-	Moodie et al. (2003a)
Thelohania parastaci	Cherax destructor, Cherax albidus, Cherax rotundus	Data deficient	/	+	-	Moodie et al. (2003a)
Thelohania sp.	Orconectes propinquus, Orconectes virilis, Paranephrops planifrons, Paranephrops zealandicus, Cambarellus shufeldtii, Cherax cainii, Cherax destructor, Cherax quadricarinatus, Cherax quinquecarinatus	Data deficient	/	+	-	Edgerton and Owens (1999), Graham and France (1986), Herbert (1987, 1988), Jones (1980), Krugner-Higby et al. (2010), O'Donoghue and Adlard (2000), Quilter (1976), Sewell and Cannon (1994), Sogandares-Bernal (1965)
Trichoderma sp.	Procambarus clarkii, Austropotamobius pallipes, Pacifastacus leniusculus	Data deficient	/	+	-	Dörr et al. (2012), Geasa (2014), Quaglio et al. (2006a)
Trichoderma viridae	Procambarus clarki	Data deficient	/	+	-	Quaglio et al. (2006b)
Ulocladium sp.	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Quaglio et al. (2006b)
Uncinula sp.	Procambarus simulans	Data deficient	/	+	-	Lahser, Jr. (1975)
Vairimorpha cheracis	Cherax destructor	Data deficient	/	+	-	Moodie et al. (2003c)
Vavraia parastacida	Cherax albidus, Cherax cainii, Cherax quinquecarinatus, Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Langdon (1991), Langdon and Thorne (1992)

Vittaforma corneae	Pacifastacus leniusculus, Austropotamobius pallipes	Data deficient	/	+	+	Imhoff et al. (2010)
Vittaforma sp.	Pacifastacus leniusculus	Data deficient	/	+	-	Dunn et al. (2009)

5. Prilog

Tablica 1: Gljive i oomicete

Vrsta/rod/podrodica virusa	Vrste rakova u kojima su zabilježeni	Klasifikacija	Tkivo/organ	Histopatologija	Imunološki odgovor	Referenca/rad
Astacus astacus baciliform virus (AaBV)	Astacus astacus	Data deficient	Hepatopankreas, srednje crijevo	+	-	Edgerton et al. (1996)
Athtabvirus	Cherax quadricarinatus	Data deficient	Živčano tkivo i mišići	+	-	Sakuna et al. (2018)
Austropotamobius pallipes baciliform virus (ApBV)	Austropotamobius pallipes	Data deficient	Hepatopankreas, srednje crijevo	+	-	Edgerton (2003)
Bunya-like Brown Spot Virus (BBSV)	Austropotamobius pallipes	Data deficient	Kutikula	+	-	Grandjean et al. (2019)
Chequa iflavivirus	Cherax quadricarinatus	Data deficient	Živčano tkivo i mišići	+	-	Sakuna, Elliman and Owens (2017)
Cherax baculovirus (CBV)	Cherax quadricarinatus	Data deficient	Hepatopankreas, srednje crijevo	+	-	Edgerton et al. (1995), Anderson and Prior (1992)
Cherax destructor baciliform virus (CdBV)	Cherax destructor	Data deficient	Hepatopankreas	+	-	Edgerton (1996)
Cherax Giardia-like virus (CGV)	Cherax quadricarinatus	Potvrđen patogen	Hepatopankreas	+	-	Edgerton and Owens (1997)

Cherax Giardavirus-like virus (CGV)	Cherax quadricarinatus	Data deficient	Hepatopankreas	+	-	Edgerton et al. (1994, 1995)
Cherax quadricarinatus bacilliform virus CqBV (isto što i CBV, ali novija nomenklatura)	Cherax quadricarinatus	Potvrđen patogen	Hepatopankreas	+	-	Claydon, Cullen, Owens (2004), Edgerton and Owens (1997)
Cherax quadricarinatus bacilliform virus CqBV, Utah (USA) strain	Cherax quadricarinatus	Data deficient	Hepatopankreas	+	-	Kent Hauck, Marshall (2001), Groff et al. (1993), Romero and Jimenez (2002)
Cherax quadricarinatus densovirus (CqDV) (ili Cherax quadricarinatus parvo-like virus (CqPV) po staroj klasifikaciji)	Cherax destructor, Cherax quadricarinatus	Potvrđen patogen	škrge, epitel kutikule	+	-	Bochow (2016) Bochow et al. (2015)
Cherax quadricarinatus iridovirus (CQIV)	Cherax quadricarinatus, Procambarus clarkii	Potvrđen patogen	Hemolimfa, škrge, hematopoetsko tkivo	+	-	Xu, Wang (2016)
Cherax quadricarinatus parvo-like virus (CqPV) (po novom: Decapod ambidensovirus, variant Cherax quadricarinatus densovirus)	Cherax quadricarinatus	Potvrđen patogen	škrge, epitel kutikule, epitel prednjeg, srednjeg i stražnjeg crijeva, hematopoetsko tkivo, vezivno tkivo, antenalne žlijezde, epitelne stanice sjemenih tubula (kanalića) i intersticijalno tkivo jajnika	+	-	Bowater, Wingfield (2002)
Hepatopancreatic reovirus (australski soj)	Cherax quadricarinatus	Potvrđen patogen	Hepatopankreas	+	-	Hayakijosol, Owens (2011)
IHHNV	Procambarus clarkii	Potvrđen patogen	škrge, hemolimfa, hepatopankreas	+	-	Chen, Dong (2017, 2018)
Infectious pancreatic necrosis virus (IPNV)	Astacus astacus	Potvrđen patogen	Hemolimfa, mišići stomaka, škrge, hepatopankreas, srce, gonade, antenalne žlijezde, epitel crijeva	+	-	Halder, Ahne (1988)
Macrobrachium rosenbergii nodavirus (MrNV) (uzrokuje white tail disease)	Cherax quadricarinatus	Potvrđen patogen	Bez virusnih inkluzija	+	-	Hayakijosol, La Fauce (2011)
Parvo-like virus	Cherax quadricarinatus	Data deficient	Škrge	+	-	Edgerton, Webb (2000)
Penaeus merguensis densovirus (PmergDENV) (hepatopancreatic parvovirus HPV, PmergDENV je samo jedan od 3 poznata genotipa HPV-a)	Cherax quadricarinatus	Data deficient	Hepatopankreas, škrge	+	-	La Fauce, Owens (2007)
Spawner-isolated mortality virus (SMV)	Cherax quadricarinatus	Data deficient	SMV detektiran u velikom broju organa	+	-	Owens, McElnea (2000)
Systemic parvo-like virus (CdSPV)	Cherax destructor	Data deficient	Hepatopankreas, škrge	+	-	Edgerton, Webb (1997)
White spot syndrome virus (WSSV)	Cherax quadricarinatus, Astacus astacus, Pacifastacus leniusculus, Orconectes limosus, Astacus leptodactylus, Cherax albidus, Austropotamobius pallipes	Potvrđen patogen	Epitelne stanice škrge, hemolimfa, stomak i kutikula, epiderma, vezivno tkivo te hemalni sinusi hepatopankreasa, srce, gonade (ovariji, testisi), mišići, živčano tkivo	+	-	Shi, Huang (2000), Söderhäll (2004), Edgerton (2004b) Bateman et al. (2012), Huang et al. (2001)
Yellow head virus (YHV) - type 1	Cherax quadricarinatus	Nepatogen	Hemolimfa	+	-	Soowannayan et al. (2015)

Tablica 2: Virusi

Vrsta/rod/podrodica bakterija	Vrste rakova u kojima su zabilježeni	Klasifikacija	Tkivo/organ	Histopatologija	Imunološki odgovor	Referenca/rad
<i>Acinetobacter antitratus</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b)
<i>Acinetobacter calcoaceticus</i>	<i>Procambarus clarkii</i>	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b)
<i>Acinetobacter lwof</i>	<i>Procambarus clarkii</i> , <i>Cherax albidus</i>	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b), Wong et al. (1995)
<i>Acinetobacter sp.</i>	<i>Cherax quadricarinatus</i> , <i>Orconectes virilis</i> , <i>Pacifastacus leniusculus</i> , <i>Procambarus clarkii</i>	Potvrđen patogen	hemolimfa, škrge, hepatopankreas	+	-	Davidson et al. (2010), Jiravanichpaisal et al. (2009), Scott and Thune (1986b), Wong et al. (1995)
<i>Aeromonas hydrophila</i>	<i>Astacus astacus</i> , <i>Astacus leptodactylus</i> , <i>Austropotamobius pallipes</i> , <i>Cherax albidus</i> ,	Potvrđen patogen	hepatopankreas, epitel crijeva, citoplazma Sertolijevih stanica (spolne stanice), škrge,	+	-	Avenant-Oldewage (1993), Edgerton et al. (1995), Jiravanichpaisal et al. (2009), Jones and Lawrence (2001),

	Cherax cainii, Cherax quadricarinatus, Pacifastacus leniusculus, Procambarus clarkii		srce i krvožilni sustav, oči, hemolimfa, gastroenteritis (sluznica želudca)			Longshaw et al. (2012a), Oidtmann and Hoffman (1999), Quaglio et al. (2006a), Raissy et al. (2014), SamCookiyaei et al. (2012), Scott and Thune (1986b)
Aeromonas liquefaciens	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Amborski et al. (1975)
Aeromonas sobria	Astacus astacus, Cambarellus patzcuarensis, Cherax albidus, Cherax quadricarinatus, Orconectes propinquus, Procambarus fallax	Data deficient	hepatopankreas, epitel crijeva, citoplazma Sertolijevih stanica (spolne stanice), oči	+	-	Krugner-Higby et al. (2010), Longshaw et al. (2012a), Oidtmann and Hoff man (1999), Wong et al. (1995)
Aeromonas sp.	Cherax albidus	Data deficient	/	+	-	Jones and Lawrence (2001)
Aeromonas veroni	Cherax albidus	Data deficient	/	+	-	Jones and Lawrence (2001)
Alcaligenes sp.	Cherax albidus, Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Bowater et al. (2002), Wong et al. (1995)
Basophilic - mikrokolonije sličnih Rickettsia (RLO)	Cherax quadricarinatus	Data deficient	oči, hepatopankreas	+	-	Edgerton and Prior (1999)
Campylobacter spp.	Astacus leptodactylus	Data deficient	sluznica želudca, crijeva - gastroenteritis	+	-	Raissy et al. (2014)
Citrobacter braakii	Procambarus clarkii	Potvrđen patogen	hepatopankreas, škrge, crijevni epitel	+	-	Chen, Wang, Zhang (2017)
Citrobacter freundii	Pacifastacus leniusculus, Orconectes virilis, Astacus leptodactylus, Cambarellus patzcuarensis, Cherax quadricarinatus, Procambarus clarkii	Data deficient	hepatopankreas, epitel crijeva, citoplazma Sertolijevih stanica (spolne stanice)	+	-	Amborski et al. (1975), Bowater et al. (2002), Oidtmann and Hoffman (1999), Quaglio et al. (2006a,b), Longshaw et al. (2012a), Wong et al. (1995)
Citrobacter freundii	Procambarus clarkii	Potvrđen patogen	hepatopankreas, škrge, crijevni epitel	+	-	Chen, Wang, Zhang (2017)
Citrobacter gillenii	Pacifastacus leniusculus	Nepatogen	/	+	-	Jiravanichpaisal et al. (2009)
Citrobacter murliniae/freundii	Pacifastacus leniusculus	Nepatogen	/	+	-	Jiravanichpaisal et al. (2009)
Citrobacter sp.	Austropotamobius pallipes, Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Romero and Jiménez (2002), Vey et al. (1975)
Citrobacter werkmanii	Procambarus clarkii	Potvrđen patogen	hepatopankreas, škrge, crijevni epitel	+	-	Chen, Wang, Zhang (2017).
Coliform-like spp	Cherax albidus	Data deficient	/	+	-	Wong et al. (1995)
Coxiella burnetii	Cherax quadricarinatus	Potvrđen patogen	hepatopankreas i mišićna tkiva	+	-	Powell (2013)
Coxiella cheraxi (TO-98) nov.	Cherax quadricarinatus	Potvrđen patogen	hepatopankreas i mišićna tkiva, oči, citoplazma i vezivna tkiva	+	-	Powell (2013), Cooper et al. (2007), Jiménez and Romero (1997), La Fauce and Owens (2007), Tan and Owens (2000)
Cronobacter sakazakii	Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Oidtmann and Hoffman (1999)
Edwardsiella tarda	Cherax	Data deficient	/	+	-	Bowater et al. (2002)

	quadricarinatus					
Enterobacter aerogenes	Procamburus clarkii	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b)
Enterobacter agglomerans	Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Bowater et al. (2002)
Enterobacter cloacae	Procamburus clarkii	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b)
Enterobacter intermedium	Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Eaves and Ketterer (1994)
Erwinia sp.	Astacus astacus, Orconectes virilis	Data deficient	/	+	-	Davidson et al. (2010), Oidtmann and Hoffman (1999)
Escherichia coli	Astacus leptodactylus, Cherax albidus, Cherax quadricarinatus	Data deficient	sluznica želudca, crijeva - gastroenteritis	+	-	Eaves and Ketterer (1994), Jones and Lawrence (2001), Raissy et al. (2014)
Francisella tularensis biovar palaeartica	Procamburus clarkii	Data deficient	/	+	-	Anda et al. (2001)
Grimontia hollisiae	Pacifastacus leniusculus, Orconectes virilis, Astacus leptodactylus, Cambarellus patzcuarensis, Cherax quadricarinatus, Procamburus clarkii, Procamburus fallax, Cherax peknyi	Data deficient	hepatopankreas, epitel crijeva, citoplazma Sertolijevih stanica (spolne stanice)	+	-	Longshaw et al. (2012a)
Hafnia alvei	Pacifastacus leniusculus, Orconectes virilis, Astacus astacus, Astacus leptodactylus, Cambarellus patzcuarensis, Cherax quadricarinatus, Procamburus clarkii, Procamburus fallax, Cherax peknyi	Data deficient	hepatopankreas, epitel crijeva, citoplazma Sertolijevih stanica (spolne stanice)	+	-	Jones and Lawrence (2001), Quaglio et al. (2008), Longshaw et al. (2012a), Oidtmann and Hoffman (1999), Orozova et al. (2014)
Klebsiella pneumoniae	Cherax quadricarinatus	Data deficient	oči	+	-	Edgerton et al. (1995)
Listeria monocytogenes	Procamburus clarkii	Data deficient	/	+	-	Li et al. (2015)
Micrococcus luteus	Procamburus clarkii, Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b), Wong et al. (1995)
Micrococcus roseus	Procamburus clarkii	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b)
Moraxella sp.	Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Bowater et al. (2002)
Nocardia sp., Rickettsia (RLO) i Mikoplazme (Molikute) slični org.	/	Data deficient	crijevni epitel, škrge, oči, bolest vanjskih slojeva ljušaka (ESD)	+	-	Evans and Edgerton (2002)
Nocardia/ Nocardiaceae, predvidivo (Acid-fast bakterija)	Austropotamobius pallipes	Data deficient	pluća, limfa, nokardioza - jedinke nekoordinirane, trome	+	-	Alderman et al. (1986)
Oligella ureolytica (=CDC Group IVe)	Procamburus clarkii	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b)
Pasteurella multocida	Pacifastacus leniusculus, Orconectes virilis, Astacus	Data deficient	hepatopankreas, epitel crijeva, citoplazma Sertolijevih	+	-	Longshaw et al. (2012a)

	leptodactylus, Cambarellus patzcuarensis, Cherax quadricarinatus, Procambarus clarkii, Procambarus fallax, Cherax peknyi		stanica (spolne stanice)			
Phenyllobacterium sp.	Orconectes virilis	Nepatogen	/	+	-	Davidson et al. (2010)
Plesiomonas shigelloides	Cherax quadricarinatus, Cherax albidus	Data deficient	oči	+	-	Edgerton et al. (1995), Wong et al. (1995)
Proteus morgani	Astacus leptodactylus, Austropotamobius pallipes, Orconectes limosus	Data deficient	/	+	-	Toumanoff (1965)
Proteus sp.	Cherax albidus	Data deficient	/	+	-	Jones and Lawrence (2001)
Proteus vulgaris	Astacus leptodactylus, Austropotamobius pallipes, Orconectes limosus	Data deficient	/	+	-	Toumanoff (1965)
Pseudomonas aeruginosa	Astacus astacus, Austropotamobius pallipes	Data deficient	/	+	-	Vey (1981)
Pseudomonas alcaligenes	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Amborski et al. (1975), Scott and Thune (1986b)
Pseudomonas cepacia	Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Wong et al. (1995)
Pseudomonas fluorescens	Austropotamobius pallipes	Data deficient	/	+	-	Vey et al. (1975)
Pseudomonas guinea/pele	Pacifastacus leniusculus	Nepatogen	/	+	-	Jiravanichpaisal et al. (2009)
Pseudomonas libanensis/gessardii	Pacifastacus leniusculus	Potvrden patogen	Hepatopankreas, hemolimfa, letargičnost	+	-	Jiravanichpaisal et al. (2009)
Pseudomonas luteola	Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Oidtmann and Hoffman (1999)
Pseudomonas maltophila	Cherax quadricarinatus	Data deficient	/	+	-	Wong et al. (1995)
Pseudomonas mendocina	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b)
Pseudomonas putida	Astacus astacus, Austropotamobius pallipes	Data deficient	/	+	-	Vey (1981)
Pseudomonas putrefaciens	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b)
Pseudomonas sp.	Pacifastacus leniusculus	Nepatogen	/	+	-	Jiravanichpaisal et al.(2009)
Pseudomonas sp.	Cherax albidus, Cherax destructor, Cherax quadricarinatus, Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Amborski et al. (1975), Jones and Lawrence (2001), Quaglio et al. (2006b), Sewell and Cannon (1994)
Pseudomonas stutzeri	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Scott and Thune (1986b)
Rickettsia/Rickettsiaceae (RLO)	Cherax quadricarinatus, Procambarus fallax	Data deficient	hepatopankreas, škrge, egzoskelet (abdomen i cephalotorax), hemociti	+	-	Edgerton and Prior (1999), Vogt et al. (2004)
Serratia sp.	Orconectes virilis	Nepatogen	/	+	-	Davidson et al. (2010)
Shewanella putrefaciens	Cherax quadricarinatus,	Data deficient	oči	+	-	Edgerton et al. (1995), Oidtmann and

	Astacus astacus, Cherax albidus, Cherax destructor,					Hoffman (1999), Wong et al. (1995)
Shewanella sp.	Cherax cainii	Data deficient	/	+	-	Ambas et al. (2015)
Sphingomonas paucimobilis	Astacus astacus	Data deficient	/	+	-	Oidtmann and Hoffman (1999)
Spiroplasma eriocheir	Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Ding et al. (2014)
Spiroplasma eriocheir	Procambarus clarkii	Potvrđen patogen	škrge, hepatopankreas, srčani mišić, vezivna tkiva, hemolimfa	+	-	Ding et al. (2015)
Spiroplasma sp.	Pacifastacus leniusculus, Orconectes virilis, Astacus leptodactylus, Cambarellus patzcuarensis, Cherax quadricarinatus, Procambarus clarkii, Procambarus fallax, Cherax peknyi	Data deficient	hepatopankreas, epitel crijeva, citoplazma Sertolijevih stanica (spolne stanice)	+	-	Longshaw (2012)
Spiroplasma/ Spiroplasmataceae, velika sličnost sa S. mirum, ali predvidivo nova vrsta/soj.	Eriocheir sinensis, Procambarus clarkii, Penaeus vannamei	Potvrđen patogen	mišići, pereopodi, hemolimfa, vezivna tkiva gonade, crijeva, hepatopankreas, živci, srce i škrge	+	-	Bi et al. (2008)
Vibrio alginolyticus	Astacus leptodactylus, Pacifastacus leniusculus, Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Longshaw et al. (2012a), Raissy et al. (2014), Scott and Thune (1986b)
Vibrio anguillarum	Cherax albidus	Data deficient	/	+	-	Jones and Lawrence (2001)
Vibrio cholerae	Cherax albidus, Cherax quadricarinatus, Procambarus clarkii	Data deficient	/	+	-	Thune et al. (1991), Wong et al. (1995)
Vibrio harveyi	Astacus leptodactylus	Data deficient	/	+	-	Raissy et al. (2014)
Vibrio mimicus	Cherax quadricarinatus, Procambarus clarkii, Cherax albidus	Potvrđen patogen	kutikula, telzon i uropod, škrge, perikard, epitel repa, antenalne (maksilarne) žlijezde, vibriozna- letargija	+	-	Eaves and Ketterer (1994), Raissy et al. (2014), Thune et al. (1991), Wong et al. (1995)
Vibrio sp.	Astacus leptodactylus, Procambarus clarkii	Data deficient	sluznica želudca, crijeva - gastroenteritis	+	-	Scott and Thune (1986b)
Vibrio vulnificus	Astacus leptodactylus	Data deficient	/	+	-	Raissy et al. (2014)
Weeksellia virosa	Pacifastacus leniusculus, Orconectes virilis, Astacus leptodactylus, Cambarellus patzcuarensis, Cherax quadricarinatus, Procambarus clarkii, Pacifastacus fallax, Cherax peknyi	Data deficient	hepatopankreas, epitel crijeva, citoplazma Sertolijevih stanica (spolne stanice)	+	-	Longshaw et al.(2012)

Tablica 3: Bakterije

6. Sažetak

Mnoštvu navodno potvrđenih patogena eksperimentalno nikada nije dokazano da stvarno uzrokuju bolesti te rezultiraju s nepovoljnim simptomima na domaćinima jer nisu provedeni „infectivity trials“. Cilj ovoga rada je sustavnim pregledom dostupne literature utvrditi koji se mikroorganizmi mogu kategorizirati kao zaista patogeni na slatkovodnim deseteronožnim rakovima. Analizom više od 250 znanstvenih publikacija, ustanovio sam 214 mikroba (gljiva/oomiceta, virusa i bakterija) koji potencijalno zaražavaju jedinke iz potkoljena Crustacea te ugrožavaju njihovo zdravlje i prosperitet. Sve zabilježene mikroorganizme klasificirao sam u tri grupe (patogeni, nepatogeni, oni o kojima nema dovoljno podataka) ovisno o uspješno ispitanoj infektivnosti u kontroliranim laboratorijskim uvjetima. Raznolikost, neprestano mijenjajuća taksonomija te nedostatak istraživanja mikrobnih sojeva, uz pogrešne pretpostavke da je svaki mikroorganizam pronađen u mrtvom raku ujedno i agens obolijevanja, doveli su do vrlo malog postotka jasno utvrđenih patogena (svega 13.55 % od ukupnog broja proučenih uzoraka). Uzimajući u obzir važnost deseteronožnih rakova u hranidbenoj strukturi slatkovodnih ekosustava, ali i u ekonomski isplativim akvakulturnim djelatnostima, u budućim je istraživanjima potrebno interdisciplinarnom suradnjom razviti nove metode identifikacije patogenih organizama te vršiti učestalija testiranja, kako bi se smanjili smrtonosni ishodi račje faune te pridonijelo konzervaciji i očuvanju njihovih populacija.

7. Summary

For many allegedly confirmed pathogens it has never been experimentally confirmed that they really cause illnesses on hosts and result with inconvenient symptoms because infectivity trials have never been conducted. The aim of this paper is to review systematically the available literature on microorganisms that can be categorized as pathogens on freshwater Decapod crustaceans. I have analysed over 250 scientific publications where 214 microbe species (fungi/oomycetes, viruses, bacteria) were identified to potentially infect individuals from subphylum Crustacea and endanger their health and fitness. All recorded microbes were classified into three groups (pathogens, non-pathogens, and data deficient) depending on whether

infectivity was successfully examined in laboratory-controlled environment. Diversity, ever-changing taxonomy and lack of research on microbial strains, along with misconception that each and every microorganism found in a dead crab is an agent of a disease, led to a small percentage of clearly confirmed pathogens only 13.55 % from a total number of the samples being studied). Considering importance of Decapod crustaceans in the food cycle freshwater ecosystems, but also in the economically viable aquaculture activities, the future research needs to be interdisciplinary in order to develop efficiently new methods of pathogen organisms identification. It is also necessary to conduct more frequent tests in order to reduce mortality outcomes of crab fauna, and preserve their populations.