

A. И. КЫДЫРМАНОВ, М. Х. САЙТОВ

(РГП «Институт микробиологии и вирусологии» КН МОН РК, Алматы, Казахстан)

ВИРУСЫ И ВИРУСНЫЕ ИНФЕКЦИИ РЫБ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И АКВАКУЛЬТУРЫ*

Аннотация. В статье приводятся сведения о строении, биологических свойствах и особенностях распространения возбудителей массовых вирусных заболеваний рыб в различных регионах мира. Рассматриваются вопросы: классификации, диагностики, генетического разнообразия вирусов и их филогенетических взаимосвязей. Описываются клинические проявления болезней при таких широко распространенных инфекциях рыб как весенняя виремия карповых, инфекционный гематопоэтический некроз, вирусная геморрагическая септицемия, герпес вирусное заболевание карпов кой. Особое внимание уделяется новым и вновь возникающим инфекциям (реовирусное воспаление сердечных и скелетных мышц, нодовирусная энцефалопатия и ретинопатия, инфекционный панкреатический некроз, сонная болезнь). Отмечается необходимость проведения постоянного эколого-вирусологического мониторинга ихтиофауны и представителей аквакультуры в Республике Казахстан, на обширной территории которого исследования в этом направлении до настоящего времени не проводятся.

Ключевые слова: рыба, вирус, весенняя виремия карповых, инфекционный гематопоэтический некроз, геморрагическая септицемия, рабдовирус, полимеразная цепная реакция, генотип.

Тірек сөздер: балық, вирус, тұқылардың көктемгі виремиясы, вирусты геморрагиялық септицемия, инфекциялы гемопоэтикалық некроз, рабдовирус, полимеразды тізбекті реакция, генотип.

Keywords: fish, virus, spring viraemia of carp, infectious hematopoietic necrosis, viral hemorrhagic septicemia, rabdovirus, polymerase chain reaction, genotype.

В отличие от инфекционных заболеваний теплокровных животных и человека вирусные болезни рыб остаются мало изученными. В настоящее время список заболеваний водных животных, составленный Международным Эпизоотическим Бюро (МЭБ), включает две инфекции амфибий, девять – рыб, семь – моллюсков, восемь – ракообразных. Паразитарные заболевания преобладают среди моллюсков, в то время как вирусные – занимают доминирующее положение в популяциях рыб и ракообразных [1].

Вирусные инфекции гидробионтов, возникающие в процессе интенсивного развития аквакультуры, наносят большой ущерб этой отрасли. Наибольший урон мировому производству рыбы наносят вирусы инфекционного гематопоэтического некроза (ИГН, Infectious Hematopoietic Necrosis – IHN) и вирусной геморрагической септицемии (ВГС, Viral hemorrhagic septicemia – VHS), поражающие лососевые виды [2, 3].

В настоящее время не существует эффективных способов лечения вирусных заболеваний рыб. В связи с этим особо важное значение приобретает профилактика возникновения эпизоотий, в том числе своевременная и быстрая диагностика вирусных инфекций, которая традиционно основывается на выделении вируса в чувствительной культуре клеток и последующей идентификации в реакции нейтрализации специфическими антителами [4]. Однако эти методы исследования требуют много времени и не позволяют дифференцировать генотипы вирусов, что привело к созданию ряда иммунологических тестов – иммунофлуоресцентного, иммуноферментного и радиоиммунного. Указанные методы обеспечивают быстрое получение результатов, однако они недостаточно чувствительны и специфичны, в частности при идентификации рабдовирусов рыб [5].

Следующим этапом в совершенствовании диагностики вирусных заболеваний гидробионтов стало применение методов молекулярной биологии, основанных на гибридизации и полимеразной цепной реакции. По данным литературы, тест-системы нового поколения разработаны для диагностики многих экономически значимых вирусных патогенов культивируемых рыб, моллюсков и ракообразных [6–8]. Возбудитель ИГН стал явился первым рабдовирусом рыб, для которого разработан такой метод [9].

* Статья подготовлена по гранту Республики Казахстан, № гос. регистрации 0113РК00482.

Необходимость изучения вариабельности геномов вирусов рыб продиктована тем, что их патогены обнаружены далеко за пределами прежних хорошо известных ареалов. Так, вирус ИГН широко распространенный в Северной Америке, и встречавшийся в Японии в 1987 г., выявлен в Европе [10], а возбудитель ВГС, считавшийся исключительно европейским эндемиком, в 1988 г. изолирован в США от идущих на нерест лососей [11]. Вирус ВВК в 2002 г. обнаружен на территории США [12], а в 2004 г. – в одном из северных регионов Китая. В связи с этим в мировой ихтиовирусологии появилось новое направление – молекулярная эпизоотология, предметом исследования которой явилось изучение генетического разнообразия (сходства и отличия изолятов) с целью установление исходных географических координат происхождения вирусных изолятов, отслеживания путей их перемещения и эволюционной изменчивости.

Весенняя виремия карпа. В странах СНГ и Восточной Европы основной вирусной болезнью рыб является весенняя виремия карпа (BBK, Spring viraemia of carp – SVC). Эта высококонтагиозная инфекция проявляется в виде экссудативно-геморрагического синдрома, вызывается вирусом *Rhabdovirus carpio* рода *Vesiculovirus*; протекает по типу эпизоотии и характеризуется развитием септического процесса и массовой гибелью рыб. Помимо карпа вирус BBK (BBBK) обнаружен у золотого карася (*Carassius carassius*), белого амура (*Ctenopharyngodon idella*), белого и пестрого толстолобиков (*Hypophthalmichthys molitrix*) при выращивании последних в поликультуре с карпом. Эпизоотии отмечены у молоди обыкновенного сома (*Silurus glanis*) в условиях разведения в прудовых хозяйствах. В случае остро протекающей вспышки может погибнуть 40–45 % (иногда до 70 %) стада [13, 14]. Ежегодные потери, связанные с BBK в одной только Европе, составляют около 4000 т. [15, 16]. По тяжести течения болезнь включена в список МЭБ.

BBBK – патоген с широким кругом восприимчивых хозяев. Кроме карловых рыб и сома, он изолирован от северной щуки (*Esox lucius*) и сибирского осетра (*Acipenser baerii*) в ходе вирусологического мониторинга аквакультур в Чехии. Восприимчивость сибирского осетра к BBBK также подтверждена клиническими проявлениями заболевания [17].

Вспышки BBK были зарегистрированы в 1998–2002 гг. в Америке и европейских странах среди декоративных и диких рыб, импортированных из нескольких стран, в том числе из Китая. На основе филогенетического анализа штаммов, выделенных в США, было высказано предположение об азиатском происхождении вируса. С 2002 по 2006 гг. методами заражения культуры клеток, иммуноферментного анализа и полимеразной цепной реакции в Китае исследованы более 6000 образцов карловых рыб с целью установления циркуляции BBBK. В результате проведенных исследований установлена циркуляция этого вируса в популяциях карловых рыб и показано их близкое родство со штаммами из Англии и США [18].

Геном BBBK представлен минус нитевой одно-цепочечной РНК, состоящей из 11019 нуклеотидов и кодируют пять белков: 3'N (нуклеопротеид), Р (фосфопротеид), М (матрикс), G (гликопротеид), L (полимераза) 5' [19, 20]. Исследования по молекулярно-генетической характеристике BBBK в основном посвящены анализу G гена [14, 18, 21–26]. Однако, из-за меньшей консервативности, Р ген может служить более чувствительным индикатором генетического разнообразия BBBK, по сравнению с G или N генами [27]. Результаты секвенирования Р гена, BBBK впервые использованные при филогенетическом и эпизоотологическом анализе, позволили установить появление BBBK в популяциях рыб в штате Иллинойс (США) и в озере Онтарио (Канада) [27, 28]. Изоляты проявляли тесную генетическую связь с вирусами выделенными в других штатах США (Миссури, Вашингтон, Северная Каролина) и Великобритании. Девять из 16 изолятов из Великобритании имели азиатское происхождение, что, возможно было связано с импортом рыбы [27].

По результатам филогенетического анализа G белков изоляты BBK из Великобритании и США отнесены к двум геногруппам Ia и Id. Первая из них в свою очередь разделяется на подгеногруппы Ia-A и Ia-B. Изоляты, полученные из США и Китая, отнесены в подгеногруппу Ia-A [18, 27].

При изучении нуклеотидных последовательностей 22 штаммов BBBK, выделенных в 1994–2007 гг. в Австрии, все изоляты, кроме одного определены в геногруппу Id. Один изолят BBBK 2007 г. выделения отнесен в геногруппу Ia. В геногруппе Id выявлено три различных кластера: Id1, Id2 и Id3, не связанных с видом-хозяином или географическим месторасположением рыбных ферм. Не установлено также четких связей между патологическими повреждениями и их филогенетическими взаимоотношениями. Тем не менее, разделение штаммов на группы находилось в

зависимости от времени их выделения. Так, вирусы из кластера Id1 в основном изолированы в Австрии в 1990–2003 гг., тогда как все вирусы из Id2 подгруппы были выделены после 2003 г. [29].

Инфекционный гематопоэтический некроз. ИГН – высококонтагиозная вирусная болезнь лососевых рыб, обитающих в пресноводной и морской аквакультурах, возбудителем которой является РНК-содержащий вирус из рода *Novirhabdovirus*. РНК геном состоит приблизительно из 11000 нуклеотидов и кодирует шесть белков: нуклеопротеид (N), фосфопротеид (P), матриксный белок (M), гликопротеид (G), невирионный протеин (NV), а также полимеразу (L). Наличие уникального NV гена, кодирующего невирионный белок, и сходство его нуклеотидных последовательностей с таковыми некоторых других рабдовирусов рыб, такими как ВГС, привело к образованию рода *Novirhabdovirus* в семействе *Rhabdoviridae* [30]. Заболевание протекает с развитием септического процесса, тяжелыми поражениями органов гемопоэза, кровоизлияниями в органы и ткани, снижением осмотического баланса, что часто приводит к массовой гибели рыб [31].

В пресноводных условиях разведения ее вспышки зарегистрированы у нерки (*Oncorhynchus nerka*), чавычи (*O. tshawytscha*), кеты (*O. keta*), горбуши (*O. gorbuscha*), симы (*O. masou*), стально-голового лосося (*O. mykiss*).

Болезнь распространена на прилегающих к Тихому океану территориях США и Канады (от Аляски до Калифорнии), в Японии, Китае, Южной Корее и на Тайване; встречается во Франции, Италии, Германии, Бельгии и России. Её основные клинические признаки проявляются при температуре воды +3 ...+15°C с гибелю рыб при дальнейшем ее повышении. Эпизоотии ИГН обычно имеют два пика: весенний (конец зимы – начало лета) и реже – осенний (конец лета и осени), но при благоприятной температуре могут наблюдаться в любое время года. Наиболее остро болезнь протекает при 10–12°C. При этом может погибнуть до 80-100 % молоди. У рыб массой 100–500 г заболевание, как правило, протекает в хронической форме и гибель не превышает 10–25 %. Это связано с недоразвитием системы иммунитета у ранней молоди. Возможна циркуляция вируса в популяциях рыб без возникновения вспышки ИГН. После эпизоотии часть переболевших или устойчивых к заболеванию рыб становится вирусоносителями и формируют естественный резервуар инфекции. Инфицированные особи выделяют вирус с мочой, слизистыми выделениями кишечника (редко с фекалиями), половыми продуктами, через жабры, кожу и ткани плавников. Возможен оральный путь передачи при каннибализме, скармливании сырым мясом или внутренностями инфицированных рыб. Наиболее тяжело поражаются органы гемопоэза – почки и селезенка. Вирус обладает повышенным тропизмом по отношению к соединительной ткани. Переболевшая рыба приобретает стойкий иммунитет, в крови появляются антитела.

Методом секвенирования нуклеотидных последовательностей генома проведены ряд работ по сравнительному изучению изолятов вируса ИГН из Северной Америки, Европы и Азии [32–37].

В историческом плане естественным ареалом вируса ИГН является западное побережье Северной Америки. Большинство штаммов, выделенных от тихоокеанских лососей, образуют две геногруппы, которые связаны с географическим положением, но не со временем изоляции или видом-хозяина. Изоляты в пределах этих двух геногрупп проявляют относительно низкий уровень нуклеотидных различий, что характерно для эволюционного застоя или длительных взаимосвязей возбудителя с хозяином. Изоляты вируса ИГН от радужных форелей, разводимых в США, образуют более отдаленную третью геногруппу, и их характер эволюции свидетельствует о продолжающейся адаптации к новому виду-хозяину или условиям выращивания. Показано, что изоляты этого вируса, циркулировавшие среди форелей, культивируемых в Европе и Азии, вероятно, возникли в Северной Америке, но эволюционировали независимо друг от друга [33, 34, 36]. Отличия штаммов ИГН по степени вирулентности и отношению к виду хозяина отмечались как при естественной, так и экспериментальной инфекциях [38, 39].

При исследовании антигennой структуры вируса с использованием поликлональной антисыворотки кролика установлено, что изоляты вируса ИГН образуют единую серогруппу [40]. В тоже время при помощи мышиных моноклональных антител на поверхности гликопротеида G выявлено ряд вируснейтрализующих epitопов [41–43], существование таких epitопов установлено также в нуклеопротеидном белке вируса [44].

Вирусная геморрагическая септицемия. ВГС – высококонтагиозная болезнь, поражающая пресноводных и морских рыб разных возрастов из отрядов лососеобразных, камбалообразных и

сельдеобразных; протекает по типу эпизоотии и характеризуется развитием септических процессов с множественными кровоизлияниями в органы и ткани и массовой гибелью рыб [45]. Возбудителем болезни является РНК-содержащий рабдовирус из рода *Novirhabdovirus*. Болезнь широко распространена в европейских странах с развитым форелеводством, обнаружена в США и Канаде. Вспышки заболевания отмечены в Финляндии, Норвегии и Швеции, странах Балтии, Абхазии, Краснодарском крае России и в Украине. В пресноводной аквакультуре наиболее подвержена заболеванию радужная форель и в меньшей степени кумжа [46, 47].

У заболевшей рыбы клинические признаки проявляются в ранней стадии инфекции с быстрым наступлением гибели (у мальков до 100%). Болезнь сопровождается сонливостью, потемнением кожи, экзофтальмийей, анемичностью (бледные жабры), кровоизлияниями в основании плавников, глаз, кожи и отеками брюшной полости. При хроническом течении внешние признаки инфекции у рыб не выражены. ВГС также встречается в форме расстройства нервной системы и проявляется тяжелыми отклонениями при плавании, такими как постоянное плескание или движение по спирали.

В септической стадии болезни вирус выявляется во всех тканях, включая кожу и мышцы, поражаются также почки, сердце и селезенка. В хронической стадии вирус в высоких титрах обнаруживается в головном мозге [48, 49]. Вирус выделяется вместе с мочой и жидкостями репродуктивных органов, рыбоядные птицы могут служить внешним механическим вектором переноса. Эффективная трансмиссия вируса происходит при температуре воды в пределах +1...+15°C.

Сравнение нуклеотидных последовательностей изолятов ВГС, проведенных в ряде лабораторий мира, показывает, что генетические различия штаммов в большей степени связаны с географическим положением, чем со временем изоляции или видом хозяина [48]. На основании секвенирования полноразмерных и/или усеченных генов N- [50–52], G- [53, 50] и NV [50] установлено четыре генотипа вируса (I–IV).

Герпес вирусное заболевание карпов *Koi*. Герпес вирусное заболевание карпов *koi* (ГВЗКК, Koi herpesvirus disease – KHVD) [54] сопровождается высококонтагиозной и острой виремией у сазанов (*Cyprinus carpio*), японских карпов *koi*, зеркальных карпов [55]. Этиологическим агентом болезни является герпес вирус *koi* карпа (ВГКК) из семейства Herpesviridae [54, 56], который также получил название вируса интерстициального нефрита и жаберного некроза карпа (carp interstitial nephritis and gill necrosis virus – CNGV) [57, 58]. В соответствии с номенклатурой герпес вирусов карповых: СуHV-1 (вирус оспы карпа, вирус папилломы рыб) и СуHV -2 (вирус гематопоэтического некроза золотой рыбки) T.B. Waltzek et al. [59] ГВКК отнесли к герпес вирусу карповых 3 (СуHV-3). При анализе последовательностей нуклеотидов части генома ГВКК установлено близкое родство его с СуHV-1 и СуHV-2 и отдаленное – с вирусом герпеса сомов (Ictalurid: IcHV-1) и лягушки (Ranid: Rahv-1) [59]. Недавно T. Aoki et al. [60] установили полную последовательность генома ГВКК и идентифицировали 156 уникальных белок-кодирующих генов. Поскольку 15 генов ВГКК оказались идентичными с генами IcHV-1, авторы подтверждают предполагаемое место ГВКК в номенклатуре семейства герпесвирусов.

Сравнение геномов изолятов ГВКК из различных географических регионов методом реестриционного анализа [55, 61] и определения их нуклеотидных последовательностей [62] позволило сделать вывод об их полной идентичности. Близкими эти вирусы были также по полипептидному составу, однако в структуре одного изолята из Израиля обнаружено два дополнительных полипептида [61, 63]. T. Aoki et al. [60] сравнили полные последовательности геномов трех штаммов ГВКК, изолированных в Японии, Израиле и США. Их геномы оказались очень сходны друг с другом, при этом штаммы из Израиля и США имели большее родство между собой, чем вирус, изолированный в Японии. Эти данные позволили авторам выделить две линии ГВКК (японскую и израильско-американскую), возникшие в процессе эволюции дикого прародителя.

Болезни рыб, вызванные возбудителем ГВКК зарегистрированы только среди карпов (*Cyprinus carpio carpio*), карпов *koi* (*Cyprinus carpio koi*), призрачных карпов (*Cyprinus carpio goi*) и гибридов этих видов.

Вирус обычно может инфицировать до 100% восприимчивой популяции, смертность достигает до 70-80% [64, 65], а иногда до 90% или 100% [64, 66]. Вторичные и сопутствующие бактериальные или паразитарные инфекции, наблюдающиеся среди карпов, могут оказать существенное

влияние на тяжесть течения болезни и смертность [55]. Характерные клинические признаки болезни – бледность или покраснение кожи (текстура которой может быть грубой), очаговое или полное отсутствие эпидермиса, обильное или скучное выделение слизи из кожи и жабер, энофтальмия (впавшие глаза), кровеизъятия на коже и у основания плавников.

Болезнь широко распространена в мире и зарегистрирована, по крайней мере в 22 странах: Австрии, Бельгии, Дании, Франции, Италии, Люксембурге, Нидерландах, Польше, Швейцарии и Великобритании [55, 67–69], Гонконге [55], Китайском Тайбэйе [66], Индонезии [70], Японии [62], Корее [71], Малайзии [55, 72], Сингапуре, Таиланде, Южной Африке [55] и США [54, 73, 74]. Вполне вероятно, что вирус циркулирует среди рыб во многих других странах, но об этом в открытой печати не сообщается.

Новые и вновь возникающие вирусные инфекции рыб. Воспаление сердечных и скелетных мышц (BCCM, Heart- and skeletal muscle inflammation – HSMI) является серьезным инфекционным заболеванием атлантического лосося, выращиваемого на фермах, где в основном поражаются молодые особи в возрасте 5-9 мес со смертностью до 20%. BCCM было обнаружено в 1999 г., и с тех пор вспышки болезни произошли в лососевых рыбоводных хозяйствах вдоль всего норвежского побережья. Причина заболевания долго оставалась неизвестной, хотя результаты экспериментальных работ указывали на ее вирусную этиологию. Данные пиросеквенирования общей РНК из сердца и проб сывороток от экспериментально зараженных вирусом BCCM рыб позволили установить, что заболевание вызвано новым вирусом с условным названием реовирус рыб (piscine reovirus – PRV). При биоинформационном анализе этот вирус по нуклеотидному составу проявлял сходство с уже известными реовирусами всего на 1,5%, по аминокислотному – 54%, что дало основание отнести BCCM к новому роду [75].

Вирусная энцефалопатия и ретинопатия (ВЭР, Viral encephalopathy and retinopathy – VER) поражает в основном представителей семейства окуньковых, где потери могут варьироваться от 5 до 100% в зависимости от возраста рыб. Возбудитель инфекции относится к роду *Betanodavirus* семейства *Nodaviridae* [76, 77]. Совсем недавно вспышки ВЭР наблюдались среди лещей, в стадии личинок и молоди. В 2009 г. ВЭР была диагностирована на фермах по выращиванию судака (*Sander lucioperca*) и большеротого американского черного окуня (*Micropterus salmoides*) в пресноводных водоемах стран средиземноморского бассейна [78].

Эти новые данные свидетельствуют о широком спектре хозяев бетанодавирусов (betanodaviruses) и указывают на возможность вовлечения в круг восприимчивых видов других представителей аквакультуры [78–80].

К вирусной инфекции в значительной степени, влияющей на отрасль садковой аквакультуры в Европе, относится инфекционный поджелудочный некроз (ИПН, Infectious Pancreatic Necrosis – IPN). Заболевание поджелудочной железы и сонная болезнь являются экономически значимыми вирусными инфекциями, вызываемые альфавирусом лососевых (SAV). ИПН регистрируется среди лососевых рыб, выращиваемых в морской воде. В Шотландии и Ирландии ИПН поражает только атлантических лососей в морской воде, в то время как в Норвегии, кроме них, инфицируются радужные форели. В ряде европейских стран сонная болезнь распространена в популяциях радужной форели, выращиваемых в пресной воде.

Несмотря на то что современная ихтиовирусология – сравнительно молодая наука, уже обнаружено около 350 вирусов гидробионтов. Список открываемых вирусов, как правило, пополняется после введения в аквакультуру новых объектов разведения [81].

Современная ихтиофауна Казахстана насчитывает около 110 видов рыб. Важное рыбохозяйственное значение для республики имеют следующие виды рыб: белуга, русский осетр, севрюга, шип, щука, плотва, язь, белый амур, жерех, линь, серебряный карась, сазан, белый и пестрый толстолобик, сом, окунь, судак [82].

В настоящее время эпизоотическое состояние по вирусным инфекциям рыб в естественных водоемах и прудовых хозяйствах РК остается неизученной. Широкий обмен высокопродуктивными породами рыб, часто проводимый без учета эпизоотической ситуации в отдельных регионах и странах, обуславливает необходимость проведения постоянного вирусологического мониторинга в популяции рыб водоемов в республике.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 OIE (Office International Des Epizooties) Manual of Diagnostic tests for Aquatic animals, 2009. 6th edn. OIE, Paris.
- 2 Meyers T.R. & Winton J.R. Viral hemorrhagic septicemia virus in North America // Ann. Rev. Fish Dis., 1995. Vol.5, 3–24.
- 3 Skall H.F., Olesen N.J. & Mellergaard S. Prevalence of viral haemorrhagic septicaemia virus in Danish marine fishes and its occurrence in new host species // Dis. Aquat. Org., 2005. Vol. 66:145–151.
- 4 Amos K. H. Procedures for the detection and identification of certain fish pathogens. // 3-rd Ed. 1985,- Corvallis, Oregon.
- 5 Dixon P. F., Longshaw C.B. Assessment of commercial test kits for identification of spring viraemia of carp virus. // Dis. Aquat. Org., 2005. Vol.67. P. 25-29.
- 6 Asche V. Recent advances in microbiology // The Australian Society for Microbiology Inc. 1996. P. 41-55.
- 7 Miyazaki T., Goto K., Kobayashi T., Kageyama T., Miyata M. Mass mortalities associated with a virus disease in Japanese pearl oysters *Pinctada fucata martensii* // Dis. Aquat.Org., 1999. Vol.37. P. 1-12.
- 8 Walker P. & Subasinghe R.P. DNA-based Molecular Diagnostic Techniques. Research needs for standardization and validation of the detection of aquatic animal pathogens and diseases // FAO Fisheries Technical Paper, 2000. №395, 93 pp.
- 9 Arakawa C.K., Deering R.E., Higman K.H. et al. Polymerase chain reaction (PCR) amplification of a nucleoprotein gene sequence of infectious hematopoietic necrosis virus // Dis. Aquat. Org., 1990. Vol.8. P. 165–170.
- 10 Bovo G., Gioggetti G., Jorgensen P. E. V., Olsen N. J. Infectious haematopoietic necrosis: first detection in Italy // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol., 1987. Vol.7. P. 124.
- 11 Meyers T.R., Short S. & Lipson K. Isolation of the North American strain of viral hemorrhagic septicemia virus (VHSV) associated with epizootic mortality in two new host species of Alaskan marine fish // Dis. Aquat. Org., 1999. Vol.38. P. 81–86.
- 12 Goodwin A.E. Spring Viraemia of Carp Virus in North America // 5th international symposium for viruses of lower vertebrates. Seattle, Washington. 2002. Abstract book. P. 6.
- 13 Fijian N. Infectious dropsy in carp – a disease complex // Symp. Zool. Soc. London, 1972. Vol.30. P.39–51.
- 14 Ahne W., Bjorklund H.V., Essbauer S., Fijian N., Kurath G. & Winton J.R. Spring viremia of carp (SVC) // Dis. Aquat. Org., 2002. Vol.52. P.261–272.
- 15 Fijian N. Spring viraemia of carp and other viral diseases and agents of warm-water fish. In: Fish Diseases and Disorders 3: Viral, bacterial and fungal infections, Woo P.T.K. & Bruno D.W., eds. CAB International, New York, USA, 1999. 177–244.
- 16 Zhang Q. A review of viral diseases of aquatic animals in China // Acta Hydrobiol Sin., 2002. Vol.26:89–101.
- 17 Vicenova M., Reschova S., Pokorova D., Hulova J., Vesely T. First detection of pike fry-like rhabdovirus in barbel and spring viraemia of carp virus in sturgeon and pike in aquaculture in the Czech Republic // Dis Aquat Organ., 2011. Jun 16; Vol.95(2). P.87-95. doi: 10.3354/dao02340.
- 18 Liu H., Gao L., Shi X. et al. Isolation of spring viraemia of carp virus from cultured koi (*Cyprinus carpio koi*) and common carp (*Cyprinus carpio carpio*) in P.R. China // Bull Eur Assoc Fish Pathol., 2004. Vol.24. P.194–202.
- 19 Bjorklund H.V., Higman K.H., Kurath G. The glycoprotein genes and gene junctions of the fish rhabdoviruses spring viremia of carp virus and hirame rhabdovirus: analysis of relationships with other rhabdoviruses // Virus Res., 1996. Vol.42. P. 65–80.
- 20 Hoffmann B., Schutze H., Mettenleiter T.C. Determination of the complete genomic sequence and analysis of the gene products of the virus of spring viremia of carp, a fish rhabdovirus // Virus Res., 2002. Vol. 84. P.89–100.
- 21 Johnson M.C., Maxwell J.M., Loh P.C., Leong J.A. Molecular characterization of the glycoproteins from two warm water rhabdoviruses: snakehead rhabdovirus and rhabdovirus of penaeid shrimp (RPS)/spring viremia of carp virus // Virus Res., 1999. Vol.64. P.95–106.
- 22 Oreshkova S.F., Shchelkunov I.S., Tikunova N.V. et al. Detection of spring viremia of carp virus isolates by hybridization with nonradioactive probes and amplification by polymerase chain reaction // Ibid, 1999. 63:3–10
- 23 Johansson T., Nylund S., Olesen N.J., Bjorklund H. Molecular characterisation of the nucleocapsid protein gene, glycoprotein gene and gene junctions of rhabdovirus 903/87, a novel fish pathogenic rhabdovirus // Ibid, 2001. Vol.80. P.11–22.
- 24 Koutna M., Vesely T., Psikal I., Hulova J. Identification of spring viraemia of carp virus by combined RT-PCR and nested PCR // Dis Aquat Org., 2003. Vol.55. P.229–235.
- 25 Dikkeboom A., Radi C., Toohey-Kurth K., Marcquenski S. et al. First report of spring viremia of carp virus in wild common carp in North America // J Aquat Anim Health, 2004. Vol.16. P.169–178.
- 26 Stone D.M., Ahne W., Denham K.L. et al. Nucleotide sequence analysis of the glycoprotein gene of putative spring viraemia of carp virus and pike fry rhabdovirus isolates reveals four genogroups // Dis Aquat Org., 2003. Vol.53. P.203–210.
- 27 Miller O., Fuller F.J. Gebreyes W.A. et al. Phylogenetic analysis of spring virema of carp virus reveals distinct subgroups with common origins for recent isolates in North America and the UK // Ibid, 2007. Vol. 76. P. 193–204.
- 28 Garver K.A., Dwilow A.G., Richard J. et al. First detection and confirmation of spring viraemia of carp virus in common carp, *Cyprinus carpio* L., from Hamilton Harbour, Lake Ontario, Canada. // J Fish Dis., 2007 Nov; Vol.30(11). P.665-71.
- 29 Basic A., Schachner O., Bilic I., Hess M. Phylogenetic analysis of spring viraemia of carp virus isolates from Austria indicates the existence of at least two subgroups within genogroup Id // Dis Aquat Organ., 2009 May 27; Vol.85(1). P.31-40. doi: 10.3354/dao02069.
- 30 Winton J.R. & Einer-Jensen K. Molecular diagnosis of infectious hematopoietic necrosis and viral hemorrhagic septicemia. In: Molecular Diagnosis of Salmonid Diseases, Cunningham C.O., ed. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands. 2002. P. 49–79.
- 31 Bootland L.M. & Leong J.C.. Infectious hematopoietic necrosis virus. In: Fish Diseases and Disorders, Vol. 3: Viral, Bacterial and Fungal Infections, Woo P.T.K. & Bruno D.W., eds. CAB International, Oxon, UK. 1999. P.57–121.
- 32 Emmenegger E.J., Meyers T.R., Burton T.O. & Kurath G. Genetic diversity and epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus in Alaska // Dis. Aquat. Org., 2000. Vol.40. P.163–176.

- 33 Enzmann P.J., Kurath G., Fichtner D. & Bergmann S.M. Infectious hematopoietic necrosis virus: Monophyletic origin of European IHNV isolates from North-American genogroup M // Ibid, 2005. Vol.66. P.187–195.
- 34 Kim W-S., Oh M-J., Nishizawa T. et al. Genotyping of Korean isolates of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) based on the glycoprotein gene // Arch. Virol., 2007. Vol.152. P.2119–2124.
- 35 Kurath G., Garver K.A., Troyer R.M. et al. Phylogeography of infectious haematopoietic necrosis virus in North America // J. Gen. Virol., 2003. Vol.84. P. 803–814.
- 36 Nishizawa T., Kinoshita S., Kim W-S., Higashi S. & Yoshimizu M. Nucleotide diversity of Japanese isolates of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) based on the glycoprotein gene // Dis. Aquat. Org., 2006. Vol.71. P.267–272.
- 37 Troyer R.M. & Kurath G. Molecular epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus reveals complex virus traffic and evolution within southern Idaho aquaculture // Ibid, 2003. Vol.55. P.175–185.
- 38 Garver K.A., Batts, W.N. & Kurath G. Virulence comparisons of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) U and M genogroups in sockeye salmon and rainbow trout // J. Aquat. Anim. Health, 2006. Vol.18. P.232–243.
- 39 LaPatra S.E., Fryer J.L. & Rohovec J.S. Virulence comparison of different electropherotypes of infectious hematopoietic necrosis virus // Dis. Aquat. Org., 1993. Vol.16. P.115–120.
- 40 Engelking H.M., Harry J.B. & Leong J.C. Comparison of representative strains of infectious hematopoietic necrosis virus by serological neutralization and cross-protection assays // Appl. Environ. Microbiol., 1991. Vol.57. P.1372–1378.
- 41 Huang C., Chien M-S., Landolt M. & Winton J.R. Characterization of the infectious hematopoietic necrosis virus glycoprotein using neutralizing monoclonal antibodies // Dis. Aquat. Org., 1994. Vol.18. P.29–35.
- 42 Ristow S.S. & Arnzen De Avila J.M. Monoclonal antibodies to the glycoprotein and nucleoprotein of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) reveal differences among isolates of the virus by fluorescence, neutralization and electrophoresis // Ibid, 1991. Vol.11. P.105–115.
- 43 Winton J.R. Immunization with viral antigens: Infectious haematopoietic necrosis // Dev. Biol. Stand., 1997. Vol.90. P.211–220.
- 44 Ristow S.S. & Arnzen J.M. Development of monoclonal antibodies that recognize a type 2 specific and a common epitope on the nucleoprotein of infectious hematopoietic necrosis virus // J. Aquat. Anim. Health, 1989. Vol.1. P.119–125.
- 45 Wolf K. Viral hemorrhagic septicemia. In: Fish Viruses and Fish Viral Diseases. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA, 1988. P.217–249.
- 46 Meyers T.R. & Winton J.R. Viral hemorrhagic septicemia virus in North America // Ann. Rev. Fish Dis., 1995. Vol.5. P.3–24.
- 47 Skall H.F., Olesen N.J. & Mellergaard S. Prevalence of viral haemorrhagic septicaemia virus in Danish marine fishes and its occurrence in new host species // Dis. Aquat. Org., 2005. Vol.66. P.145–151.
- 48 Smail D.A. Viral haemorrhagic septicaemia. In: Fish Diseases and Disorders, Volume 3: Viral, Bacterial and Fungal Infections. Woo P.T.K. & Bruno D.W., eds, 1999. P.123–147.
- 49 Wolf K. Viral hemorrhagic septicemia. In: Fish Viruses and Fish Viral Diseases. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA, 1988. P.217–249.
- 50 Einer-Jensen K., Ahrens P. & Lorenzen N. Parallel phylogenetic analyses using the N, G or Nv gene from a fixed group of VHSV isolates reveal the same overall genetic typing // Dis. Aquat. Org., 2005. Vol.67. P.39–45.
- 51 Snow M., Bain N., Black J. et al. Genetic population structure of marine viral haemorrhagic septicaemia virus (VHSV) // Ibid, 2004. Vol.61. P.11–21.
- 52 Snow M., Cunningham C.O., Melvin W.T. & Kurath G. Analysis of the nucleoprotein gene identifies distinct lineages of viral haemorrhagic septicaemia virus within the European marine environment // Virus Res., 1999. Vol.63. P.35–44.
- 53 Einer-Jensen K., Ahrens P., Forsberg R. & Lorenzen N. Evolution of the fish rhabdovirus viral haemorrhagic septicaemia virus // J. Gen. Virol., 2004. Vol.85. P.1167–1179.
- 54 Hedrick R.P., Gilad O., Yun S., Spangenberg J.V. et al. A herpesvirus associated with mass mortality of juvenile and adult koi, a strain of common carp // J. Aquat. Anim. Health, 2000. Vol.12. P.44–57.
- 55 Haenen O.L.M., Way K., Bergmann S.M. & Ariel E. The emergence of koi herpesvirus and its significance to European aquaculture // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol., 2004. Vol.24. P.293–307.
- 56 Yuasa K., Sano M., Kurita J., Ito T. & Iida T. Improvement of a PCR method with the Sph 1–5 primer set for the detection of koi herpesvirus (KHV) // Fish Pathol., 2005. Vol.40. P.37–39.
- 57 Hutoran M., Ronen A., Perelberg A. et al. Description of an as yet unclassified DNA virus from diseased *Cyprinus carpio* species // J. Virol., 2005. Vol.79. P.1983–1991.
- 58 Ronen A., Perelberg A., Abramowitz J. et al. Efficient vaccine against the virus causing a lethal disease in cultured *Cyprinus carpio* // Vaccine, 2003. Vol.21. P.4677–4684.
- 59 Waltzek T.B., Kelley G.O., Stone D.M. et al. Koi herpesvirus represents a third cyprinid herpesvirus (CyHV-3) in the family Herpesviridae // J. Gen. Virol., 2005. Vol.86. P.1659–1667.
- 60 Aoki T., Hiroto I., Kurokawa K., et al. Genome sequences of three koi herpesvirus isolates representing the expanding distribution of an emerging disease threatening koi and common carp worldwide // J. Virol., 2007. Vol.81 (10). P.5058–5065.
- 61 Gilad O., Yun S., Andree K.B. et al. Initial characteristics of koi herpesvirus and development of a polymerase chain reaction assay to detect the virus in koi, *Cyprinus carpio* koi // Dis. Aquat. Org., 2002. Vol.48, P.101–108.
- 62 Sano M., Ito T., Kurita J. et al. First detection of koi herpesvirus in cultured common carp *Cyprinus carpio* in Japan // Fish Pathol., 2004. Vol.39. P.165–167.
- 63 Gilad O., Yun, S. Adkison M.A. et al. Molecular comparison of isolates of an emerging fish pathogen, koi herpesvirus, and the effect of water temperature on mortality of experimentally infected koi // J. Gen. Virol., 2003. Vol.84. P. 2661–2667.
- 64 Bretzinger A., Fischer-Scherl T., Oumouna M., Hoffmann R. & Truyen U. Mass mortalities in koi carp, *Cyprinus carpio*, associated with gill and skin disease // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol., 1999. Vol.19. P.182–185.

- 65 Walster C. Clinical observations of severe mortalities in koi carp, *Cyprinus carpio*, with gill disease // Fish Vet. J., 1999. Vol.3. P.54–58.
- 66 Tu C., Weng M.C., Shiao J.R. & Lin S.Y. Detection of koi herpesvirus in koi *Cyprinus carpio* in Taiwan // Fish Pathol., 2004. Vol.39. P.109–110.
- 67 Bergmann S.M., Kempter J., Sadowski J. & Fichtner D. First detection, confirmation and isolation of koi herpesvirus (KHV) in cultured common carp (*Cyprinus carpio* L.) in Poland // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol., 2006. Vol.26. P.97–104.
- 68 Denham K. Koi herpesvirus in wild fish // Vet. Rec., 2003. Vol.153. P.507.
- 69 Schlotfeldt H.F. Severe losses of common carp in Germany due to Koi Herpesvirus (KHV) // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol., 2004. Vol.24. P.216–217.
- 70 Sunarto A., Rukyani A. & Itami T. Indonesian experience on the outbreak of koi herpesvirus in koi and carp (*Cyprinus carpio*) // Bull. Fish. Res. Agency, 2005. Supplement No. 2. P.15–21.
- 71 Choi D.L., Sohn S.G., Bang J.D., Do J.W. & Park M.S. Ultrastructural identification of a herpes-like virus infection in common carp *Cyprinus carpio* in Korea // Dis. Aquat. Org., 2004. Vol.61. P.165–168.
- 72 Latiff F.A. Current status of transboundary fish diseases in Malaysia: occurrence, surveillance, research and training. In: Transboundary Fish Diseases in Southeast Asia: Occurrence, Surveillance, Research and Training, Lavilla-Pitogo C.R. & Nagasawa K., eds. SEAFDEC Aquaculture Department, Tigbauan, Iloilo, Philippines, 2004. P.131–157.
- 73 Gray W.L., Mullis L., LaPatra S.E., Groff J.M. & Goodwin A. Detection of koi herpesvirus DNA in tissues of infected fish // J. Fish Dis., 2002. Vol.25. P.171–178.
- 74 Terhune J.S., Grizzle J.M., Hayden K. & Mcclenahan S.D. First report of koi herpesvirus in wild common carp in the Western Hemisphere // Fish Health Newsletter. American Fisheries Society, Fish Health Section, 2004. Vol.32. P.8–9.
- 75 ?ретвейт I. Heart and Skeletal Muscle Inflammation (HSMI) – an emerging disease in salmon, new results indicating a reovirus // Report on the 14th Annual Meeting of the National Reference Laboratories for Fish Diseases Copenhagen, Denmark May 26-28, 2010. P.52–53.
- 76 Mori K., Nakai T., Muroga K. et al. Properties of a new virus belonging to Nodaviridae found in larval striped jack (*Pseudocaranx dentex*) with nervous necrosis // Virology, 1992. Vol.187. P.368–371.
- 77 Thi?ry R., Johnson K.L., Nakai T. et al.. Family Nodaviridae. In: Virus Taxonomy Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses, King A.M.Q., Adams M.J., Carstens E.B. & Lefkowitz E.J., eds. Elsevier Academic Press, London, UK, 2011. P.1061–1067.
- 78 Bovo G. Old and emerging diseases in the Mediterranean Aquaculture // Report on the 14th Annual Meeting of the National Reference Laboratories for Fish Diseases Copenhagen, Denmark May 26-28, 2010, P.23.
- 79 Comps M., Pepin J.F. & Bonami J.R. Purification and characterization of two fish encephalitis viruses (FEV) infecting *Lates calcarifer* and *Dicentrarchus labrax* // Aquaculture, 1994. Vol.123. P.1–10.
- 80 Chi S.C., Lo C.F. & Lin S.C. Characterization of grouper nervous necrosis virus // J. Fish Dis., 2001. Vol.24. P.3–13.
- 81 Щелкунов И. С., Орешкова С. Ф. Новые перспективы в диагностике вирусных болезней рыб: разработка тест-систем для выявления возбудителя весенней виремии карпа на основе методов анализа генома // Москва. 2006.
- 82 Агентство Республики Казахстан по статистике. Экологическая статистика. Статистический сборник / Под редакцией А. А. Смаилова. – Алматы, 2001. – 104 с.

REFERENCES

1. OIE (Office International Des Epizooties) Manual of Diagnostic tests for Aquatic animals, 2009. 6th edn. OIE, Paris.
2. Meyers T.R. & Winton J.R. Viral hemorrhagic septicemia virus in North America. *Ann. Rev. Fish Dis.*, **1995**. 5:3–24.
3. Skall H.F., Olesen N.J. & Mellergaard S. (2005). Prevalence of viral haemorrhagic septicæmia virus in Danish marine fishes and its occurrence in new host species. *Dis. Aquat. Org.* **66**:145–151.
4. Amos K. H. *Procedures for the detection and identification of certain fish pathogens*. 3-rd Ed. 1985. Corvallis, Oregon.
5. Dixon P. F., Longshaw C.B. Assessment of commercial test kits for identification of spring viraemia of carp virus. *Dis. Aquat. Org.* **2005**. 67:25–29.
6. Asche V. *Recent advances in microbiology. The Australian Society for Microbiology Inc.* **1996**. P. 41–55.
7. Miyazaki T., Goto K., Kobayashi T., Kageyama T., Miyata M. Mass mortalities associated with a virus disease in Japanese pearl oysters *Pinctada fucata martensi*. *Dis. Aquat. Org.* **1999**. 37:1–12.
8. Walker P. & Subasinghe R.P. DNA-based Molecular Diagnostic Techniques. Research needs for standardization and validation of the detection of aquatic animal pathogens and diseases. *FAO Fisheries Technical Paper*, **2000**. №395, 93 pp.
9. Arakawa C.K., Deering R.E., Higman K.H., Oshima K.H., O'hara P.J. & Winton J.R. Polymerase chain reaction (PCR) amplification of a nucleoprotein gene sequence of infectious hematopoietic necrosis virus. *Dis. Aquat. Org.*, **1990**. 8:165–170.
10. Bovo G., Gioggetti G., Jorgensen P. E. V., Olsen N. J. Infectious haematopoietic necrosis: first detection in Italy. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.* **1987**. 7:124.
11. Meyers T.R., Short S. & Lipson K. () Isolation of the North American strain of viral hemorrhagic septicæmia virus (VHSV) associated with epizootic mortality in two new host species of Alaskan marine fish. *Dis. Aquat. Org.*, **1999**. 38, 81–86.
12. Goodwin A.E. Spring Viraemia of Carp Virus in North America. *5th international symposium for viruses of lower vertebrates*. Seattle, Washington. **2002**. Abstract book. P. 6.
13. Fijian N. Infectious dropsy in carp – a disease complex. *Symp. Zool. Soc. London*, **1972**. 30, 39–51.
14. Ahne W., Bjorklund H.V., Essbauer S., Fijian N., Kurath G. & Winton J.R. Spring viremia of carp (SVC). *Dis. Aquat. Org.*, **2002**. 52:261–272.
15. Fijian N. Spring viraemia of carp and other viral diseases and agents of warm-water fish. In: *Fish Diseases and Disorders 3: Viral, bacterial and fungal infections*, Woo P.T.K. & Bruno D.W., eds. CAB International, New York, USA, **1999**. P.177–244.

16. Zhang Q. A review of viral diseases of aquatic animals in China. *Acta Hydrobiol Sin.*, **2002**. 26:89–101
17. Vicenova M, Reschova S, Pokorova D, Hulova J, Vesely T. First detection of pike fry-like rhabdovirus in barbel and spring viraemia of carp virus in sturgeon and pike in aquaculture in the Czech Republic. *Dis Aquat Organ.* 2011. Jun 16;95(2):87–95. doi: 10.3354/dao02340.
18. Liu H., Gao L., Shi X., Gu T., Jiang Y., Chen H. () Isolation of spring viraemia of carp virus from cultured koi (*Cyprinus carpio* koi) and common carp (*Cyprinus carpio* carpio) in P.R. China. *Bull Eur Assoc Fish Pathol.*, **2004**. 24:194–202.
19. Bjorklund H.V., Higman K.H., Kurath G. The glycoprotein genes and gene junctions of the fish rhabdoviruses spring viremia of carp virus and hirame rhabdovirus: analysis of relationships with other rhabdoviruses. *Virus Res.*, **1996**. 42: 65–80.
20. Hoffmann B., Schutze H., Mettenleiter T.C. Determination of the complete genomic sequence and analysis of the gene products of the virus of spring viremia of carp, a fish rhabdovirus. *Virus Res.*, **2002**. 84:89–100.
21. Johnson M.C., Maxwell J.M., Loh P.C., Leong J.A. Molecular characterization of the glycoproteins from two warm water rhabdoviruses: snakehead rhabdovirus and rhabdovirus of penaeid shrimp (RPS)/spring viremia of carp virus. *Virus Res.*, **1999**. 64:95–106.
22. Oreshkova S.F., Shchelkunov I.S., Tikunova N.V., Shchelkunova T.I., Puzyrev A.T., Ilyichev A.A. Detection of spring viremia of carp virus isolates by hybridization with nonradioactive probes and amplification by polymerase chain reaction. *Virus Res.*, **1999**. 63:3–10.
23. Johansson T, Nylund S, Olesen NJ, Bjorklund H. Molecular characterisation of the nucleocapsid protein gene, glycoprotein gene and gene junctions of rhabdovirus 903/87, a novel fish pathogenic rhabdovirus. *Virus Res.*, **2001**, 80:11–22.
24. Koutna M., Vesely T., Psikal I., Hulova J. Identification of spring viraemia of carp virus by combined RT-PCR and nested PCR. *Dis Aquat Org.*, **2003**. 55:229–235
25. Dikkeboom A., Radi C., Toohey-Kurth K. et al. First report of spring viremia of carp virus in wild common carp in North America. *J Aquat Anim Health*, **2004**. 16:169–178
26. Stone D.M., Ahne W., Denham K.L., Dixon P.F., Liu C.T., Sheppard AM, Taylor GR, Way K. Nucleotide sequence analysis of the glycoprotein gene of putative spring viraemia of carp virus and pike fry rhabdovirus isolates reveals four genogroups. *Dis Aquat Org.*, **2003**. 53:203–210
27. Miller O., Fuller F.J., Gebreyes W. A., Lewbart G. A., Shchelkunov I. S., Shivappa R.B., Joiner C., Woolford G., Stone D. M., Dixon P.F., Raley M.E., Levine J.F. Phylogenetic analysis of spring virema of carp virus reveals distinct subgroups with common origins for recent isolates in North America and the UK. *Dis Aquat Organ.* 2007. Vol. 76: 193–204.
28. Garver KA, Dwilow AG, Richard J, Booth TF, Beniac DR, Souter BW. First detection and confirmation of spring viraemia of carp virus in common carp, *Cyprinus carpio* L., from Hamilton Harbour, Lake Ontario, Canada. *J Fish Dis.* **2007** Nov.30(11):665-71.
29. Basic A, Schachner O, Bilic I, Hess M. Phylogenetic analysis of spring viraemia of carp virus isolates from Austria indicates the existence of at least two subgroups within genogroup Id. *Dis Aquat Organ.* **2009**. May 27;85(1):31-40. doi: 10.3354/dao02069.
30. Winton J.R. & Einer-Jensen K.. Molecular diagnosis of infectious hematopoietic necrosis and viral hemorrhagic septicemia. In: *Molecular Diagnosis of Salmonid Diseases*, Cunningham C.O., ed. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, **2002**. pp. 49–79.
31. Bootland L.M. & Leong J.C. Infectious hematopoietic necrosis virus. In: *Fish Diseases and Disorders*, Volume 3: Viral, Bacterial and Fungal Infections, Woo P.T.K. & Bruno D.W., eds. CAB International, Oxon, UK, **1999**. 57–121.
32. Emmenegger E.J., Meyers T.R., Burton T.O. & Kurath G. Genetic diversity and epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus in Alaska. *Dis. Aquat. Org.*, **2000**. 40:163–176.
33. Enzmann P.J., Kurath G., Fichtner D. & Bergmann S.M. Infectious hematopoietic necrosis virus: Monophyletic origin of European IHNV isolates from North-American genogroup M. *Dis. Aquat. Org.*, **2005**. 66:187–195.
34. Kim W-S., Oh M-J., Nishizawa T., Park J-W., Kurath G. & Yoshimizu M. Genotyping of Korean isolates of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) based on the glycoprotein gene. *Arch. Virol.*, **2007**. 152:2119–2124.
35. Kurath G., Garver K.A., Troyer R.M., Emmenegger E.J., Einer-Jensen K. & Anderson E.D. Phylogeography of infectious haematopoietic necrosis virus in North America. *J. Gen. Virol.*, **2003**. 84:803–814.
36. Nishizawa T., Kinoshita S., Kim W-S., Higashi S. & Yoshimizu M. Nucleotide diversity of Japanese isolates of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) based on the glycoprotein gene. *Dis. Aquat. Org.*, **2006**. 71:267-272.
37. Troyer R.M. & Kurath G. () Molecular epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus reveals complex virus traffic and evolution within southern Idaho aquaculture. *Dis. Aquat. Org.*, **2003**. 55:175–185.
38. Garver K.A., Batts, W.N. & Kurath G. Virulence comparisons of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) U and M genogroups in sockeye salmon and rainbow trout. *J. Aquat. Anim. Health*, **2006**. 18:232–243.
39. LaPatra S.E., Fryer J.L. & Rohovec J.S.. Virulence comparison of different electropherotypes of infectious hematopoietic necrosis virus. *Dis. Aquat. Org.*, 1993. 16:115–120.
40. Engelking H.M., Harry J.B. & Leong J.C. Comparison of representative strains of infectious hematopoietic necrosis virus by serological neutralization and cross-protection assays. *Appl. Environ. Microbiol.*, **1991**. 57:1372–1378.
41. Huang C., Chien M-S., Landolt M. & Winton J.R. Characterization of the infectious hematopoietic necrosis virus glycoprotein using neutralizing monoclonal antibodies. *Dis. Aquat. Org.*, **1994**. 18, 29–35.
42. Ristow S.S. & Arnzen De Avila J.M. Monoclonal antibodies to the glycoprotein and nucleoprotein of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) reveal differences among isolates of the virus by fluorescence, neutralization and electrophoresis. *Dis. Aquat. Org.*, **1991**. 11:05–115.
43. Winton J.R. Immunization with viral antigens: Infectious haematopoietic necrosis. *Dev. Biol. Stand.*, **1997**. 90:211–220.
44. Ristow S.S. & Arnzen J.M. Development of monoclonal antibodies that recognize a type 2 specific and a common epitope on the nucleoprotein of infectious hematopoietic necrosis virus. *J. Aquat. Anim. Health*, **1989**. 1:119–125.

45. Wolf K. Viral hemorrhagic septicemia. In: *Fish Viruses and Fish Viral Diseases*. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA, **1988**. 217–249.
46. Meyers T.R. & Winton J.R. Viral hemorrhagic septicemia virus in North America. *Ann. Rev. Fish Dis.*, **1995**. 5:3–24.
47. Skall H.F., Olesen N.J. & Møllergaard S. Prevalence of viral haemorrhagic septicaemia virus in Danish marine fishes and its occurrence in new host species. *Dis. Aquat. Org.*, **2005**. 66:145–151.
48. Smail D.A. Viral haemorrhagic septicaemia. In: *Fish Diseases and Disorders*, Volume 3: Viral, Bacterial and Fungal Infections, Woo P.T.K. & Bruno D.W., eds, **1999**. P.123–147.
49. Wolf K. Viral hemorrhagic septicemia. In: *Fish Viruses and Fish Viral Diseases*. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA, **1988**. P.217–249.
50. Einer-Jensen K., Ahrens P. & Lorenzen N. Parallel phylogenetic analyses using the N, G or N gene from a fixed group of VHSV isolates reveal the same overall genetic typing. *Dis. Aquat. Org.*, **2005**. 67:39–45.
51. Snow M., Bain N., Black J., Taupin V., Cunningham C.O., King J.A., Skall H.F. & Raynard R.S. Genetic population structure of marine viral haemorrhagic septicaemia virus (VHSV). *Dis. Aquat. Org.*, **2004**. 61:11–21.
52. Snow M., Cunningham C.O., Melvin W.T. & Kurath G. (1999). Analysis of the nucleoprotein gene identifies distinct lineages of viral haemorrhagic septicaemia virus within the European marine environment. *Virus Res.* 63:35–44.
53. Einer-Jensen K., Ahrens P., Forsberg R., Lorenzen N. Evolution of the fish rhabdovirus viral haemorrhagic septicaemia virus. *J. Gen. Virol.*, **2004**. Vol.85. P.1167–1179.
54. Hedrick R.P., Gilad O., Yun S., Spangenberg J.V., Marty G.D., Nordhausen R.W., Kebus M.J., Bercovier H. & Eldar A. A herpesvirus associated with mass mortality of juvenile and adult koi, a strain of common carp. *J. Aquat. Anim. Health*, **2000**. Vol.12. P.44–57.
55. Haenen O.L.M., Way K., Bergmann S.M. & Ariel E. The emergence of koi herpesvirus and its significance to European aquaculture. *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.*, **2004**. 24:293–307.
56. Yuasa K., Sano M., Kurita J., Ito T. & Iida T. Improvement of a PCR method with the Sph 1–5 primer set for the detection of koi herpesvirus (KHV). *Fish Pathol.*, 2005. 40:37–39.
57. Hutoran M., Ronen A., Perelberg A., Ilouze M., Dishon A., Bejerano I., Chen N. & Kotler M. Description of an as yet unclassified DNA virus from diseased Cyprinus carpio species. *J. Virol.*, **2005**. 79:1983–1991.
58. Ronen A., Perelberg A., Abramowitz J., Hutoran M., Tinman S., Bejerano I., Steinitz M. & Kotler M. Efficient vaccine against the virus causing a lethal disease in cultured Cyprinus carpio. *Vaccine*, **2003**. 21:4677–4684.
59. Waltzek T.B., Kelley G.O., Stone D.M., Way K., Hanson L., Fukuda H., Hirono I., Aoki T., Davison A.J. & Hedrick R.P. Koi herpesvirus represents a third cyprinid herpesvirus (CyHV-3) in the family Herpesviridae. *J. Gen. Virol.*, **2005**. 86:1659–1667.
60. Aoki T., Hirono I., Kurokawa K., Fukuda H., Nahary R., Eldar A., Davison A.J., Waltzek T.B., Bercovier H. & Hedrick R.P. Genome sequences of three koi herpesvirus isolates representing the expanding distribution of an emerging disease threatening koi and common carp worldwide. *J. Virol.*, **2007**. 81(10):5058–5065.
61. Gilad O., Yun S., Andree K.B., Adkison M.A., Zlotkin A., Bercovier H., Eldar A. & Hedrick R.P. Initial characteristics of koi herpesvirus and development of a polymerase chain reaction assay to detect the virus in koi, Cyprinus carpio koi. *Dis. Aquat. Org.*, **2002**. 48:101–108.
62. Sano M., Ito T., Kurita J., Yanai T., Watanabe N., Miwa S. & Iida T. First detection of koi herpesvirus in cultured common carp Cyprinus carpio in Japan. *Fish Pathol.*, **2004**. 39:165–167.
63. Gilad O., Yun, S. Adkison M.A., Way K., Willits N.H., Bercovier H. & Hedrick R.P. Molecular comparison of isolates of an emerging fish pathogen, koi herpesvirus, and the effect of water temperature on mortality of experimentally infected koi. *J. Gen. Virol.*, **2003**. 84:2661–2667.
64. Bretzinger A., Fischer-Scherl T., Oumouna M., Hoffmann R. & Truyen U. Mass mortalities in koi carp, Cyprinus carpio, associated with gill and skin disease. *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.*, **1999**. 19:182–185.
65. Walster C. Clinical observations of severe mortalities in koi carp, Cyprinus carpio, with gill disease. *Fish Vet. J.*, **1999**. 3:54–58.
66. Tu C., Weng M.C., Shiao J.R. & Lin S.Y. Detection of koi herpesvirus in koi Cyprinus carpio in Taiwan. *Fish Pathol.*, **2004**. 39:109–110.
67. Bergmann S.M., Kempfer J., Sadowski J. & Fichtner D. First detection, confirmation and isolation of koi herpesvirus (KHV) in cultured common carp (Cyprinus carpio L.) in Poland. *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.*, **2006**. 26:97–104.
68. Denham K. Koi herpesvirus in wild fish. *Vet. Rec.*, **2003**. 153:507.
69. Schlotfeldt H.F. Severe losses of common carp in Germany due to Koi Herpesvirus (KHV). *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.*, 2004. 24:216–217.
70. Sunarto A., Rukyani A., Itami T. Indonesian experience on the outbreak of koi herpesvirus in koi and carp (Cyprinus carpio). *Bull. Fish. Res. Agency*, **2005**. Supplement No. 2: 15–21.
71. Choi D.L., Sohn S.G., Bang J.D., Do J.W. & Park M.S.. Ultrastructural identification of a herpes-like virus infection in common carp Cyprinus carpio in Korea. *Dis. Aquat. Org.*, **2004**. 61:165–168.
72. Latiff F.A. (2004). Current status of transboundary fish diseases in Malaysia: occurrence, surveillance, research and training. In: *Transboundary Fish Diseases in Southeast Asia: Occurrence, Surveillance, Research and Training*, Lavilla-Pitogo C.R. & Nagasawa K., eds. SEAFDEC Aquaculture Department, Tigbauan, Iloilo, Philippines. P.131–157.
73. Gray W.L., Mullis L., Lapatra S.E., Groff J.M. & Goodwin A. Detection of koi herpesvirus DNA in tissues of infected fish. *J. Fish Dis.*, **2002**. 25:171–178.
74. Terhune J.S., Grizzle J.M., Hayden K. & McClenahan S.D. First report of koi herpesvirus in wild common carp in the Western Hemisphere. *Fish Health Newsletter. American Fisheries Society, Fish Health Section*, **2004**. 32, 8–9.

75. ?rpelveit I. Heart and Skeletal Muscle Inflammation (HSMI) – an emerging disease in salmon, new results indicating a reovirus. *Report on the 14th Annual Meeting of the National Reference Laboratories for Fish Diseases*, Copenhagen, Denmark May 26-28, 2010, P.52-53.
76. Mori K., Nakai T., Muroga K., Arimoto M., Mushiake K. & Furusawa I. Properties of a new virus belonging to Nodaviridae found in larval striped jack (*Pseudocaranx dentex*) with nervous necrosis. *Virology*, 1992. 187:368–371.
77. Thi?ry R., Johnson K.L., Nakai T., Schneemann A., Bonami J.R., Lightner D.V. Family Nodaviridae. In: *Virus Taxonomy Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*, King A.M.Q., Adams M.J., Carstens E.B. & Lefkowitz E.J., eds. Elsevier Academic Press, London, UK, 2011. P.1061–1067.
78. Bovo G. Old and emerging diseases in the Mediterranean Aquaculture. *Report on the 14th Annual Meeting of the National Reference Laboratories for Fish Diseases* Copenhagen, Denmark May 26-28, 2010. P.23.
79. Comps M., Pepin J.F. & Bonami J.R. (). Purification and characterization of two fish encephalitis viruses (FEV) infecting *Lates calcarifer* and *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*, 1994. 123:1–10.
80. Chi S.C., Lo C.F. & Lin S.C. Characterization of grouper nervous necrosis virus. *J. Fish Dis.*, 2001. 24:3–13.
81. Shhelkunov I. S., Oreshkova S. F. *Novye perspektivy v diagnostike virusnyh boleznej ryb: razrabotka test-sistem dlja vyjavlenija vozбудителja vesennej viremii karpa na osnove metodov analiza genoma*. Moskva. 2006 (in Russ).
82. Agentstvo respubliky Kazahstan po statistike. *Jekologicheskaja statistika. Statisticheskiy sbornik* /Pod redakcijej A.A. Smailova Almaty, 2001. – 104 s (in Russ)

Резюме

A. I. Қыдырманов, М. X. Саятов

(КР БФМ ФК «Микробиология және вирусология институты» РМК, Алматы, Қазақстан)

ТАБИГИ ОРТА МЕН АКВАКУЛЬТУРА ЖАҒЫДАЙЫНДАҒЫ БАЛЫҚТАРДЫҢ ВИРУСТАРЫ МЕН ВИРУСТЫҚ ИНФЕКЦИЯЛАРЫ

Мақалада әлемнің әр тарағындағы балықтар жаппай ауратын вирустық инфекциялар қоздырыштарының құрылышы, биологиялық қасиеттері мен таралуы жайында деректер көлтірілген. Вирустардың классификациясы, генетикалық алуантурлілігі, филогенетикалық өзара байланыстары мен балау мәселелері де қарастырылған. Тұқылардың көктемгі виремиясы, вирусты геморрагиялық септицемия, инфекциялы гематопоетикалық некроз және *koi* тұқысының герпесвирустық инфекциясы тәрізді кең таралған балық ауруларының клиникалық көрінуі сипатталған. Жаңа және қайта өршітін инфекцияларға (жүрек және сүйек бұлышық еттерінің реовирустық кабынуы, нодовирустық энцефалопатия мен ретинопатия, жұқпалы ұйқыбезі некрозы, ұйқы басу ауруы) ерекше мән берілген. Қазақстан Республикасының ұланғайыр территориясындағы ихтиофауна мен аквакультура өкілдеріне осы уақытқа дейін экология-вирусологиялық мониторинг зерттеулері болмағандыктан, оны тұрақты жүргізуін қажеттілігі көрсетілген.

Тірек сөздер: балық, вирус, тұқылардың көктемгі виремиясы, вирусты геморрагиялық септицемия, инфекциялы гематопоетикалық некроз, рабдовирус, полимеразды тізбекті реакция, генотип.

Summary

A. I. Kydyrmanov, M. Kh. Sayatov

(Institute of Microbiology and virology, Almaty, Kazakhstan)

FISH VIRUSES AND VIRAL INFECTIONS IN NATURAL HABITATS AND AQUACULTURE

The knowledge about viral agents structure, biological properties and peculiarities of spreading of fish mass infectious diseases in different regions of the world are presented in the review paper. Issues of classification, diagnosis, genetic diversity of viruses and their phylogenetic relationships were reviewed. Clinical appearance of such wide speared diseases as spring viraemia of carp, infectious hematopoietic necrosis, viral hemorrhagic septicemia and *koi* herpesvirus disease is described. Especially attention is paid for emerging and re-emerging infections (reoviral encephalopathy and retinopathy, infectious pancreatic necrosis, sleeping disease). It is stressed a necessity for conducting permanent virological monitoring of ichtyofauna and representatives of aquaculture in the Republic of Kazakhstan in extensive territory of which investigations on this direction are not carried out until now.

Keywords: fish, virus, spring viraemia of carp, infectious hematopoietic necrosis, viral hemorrhagic septicemia, rabdovirus, polymerase chain reaction, genotype.

Поступила 20.02.2014 г.