



УДК 639.2.09

Аквакультура

Филогенетический анализ и молекулярно-эпидемиологическая характеристика изолятов вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани радужной форели из рыбоводных хозяйств России

С.Л. Рудакова, Е.А. Тюрина-Кузьмина, А.В. Черенков, Н.С. Мюге

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187
E-mail: rudakova@vniro.ru

SPIN-код: С.Л. Рудакова – 2178-1140; Е.А. Тюрина-Кузьмина – 7297-4290; А.В. Черенков – 8386-7271; Н.С. Мюге – 1916-2289.

Цель работы: определение происхождения и потенциальных путей распространения вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHNV) форели в рыбоводных хозяйствах России на основе оценки генетического разнообразия и молекулярно-эпидемиологических связей изолятов.

Использованные методы: использовали общепринятые вирусологические методы выделения вирусов рыб на перевиваемых линиях клеток, идентификацию проводили в ОТ-ПЦР, секвенирование – методом Сэнгера. Сравнительный анализ и поиск близкородственных нуклеотидных последовательностей IHNV делали по базе данных GenBank. Филогенетическое дерево строили с применением методов присоединения соседей (Neighbour-joining).

По результатам работы показано, что большинство российских изолятов IHNV, выделенных от радужной форели, кластеризуются в пределах европейской группы Е, и единичные – в северо-американской группе U. Анализ полученных данных показал, что вирус был завезён в Россию как минимум дважды, первый раз из США, вероятно в 90-х гг. прошлого века, затем в 2014-2017 гг. из Европы, с высокой долей вероятности из Италии. Сделано предположение, что дальнейшее распространение патогена в рыбоводных хозяйствах России произошло за счёт переноса с водой, птицами и животными, а также за счёт перемещения заражённого посадочного материала внутри России. Показан путь адаптации первоначально энзоотичного для нерки США вируса, относящегося к U геногруппе, к радужной форели и далее его трансформация в Е геногруппу в Европе.

Новизна работы: впервые проведены и представлены результаты филогенетических исследований изолятов IHNV радужной форели из рыбоводных хозяйств России и показаны пути его заноса и дальнейшего распространения в стране.

Практическая значимость: результаты могут быть применены для совершенствования системы надзора, диагностики и контроля IHNV в рыбоводных хозяйствах России, а также для разработки мер сдерживания дальнейшего распространения вируса.

Ключевые слова: IHNV, молекулярная эпидемиология, эволюция вирусов рыб, аквакультура России, радужная форель.

Phylogenetic analysis and molecular epidemiological characteristics of infectious hematopoietic necrosis virus isolates from rainbow trout in Russian fish farms

Svetlana L. Rudakova, Elena A. Tyurina-Kuzmina, Arsenii V. Cherenkov, Nikolai S. Muge

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okružhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

The aim of the work is to determine the origin and potential routes of spread of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) of trout in fish farms of the Russia based on an assessment of the genetic diversity and molecular epidemiological relationships of isolates.

Methods used: Standard virological methods for isolating fish viruses on cell lines were used. Identification was performed using RT-PCR, and sequencing was performed by Sanger. Comparative analysis and a search for closely related IHNV nucleotide sequences were performed using the GenBank database. A phylogenetic tree was constructed using neighbor-joining methods.

The study revealed that most Russian IHNV isolates from rainbow trout clustered within the European E group, with a few falling into the U group. Analysis of the obtained data revealed that the virus was imported to Russia at least twice: first from the United States, likely in the 1990s, and then from Europe in 2014-2017, most likely from Italy. It is hypothesized that the subsequent spread of the pathogen in Russian fish farms occurred through transfer via water, birds, and animals, as well as through the movement of infected planting material within Russia. The adaptation pathway of the virus, originally enzootic for US sockeye salmon and belonging to the U genogroup, to rainbow trout and its subsequent transformation into the E genogroup in Europe is demonstrated.

Practical significance: The results are important for improving IHNV surveillance, diagnosis, and control systems in Russian fish farms, as well as for developing measures to contain the further spread of the virus.

Keywords: IHNV, molecular epidemiology, fish virus evolution, Russian aquaculture, rainbow trout.

ВВЕДЕНИЕ

Инфекционный некроз гемопоэтической ткани (IHNV) – одна из наиболее значимых вирусных болезней в аквакультуре Северного полушария, наносящая существенные экономические потери хозяйствам. В результате эпизоотий отход личинок и молоди форели может достигать 80%, старшие возрастные группы более устойчивы к вирусу, гибель рыб массой 100+ грамм обычно составляет 20-40% [Dixon, 2016]. Заболевание включено в перечень болезней, подлежащих обязательному контролю Всемирной организацией по охране здоровья животных (ВОЗЖ/OIE)¹. На территории Российской Федерации оно также относится к опасным карантинным болезням [Приказы Минсельхоза от 9.03.2011 № 62 и от 19.12.2011 № 476]².

Первые вспышки IHNV были задокументированы у нерки в аквакультуре Северной Америки в 1950-х гг., после чего вирус быстро распространился по миру (более 20 стран) и адаптировался к другим видам лососевых благодаря развитию рыбководства и глобальной торговле посадочным материалом [Dixon, 2016]. В России это заболевание впервые обнаружено в 2000 г. у искусственно выращиваемой молоди радужной форели [Shchelkunov et al., 2001]. В 2001 г. оно было зарегистрировано на Камчатке у производителей нерки, используемых для заводского воспроизводства [Рудакова, 2003].

В последние десятилетия филогенетические исследования внесли значительный вклад в понимание эпизоотологии многих болезней животных, в том числе и рыб, помогая устанавливать источник проникновения болезней на хозяйства в разных странах. В России данный подход также широко распространён в ветеринарии, однако в отношении болезней рыб информация крайне ограничена. В доступной научной литературе в основном описываются случаи выделения патогенов рыб в рыбоводных хозяйствах и результаты разработки методов экспресс-диагностики, в том числе и для IHNV. Непосредственно в нашей лаборатории филогенетические исследования были ранее проведены для изолятов IHNV, выделенных у нерки на Камчатке [Rudakova et al., 2007; Рудакова и др., 2021]. Это явилось основанием для продолжения аналогичных работ в европейской части страны, где все большее значение приобретает индустриальное выращивание форели, базирующееся на импорте посадочного материала и сопровождающееся проявлениями IHNV.

В мировом масштабе филогенетический анализ, основанный на нуклеотидных последовательностях G-гена (изначально область midG и затем полного G гена), позволил классифицировать изоляты IHNV на пять основных геногрупп, обозначенных U, M, L, E и J, которые соответствуют географическому положению [Kurath et al., 2003; Cieslak et al., 2017; Enzmann et al., 2010]. IHNV демонстрирует чёткую филогеографическую характеристику, отражающую виды-хозяев, от которых вирус чаще всего изолируют в различных географических регионах. Например, изоляты, выделенные от нерки (*Oncorhynchus nerka*) в северо-восточной части Тихого океана формируют геногруппу U; чавычи (*O. tshawytscha*) в Калифорнии, США – геногруппа L, а радужной форели (*O. mykiss*) в США, в Европе и Азии – геногруппы M, E, J соответственно [Kurath et al., 2003; Rudakova et al., 2007; Enzmann et al., 2010; Abbadi et al., 2016, 2021].

На межгосударственном уровне и в отдельных странах разработаны и внедрены программы профилактики и контроля болезней рыб [OIE ..., 2019]. Кроме того, перемещение живых животных, в том числе рыбы/икры между государствами-членами Европейского союза регулируется Директивой совета 2006/88/ЕС³. В России контроль импорта оплодотворённой икры возложен на Россельхознадзор, который проверяет наличие сертификатов качества на ввозимую продукцию и осуществляет её контроль. Однако, все эти меры не смогли полностью сдержать распространение вирусных инфекций и IHNV по-прежнему представляет серьёзную угрозу для европейских, а также российских форелевых хозяйств. Поэтому изучение источников проникновения патогена в Россию является актуальным для разработки мер профилактики и контроля.

Целью настоящего исследования явилось определение происхождения и потенциальных путей распространения вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHNV) у радужной форели в рыбоводных хозяйствах России на основе оценки генетического разнообразия и молекулярно-эпидемиологических связей изолятов вируса в сравнении с известными геногруппами из Национального центра биотехнологической информации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа была выполнена в 2023-2025 гг. Проводили вирусологическое тестирование молоди радужной форели возраста 1+ (средняя масса от 20 до 200 г),

¹ <https://sont.woah.org/portal/tool?le=en> 20.08.2025.

² <https://10.fsvps.gov.ru/files/prikaz-ministerstva-selskogo-hozjajstva-ot-09-03-2011-n-62-ob-utverzhenii-perechnja-zaraznyh-i-inyh-boleznej-zhivotnyh/>, <https://mcx.orb.ru/documents/active/43162/>

³ <https://fsvps.gov.ru/files/direktiva-soveta-2006-88-ec-ot-24-oktjabrja-2006-goda-p/>

и 2+ (масса от 800 до 1200 г) из 12 рыбоводных хозяйств России. Обследования некоторых хозяйств проводили ежегодно, в течение 3 лет, другие однократно. Объем единовременной выборки варьировал от 15 (вспышка болезни) до 30-60 (вирусоносительство) рыб. Отбирали образцы внутренних органов (почки и селезёнка) у молоди или овариальную жидкость у половозрелых самок и проводили вирусологические исследования в соответствии с общепринятой методикой [Сборник инструкций ..., 1998]. Вирусы изолировали на перевиваемой клеточной линии EPC (Epithelioma Papulosum Cyprini). Инкубацию заражённых клеток проводили при 15 °С с ежедневным контролем на наличие цитопатического эффекта (ЦПЭ). О наличии вирусов в материале судили по выявлению ЦПЭ, о начале которого судили по появлению характерных для IHNV скоплений округлых клеток в форме гроздьев винограда. Выделенные вирусы хранили в виде замороженных супернатантов клеточных культур при –80 °С. Определение титра выделенных изолятов IHNV проводили по методу Рида и Менча [Муселиус, 1983]. Идентификацию вирусов проводили методом ОТ-ПЦР, визуализацию результатов получали методом электрофореза в агарозном геле [Garver et al., 2003; Troyer, Kurath, 2003].

Вирусную РНК из инфицированных клеточных культур экстрагировали с использованием коммерческого набора ExtractRNA (Россия, ЗАО Евrogen). Идентификацию выделенных агентов проводили методом ОТ-ПЦР с использованием специфичных праймеров в соответствии с описанием американских учёных [Garver et al., 2003; Troyer, Kurath, 2003]. Праймеры были синтезированы ЗАО Евrogen. Амплификацию проводили на приборе «C1000 Touch Thermal Cycler» (производитель Bio-Rad).

Для секвенирования и филогенетического анализа выделенных изолятов использовали midG, область из 303 оснований, нуклеотиды с 686 до 988 гена G IHNV, ранее описанной Эменегер с соавторами [Emmenegger et al., 2000]. Анализ полученных результатов секвенирования проводили в программе Geneious 10.0.5 (Geneious User Manual, 2017) с использованием 1000 начальных копий повторных данных.

RT-PCR анализ и секвенирование изолятов вирусов проводился на приборной базе ЦКП «Рыбохозяйственная геномика»⁴ ГНЦ ФГБНУ «ВНИРО».

Выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили с использованием программного обеспечения Clustal X. Сравнительный анализ и поиск

близкородственных нуклеотидных последовательностей midG секвенированных изолятов IHNV проводили по базе данных GenBank.⁵

Количество различий в нуклеотидных последовательностях (нп) исследуемых российских изолятов вируса рассчитывали в программе MEGA 5.05. Анализ включал 19 нуклеотидных последовательностей. Включённые позиции кодонов были 1-й+2-й+3-й+некодирующие. Все позиции, содержащие пробелы и отсутствующие данные, были исключены. Всего в конечном наборе данных было 303 нп.

Для анализа изменчивости вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани у радужной форели был проведён поиск, обобщение и анализ доступной литературы в поисковых системах (SCIEDIRECT, Research Gate, Google academy, E-library и др.).

Филогенетические деревья строили с применением методов присоединения соседей (Neighbour-joining) и/или максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML). Для этого использовали программное обеспечение RAUP* и MEGA.

Надёжность ветвления оценивалась с помощью бутстреп-анализа (bootstrap replicates), как правило, с 1000 реплик, при этом ветви со значениями бутстрепа менее 70% могли быть объединены. Генетическое разнообразие оценивали по показателю нуклеотидного разнообразия (p) и соотношению несинонимичных/синонимичных замен (dN/dS).

Нуклеотидные последовательности изолятов вируса IHNV депонированные ранее в NCBI и Американскую базу данных (далее MEAP-IHNV),⁶ использовались для сравнения с российскими в соответствии с ранее проведёнными исследованиями [Nichol et al., 1995; Kurath et al., 1997; Troyer, Kurath, 2003; Garver et al., 2006; Nishizawa et al., 2006; Johansson et al., 2009; Ahmadvand et al., 2021].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Радужная форель, отобранная в 11 из 12 обследованных рыбоводных хозяйств России, при визуальном осмотре имела клинические признаки, характерные для инфекционного некроза гемопоэтической ткани. У рыб отмечали потемнение окраски тела, экзотальмию, бледные жабы, вздутие брюшка, кровоизлияния в области воспалённого анального отверстия, беловатые фекальные тяжи. При вскрытии у больных рыб обнаруживалась отёчность желудка и его наполнение беловатым содержимым, гиперемия кишечника, у некоторых особей наблюдали кровоизлияния на плавательном пузыре и висцеральном жире (рис. 1). Выявленные признаки патологии были аналогичны описанным в литературе, при эпизоотиях инфекци-

⁴ <https://ckp-rf.ru/catalog/ckp/3579654/>

онного некроза гемопоэтической ткани у молоди радужной форели [Dixon, 2016].

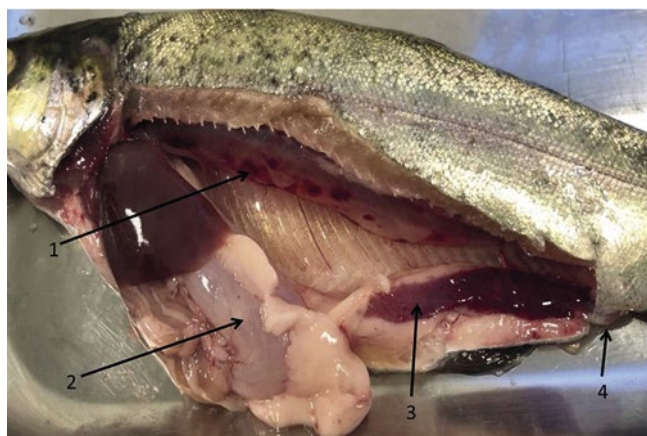


Рис. 1. Признаки патологии у радужной форели возраст 1+ при инфекционном некрозе гемопоэтической ткани (1 – кровоизлияния на плавательном пузыре; 2 – в желудке прозрачная жидкость; 3 – задний отдел кишечника гиперемирован; 4 – анальное отверстие воспалено)

Fig. 1. Signs of pathology in rainbow trout aged 1+ with infectious necrosis of hematopoietic tissue (1 – hemorrhages in the swim bladder; 2 – clear fluid in the stomach; 3 – the hindgut is hyperemic; 4 – the anus is inflamed)

Кроме того, в маточном стаде одного из обследованных хозяйств было выявлено вирусоносительство IHNV в овариальной жидкости самок в период проведения нерестовой компании. При этом внешних признаков патологии не отмечали, рыба выглядела здоровой и активной, повышенного отхода не наблюдали.

Вирусологическое обследование отобранного материала на перевиваемой линии клеток EPC показало,

что через 5-8 дней после заражения разрушение монослоя в поражённых пулах достигало 100% при всех разведениях материала (10^{-1} , 10^{-2} , 10^{-3}). Из образцов, отобранных в 12 обследованных рыбоводных хозяйствах, на перевиваемых линиях клеток выделили 19 изолятов вируса. Все выделенные изоляты вируса, были идентифицированы в ОТ-ПЦР как вирус инфекционного некроза гемопоэтической ткани. Результаты идентификации вирусов методом ОТ-ПЦР и визуализации методом электрофореза в агарозном геле представлены на рис. 2.

Все 19 выделенных изолятов вируса были секвенированы, последовательности выровнены по 303 midG. Результаты оценки эволюционного расхождения между данными последовательностями изолятов IHNV по количеству нуклеотидных замен в последовательности midG представлены в табл. 1. Нуклеотидные последовательности российских изолятов IHNV, выделенные от радужной форели и идентифицированные в процессе данной работы, были зарегистрированы в Национальном центре биотехнологической информации (далее NCBI) под номерами PX530600 – PX530618 (табл. 2).

По данным, приведённым в табл. 1, видно, что 12 из 19 изолятов не имеют генетических отличий друг от друга в области midG. При этом вирусы выделены из 10 разных рыбоводных хозяйств, расположенных как в непосредственной близости друг от друга, так и на расстоянии более 3 тыс. км. В эту же группу можно отнести 2 изолята из двух хозяйств, с одной нуклеотидной заменой и три изолята с 4 заменами. Единичные мутации рассматриваются как обычное явление для рабдовирусов [Москалев и др., 2023]. Данной группе изолятов (n=17) присвоили номер 1.

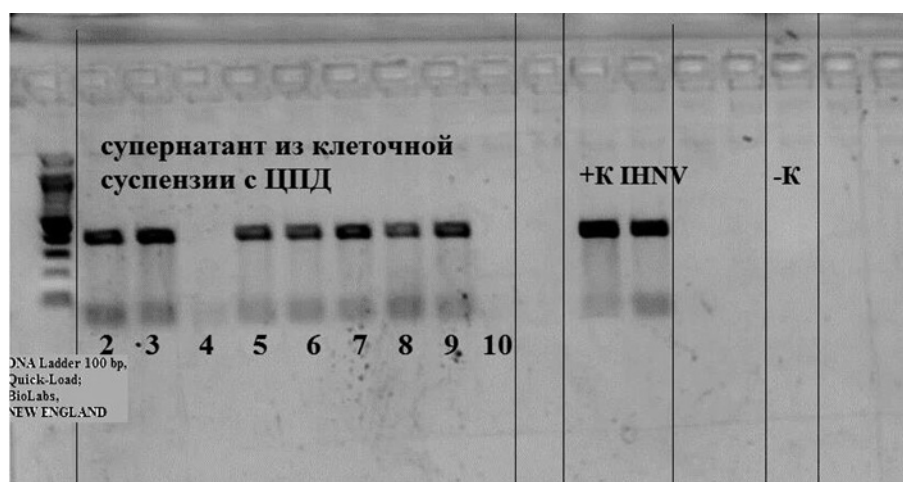


Рис. 2. Визуализация результатов проведения ОТ-ПЦР выделенных вирусов на электрофорезе в агарозном геле
Fig. 2. Visualization of the results of RT-PCR of isolated viruses on electrophoresis in agarose gel

Таблица 1. Оценка эволюционной дивергенции между последовательностями IHNV, выделенными от радужной форели в рыбоводных хозяйствах России в 2023-2025 гг.

Table 1. Estimated evolutionary divergence between IHNV sequences isolated from rainbow trout in Russian fish farms in 2023-2025

Название изолята	SOD/7	SOO/16	SOAF/27	SOAF/30	SOAF/32	RG/96	RLO/ 236	SOS/198	SOK/1	SOKr/13	SOX/64	RCh/ 165	RLO/232	SOOs/59	SOOs/ 215	SOOs/ 182	SOK// 203	SOM/ 156	SOD/17
SOD/F/IHNV/2023/7 (хозяйство 1)																			
SOO/1+/ IHNV/2023/16 (хозяйство 2)	0																		
SOAF/F/IHNV/2023/27 (хозяйство 3)	0	0																	
SOAF/F/IHNV/2023/30 (хозяйство 3)	0	0	0																
SOAF/F/IHNV/2023/32 (хозяйство 3)	0	0	0	0															
RG/Y/IHNV/2024/96 (хозяйство 4)	0	0	0	0	0														
RLO/A/IHNV/2025/236 (хозяйство5)	0	0	0	0	0	0													
SOS/2+/ IHNV/2024/198 (хозяйство6)	0	0	0	0	0	0	0												
SOK/2+/ IHNV/2023/1 (хозяйство7)	0	0	0	0	0	0	0	0											
SOKr/Y/IHNV/2023/13 (хозяйство 8)	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
SOX/F/IHNV/2024/64 (хозяйство 9)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
RCh/F/IHNV/2024/165 (хозяйство 10)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0								
RLO/A/ IHNV/2025/232 (хозяйство 5)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							
SOOs/F/ IHNV/2024/59 (хозяйство 11)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2						
SOOs/Y/ IHNV/2024/215 (хозяйство 11)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5					
SOOs/F/ IHNV/2024/182 (хозяйство 11)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5	0				
SOK/2+/ IHNV/2024/203 (хозяйство7)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5	8	8			
SOM/Y/IHNV/2024/156 (хозяйство 12)	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	17	18	18	21	21	19		
SOD/A/IHNV/2023/17 (хозяйство 1)	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	14	14	15	15	15	6	

Примечание: серым фоном выделены изоляты из группы № 2; полужирным шрифтом изоляты из группы № 1, у которых выявлены изменения в нуклеотидных последовательностях.

Для определения положения исследуемых изолятов в общей филогении вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани было проведено сопоставление 36 изолятов из базы генетических данных NCBI Genome (далее – генбанк) и 19 исследованных изолятов (табл. 2, рис. 3). В том числе изоляты IHNВ из Е геногруппы (генбанк): из Ирана, Италии, Германии, Франции, изоляты из М и U генорупп США (в основ-

ном от радужной форели) и России, включая изолят из популяции дикой нерки Камчатки.

Сравнение выделенных изолятов IHNВ группы № 1 с последовательностями, доступными в базе генбанка, показало их идентичность на 99-100% с изолятами, выделенными в Иране в период эпизоотий в 2017-2019 гг. [Ahmadivand et al., 2021]. Оставшиеся два изолята выделенных вирусов IHNВ, представленных в этой

Таблица 2. Данные об изолятах вируса IHNВ, использованных для построения филогенетического дерева

Table 2. Data on IHNВ virus isolates used to construct the phylogenetic tree

№ пп	Номер изолята в NCBI Genome*	Название изолята	Год выделения изолята	Страна выделения изолята	Гено группа	Вид рыбы	Источник данных
1	PX530618	SOM/Y/ IHNВ/2024/156	2024	Россия	U	рф	Настоящее исследование
2	PX530617	SOD/A/ IHNВ/2023/17	2023	Россия	U	рф	Настоящее исследование
3	н/д	FJ265721	2000	Россия	U	рф	Schelkunov et al., 2001 Johansson et al., 2009
4	DQ164100	US-BLK-94	1994	США (Вашингтон)	U	н	Garver et al., 2006
5	U50401	US-RB-1	1975	США (Орегон)	U	рф	Kurath et al., 1997
6	L40880	RS-RB-76	1976	США (Орегон)	U	сл	Nichol et al., 1995
7	н/д	mG001U	1989 2005	США (Айдахо, Орегон)	U	рф	http://gis.nacse.org/ihnv/
8	н/д	mG003U	1977 1982 1988	США (Вашингтон)	U	рф	http://gis.nacse.org/ihnv/
9	н/д	mG032U	2007 2008	США (р. Колумбия)	U	рф	http://gis.nacse.org/ihnv/
10	н/д	mG240U	1995	США (Айдахо)	U	рф	http://gis.nacse.org/ihnv/
11	н/д	mG151U	2014	США (р. Колумбия)	U	рф	http://gis.nacse.org/ihnv/
12	н/д	mG265U	2015	США (Вашингтон)	U	рф	http://gis.nacse.org/ihnv/
13	L40872	Carson-89	1989	США	U		Nichol et al., 1995
14	L40877	LR-73	1973	США	U		Nichol et al., 1995
15	mG143U	б/н	2007	Россия	U		Rudakova et al., 2007
16	L40882	US-WRAC	1982	США	М	рф	Nichol et al., 1995
17	L40878	LR80	1980	США Вашингтон)	М	ч	Nichol et al., 1995
18	L40876	HO-7	1984	США (Айдахо)	М	рф	Nichol et al., 1995
19	L40871	193-11	1984	США (Айдахо)	М	рф	Nichol et al., 1995
20	L40875	CST	1982	США (Айдахо)	М	рф	Nichol et al., 1995
21	PX530600	RCh/F/ IHNВ/2024/165	2024	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
22	PX530611	RG/Y/ IHNВ/2024/96	2024	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
23	PX530612	RLO/A/ IHNВ/2025/232	2025	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
24	PX530610	RLO/A/ IHNВ/2025/236	2025	Россия	Е	рф	Настоящее исследование

Продолжение табл. 2

№ пп	Номер изолята в NCBI Genome*	Название изолята	Год выделе- ния изолята	Страна выделения изолята	Гено группа	Вид рыбы	Источник данных
25	PX530608	SOAF/F/ IHNV/2023/27	2023	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
26	PX530609	SOAF/F/ IHNV/2023/30	2023	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
27	PX530607	SOAF/F/ IHNV/2023/32	2023	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
28	PX530606	SOD/F/ IHNV/2023/7	2023	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
29	PX530605	SOK/2+/ IHNV/2023/1	2023	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
30	PX530614	SOK/2+/ IHNV/2024/203	2024	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
31	PX530604	SOKr/Y/ IHNV/2023/13	2023	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
32	PX530603	SOO/1+/ IHNV/2023/16	2023	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
33	PX530613	SOOs/F/ IHNV/2024/59	2024	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
34	PX530615	SOOs/F/ IHNV/2024/182	2024	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
35	PX530616	SOOs/Y/ IHNV/2024/215	2024	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
36	PX530602	SOS/2+/ IHNV/2024/198	2024	Россия	Е	рф	Настоящее исследование
37	MK279324	б/н	2018	Иран	Е	рф	Ahmadvand et al., 2021
38	MK279325	б/н	2018	Иран	Е	рф	Ahmadvand et al., 2021
39	MT431656	б/н	2020	Иран	Е	рф	Ahmadvand et al., 2021
40	FsVi100/96	AY331666	2003	Германия	Е	рф	Nishizawa et al., 2006
41	Fs832/94	AY331661	2003	Германия	Е	рф	Nishizawa et al., 2006
42	I166	FJ711510	2005	Италия	Е	рф	н/д
43	KU878273	IHNV/O.mykiss/l/ TN/133/Jan92	1992	Италия	Е	рф	Abbadi et al., 2016
44	KU878274	IHNV/O.mykiss/l/ TN/347/Mar92	1992	Италия	Е	рф	Abbadi et al., 2016
45	KU878281	IHNV/O.mykiss/l/ TV/576/Oct95	1995	Италия	Е	рф	Abbadi et al., 2016
46	KU878316	IHNV/O.mykiss/l/ VI/272/Jun01	2001	Италия	Е	рф	Abbadi et al., 2016
47	KU878318	IHNV/O.mykiss/l/ TV/3/Dec02	2002	Италия	Е	рф	Abbadi et al., 2016
48	KU878324	IHNV/O.mykiss/l/ UD/194/May02	2002	Италия	Е	рф	Abbadi et al., 2016
49	KU878343	IHNV/O.mykiss/l/ TV/389/Nov06	2006	Италия	Е	рф	Abbadi et al., 2016
50	KU878353	IHNV/O.mykiss/l/ TV/77/Mar09	2009	Италия	Е	рф	Abbadi et al., 2016
51	LN897477	E_Fft121-07h	2007	Франция	Е	рф	Abbadi et al., 2016
52	LN897488	E_I01-04CH	2004	Швейцария	Е	рф	Abbadi et al., 2016
53	LN897514	E_I08-08bw	2008	Германия	Е	рф	Abbadi et al., 2016

Окончание табл. 2

№ пп	Номер изолята в NCBI Genome*	Название изолята	Год выделения изолята	Страна выделения изолята	Гено группа	Вид рыбы	Источник данных
54	L40874	Col-85	1985	США (Калифорния)	L	сл	Nichol et al., 1995
55	L40873	Col-80	1980	США (Калифорния)	L	ч	Nichol et al., 1995

Примечания: н – нерка; рф – радужная форель; сл – стальноголовый лосось; ч – чавыча; * – ресурс полногеномных референсных последовательностей Национального центра биотехнологической информации (NCBI) в США; н/д – нет данных; б/н – без названия; полужирным шрифтом выделены российские изоляты из настоящего исследования; серым фоном выделены изоляты на 100% идентичные группе № 2 настоящего исследования

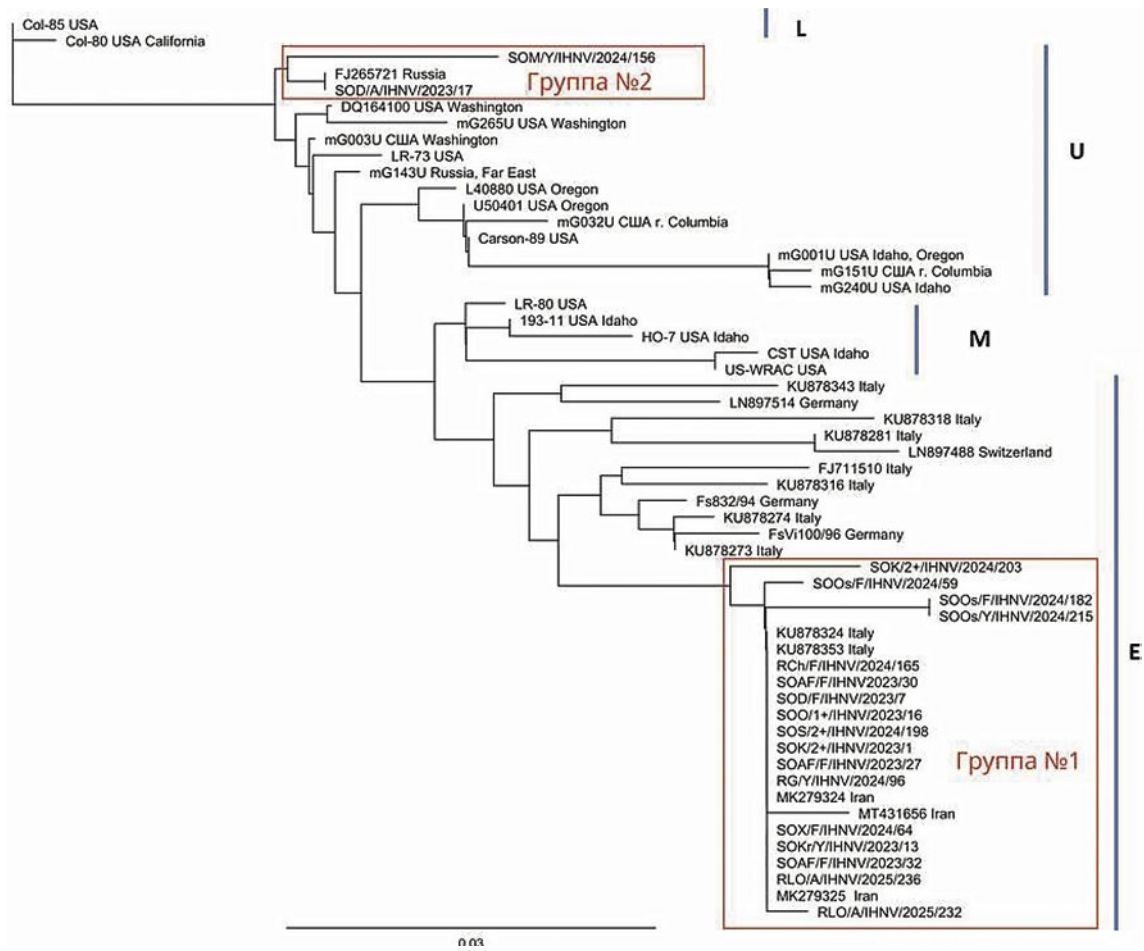


Рис. 3. Филогенетическое дерево российских изолятов IHNV и изолятов из США, Европы и Азии. Дерево построено в программе Geneious 10.0.5 (© 2025 Dotmatics). Тип выравнивания – Global alignment with free end gaps, модель генетического расстояния – Tamura-Nei, метод построения дерева – Neighbour-Joining.

Fig. 3. Phylogenetic tree of Russian IHNV isolates and isolates from the United States, Europe, and Asia. The tree was constructed using Geneious 10.0.5 (© 2025 Dotmatics). Alignment type: Global alignment with free end gaps, genetic distance model: Tamura-Nei, tree construction method: Neighbor-Joining.

работе, отнесли к группе № 2, они показали своё близкое сходство с изолятами из U геногруппы, распространённой и эндемичной в США и России у нерки [Kurath et al., 2003; Rudakova et al., 2007] (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о том, что в обследованных рыбоводных форелевых хозяйствах, циркулируют две основные геногруппы IHNV – E и U.

Первая характерна для Европейских изолятов вируса, вторая для американских и больше для нерки, чавычи и стальноголового лосося (табл. 2). Анализ нуклеотидных последовательностей *midG* гена гликопротеина российских изолятов вируса, выделенного от радужной форели (группа № 1), показал высокое сходство (99,9-100%) с изолятами, выделенными в Иране (настоящие исследования) (рис. 3). При этом филогенетические исследования, проведённые группой иранских исследователей, подтвердили, что иранские изоляты IHNV принадлежали к европейской (Е) геногруппе со 100% идентичностью некоторым итальянским изолятам. На этой основе ими было сделано предположение, что вирусы попали в страну за счёт импорта заражённой икры. Это был первый задокументированный случай вспышки инфекционного некроза гемопоэтической ткани у радужной форели на рыбоводных хозяйствах в Иране [Ahmadivand et al., 2017].

В нашей работе показано, что 16 из 19 изолятов IHNV (группа № 1), выделенных из 12 рыбоводных хозяйств России, являются близкородственными и имеют низкое генетическое разнообразие в пределах *midG*, что не характерно для изолятов из Е геногруппы. Эта группа имеет близкородственное сходство с Иранскими изолятами, выделенными от молоди во время вспышек эпизоотий в 2014-2017 гг., у которых доказано итальянское происхождение.

Напротив, группа № 2 (n=2), проанализированных изолятов вируса от радужной форели относится к самой распространённой и многочисленной в США U геногруппе. К этой геногруппе относятся и вирусы, выделенные у радужной форели, выращиваемой в рыбоводных хозяйствах в Айдахо и бассейне реки Колумбия [Kurath et al., 2003; Troyer, Kurath, 2003]. Кроме того, есть единственное документальное свидетельство того, что изолят вируса IHNV, который относится к U геногруппе, был ранее выделен в России в рыбоводном хозяйстве в Подмоскowie у радужной форели в 2000 г. [Schelkunov et al., 2001]. В России к U геногруппе относится большое количество изолятов, выделенных от нерки в естественных водоёмах и на рыбоводных заводах Камчатки [Rudakova et al., 2007]. У микижи, пресноводной форме камчатской сёмги (стальноголового лосося в Америке), вирусологические исследования были проведены в 2021 году в реке Камчатка в период нереста, вирус инфекционного некроза гемопоэтической ткани не был обнаружен.

Получить официальные данные из Роспотребнадзора о поставках импортной оплодотворённой икры радужной форели для рыбоводных хозяйств России не удалось, поэтому обратились к доступным источ-

никам. По данным компании ООО «Агриконсалт» (негосударственный информационно-консультационный центр АПК Ленинградской области), до 2020 г. основной объём импорта в Россию оплодотворённой икры радужной форели обеспечивали поставщики из США (всего поставки были более чем из десятка стран), а с 2023 г. США полностью ушли с нашего рынка и только шесть государств поставляли оплодотворённую икру в Россию в качестве посадочного материала – Дания, Испания, Франция, ЮАР, Италия и Польша⁷. Таким образом, поставок оплодотворённой икры в Россию из Ирана не зафиксировано, вероятнее всего заражённая IHNV икра (группа № 1) попала в Россию также из Европы, предположительно из Италии. Предполагаем, что изоляты вируса из группы № 2 могли быть завезены в Россию с оплодотворённой икрой радужной форели из США, а первая интродукция вируса в аквакультуру России была в 90-х гг. прошлого века [Schelkunov et al., 2001]. Однако, есть вероятность случайного заноса вируса на форелевые хозяйства России и от камчатской нерки.

В России зарегистрирован естественный очаг вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани в диких популяциях нерки на Камчатке. Проведённые филогенетические исследования показали, что камчатские изоляты (2001-2005 гг.) и изолят, ранее выделенный от радужной форели из рыбоводного хозяйства в Подмоскowie в 2000 г. [Schelkunov et al., 2001] (далее – изолят «Подмоскowie 2000») относятся к U геногруппе. Генетическое различие между ними составляют всего 2-3 п. н. [Rudakova et al., 2007]. В то время как в исследованиях данной работы внутри группы № 1 различия между изолятами составили 1-8 п. н., а между группами № 1 и № 2-13-21 п. н. (табл. 1, рис. 3). Это согласуется с ранее проведёнными исследованиями, где было показано, что нуклеотидное разнообразие между европейскими изолятами и российским изолятом «Подмоскowie 2000» составило 2-3%. Между российским изолятом «Подмоскowie 2000» и американскими изолятами геногруппы U различия составляли всего 1%. В то время как различия между европейскими и американскими изолятами составили от 1 до 5% [Johansson et al., 2009]. Таким образом, группа № 2 (наше исследование) ближе всего к изолятам, выделенным у камчатской нерки и американской радужной форели.

Согласно основному принципу эволюционной биологии разделение и изоляция различных популяций вида со временем приводит к их дивергенции либо за счёт генетического дрейфа, либо различного отбора в соответствующих средах обитания. Отсутствие эволюционной дивергенции между изолятами IHNV груп-

пы № 1 позволяет предположить, что вирус в разные хозяйства попал из общего источника относительно недавно. Напротив, большое количество нуклеотидных замен между группой № 1 и группой № 2 указывает на разные источники происхождения этих изолятов (табл. 1). Особый интерес вызывает тот факт, что изоляты из группы № 2, выделенные от радужной форели, сильнее отличаются от других изолятов от этого вида рыб и практически идентичны изолятам, выделенным от другого вида, нерки (США и Камчатка, Россия).

В России в последние годы происходит активное развитие форелеводства, а с ним и распространение вирусных инфекций и их адаптация к новым условиям и хозяевам, что уже ранее происходила в США и Европе. Чтобы понимать векторы эволюции российских изолятов вируса проследим путь распространения вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани от нерки к радужной форели в США и от радужной форели США в Европу. Первоначально IHNV был энзоотичным в Северной Америке у дикой нерки на Аляске (U геногруппа) [Rucker et al., 1953; Watson et al., 1954]. Во время развития искусственного воспроизводства вирус занесли на рыбоводные заводы США с оплодотворённой икрой от диких производителей, что сильно ударило по их экономике, вызывая гибель личинок и ранней молоди до 100% [McDaniel, 1994]. Активное развитие искусственного воспроизводства и товарной аквакультуры в США, сопровождавшейся бесконтрольной перевозкой оплодотворённой икры нерки с Аляски, и практика кормления молоди не пастеризованными внутренностями рыб способствовали адаптации вируса к новым хозяевам: чавыче и стальноголовому лососю [Black et al., 2016]. Далее инфекционный некроз гемопоэтической ткани стал распространённым и эндемичным в индустрии радужной форели Айдахо (непроходной *O. mykiss*) с момента её появления в долине Хагерман (США) в конце 70-х годов. Кюраф с соавторами [Kurath et al., 2004] провели генетический анализ последовательностей генов 270 изолятов вируса из бассейна р. Колумбия, включая 150 изолятов из долины Хагерман. Филогенетический анализ показал, что существуют две отдельные основные геногруппы, обозначенные U и M, которые перекрываются в бассейне р. Колумбия. Авторы предположили частый вирусный трафик между культивируемыми популяциями рыб, а также между дикой и культивируемой рыбой.

Так в U геногруппе появились изоляты от радужной форели и сформировали M геногруппу, которая имеет наибольшее филогенетическое разнообразие среди своих членов. IHNV распространился в Европу от своего американского предка из геногруппы

M, образовав монофилетическую геногруппу E, которая в конечном итоге закрепилась у радужной форели. Филогенетический анализ подтверждает гипотезу о том, что занос IHNV в Европу произошёл при транспортировке инфицированной рыбы и/или заражённой икры [Kurath et al., 2003; Enzmann et al., 2010]. Первые описания IHNV в Италии относятся к 1987 году [Bovo et al., 1987]. Таким образом доказано, что трансграничные перевозки способствуют распространению вирусов и их адаптации к новым хозяевам, и Россия не была исключением.

В этой связи остаётся не совсем ясным появление малочисленной U геногруппы IHNV у радужной форели в обследованных рыбоводных хозяйствах. Дальнейшее пополнение рабочей коллекции изолятами вируса, полученными из других регионов России, и их полногеномное исследование поможет понять филогению группы № 2 и её происхождение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог проделанной работе можно говорить о том, что большая часть российских изолятов IHNV, выделенных от радужной форели в рыбоводных хозяйствах России, кластеризуется в пределах европейской геногруппы E и небольшая часть попала в геногруппу U. Анализ полученных данных показал, что вирус инфекционного некроза гемопоэтической ткани, вероятно был завезён в Россию как минимум дважды. Первый раз поставка посадочного материала была из США (группа 2) в 90-х гг. прошлого века и второй раз – в 2014-2017 гг. из Европы, с высокой долей вероятности из Италии (группа 1).

Широкое распространение идентичных и/или близкородственных изолятов вируса из группы № 1 по рыбоводным хозяйствам России вероятно происходит за счёт горизонтальной передачи (вода, птицы, животные) и перевозок посадочного материала внутри страны. Относительно циркуляции в России изолятов из U геногруппы многое предстоит ещё выяснить. Дополнительные исследования позволят понять причину циркуляции данной группы только в двух хозяйствах, хотя условия выращивания рыбы и риски его распространения на другие хозяйства схожи. Возможно, более масштабные исследования большего количества рыбоводных хозяйств из разных регионов и полногеномное секвенирование большего числа изолятов российских вирусов позволит лучше понять филогению патогена в России, изучить его эволюцию и выявить потенциальные маркеры вирулентности. Кроме того, исследования будут направлены на работу с разными стадами радужной форели для выявления наиболее устойчивых к вирусу особей, выживших

после эпизоотий. Поиск локусов, ответственных за высокий врождённый и/или приобретённый иммунитет к IHNV, позволит в дальнейшем развивать геномную селекцию для интенсификации создания новых отечественных пород и линий радужной форели для товарной аквакультуры России.

Благодарности

Выражаем благодарность всем сотрудникам рыбодоводных хозяйств России, оказавшим помощь в сборе образцов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках Государственного задания Минобрнауки России для ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00005-25-00 (сбор и идентификация изолятов), работа по генотипированию изолятов проведена в рамках гранта Минобрнауки России (Соглашение № 075-15-2025-177).

ЛИТЕРАТУРА

- Москалев А.В., Гумилевский Б.Ю., Апчел В.Я., Цыган В.Н. 2023. Эволюционные механизмы изменчивости вирусов // Вестник Российской военно-медицинской академии. Т. 25. № 2. С. 301-316. DOI 10.17816/brmma354241.
- Мусселиус В.А. 1983. Лабораторный практикум по болезням рыб. М.: Лёгкая и пищевая промышленность. 294 с.
- Рудакова С.Л. 2003. Некроз гемопоэтической ткани у производителей нерки и предполагаемые источники инфекции // Вопросы рыболовства. Т. 4. № 1 (13). С. 93-102.
- Рудакова С.Л., Бочкова Е.В., Дубынин В.А., Мюге Н.С., Батс Б., Брейта Р.Б., Кюраф Г. 2021. Особенности циркуляции вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани в популяции нерки оз. Курильского (Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 63. С. 89-101. DOI 10.15853/2072-8212.2021.63.89-101.
- Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. 1998. Ч. 1. М.: Отдел маркетинга АМБАРГО. 310 с.
- Abbadi M., Fusaro A., Ceolin C., Casarotto C., Quartesan R., Dalla Pozza M., Cattoli G., Toffan A., Holmes E.C., Panzarin V. 2016. Molecular Evolution and Phylogeography of co-circulating IHNV and VHSV in Italy // Front Microbiol.; 7:1306. DOI 10.3389/fmicb.2016.01306 PMID: 27602026.
- Abbadi M., Gastaldelli M., Pascoli F., Zamperin G., Buratin A., Bedendo G., Toffan A., Panzarin V. 2021. Increased virulence of Italian infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) associated with the emergence of new strains // Virus Evolution. V. 7. Iss.2. veab056. DOI 10.1093/ve/veab056.
- Ahmadivand S., Palić D., Weidmann M. 2021. Molecular Epidemiology of Novirhabdoviruses Emerging in Iranian Trout Farms // Viruses. V. 13(3):448. DOI 10.3390/v13030448.
- Ahmadivand S., Soltani M., Mardani K., Shokrpour S., Hassanzadeh R., Ahmadpoor M., Rahmati-Holasoo H., Meshkini S. 2017. Infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) outbreak in farmed rainbow trout in Iran: Viral isolation, pathological findings, molecular confirmation, and genetic analysis // Virus Res. V. 229. P. 17-23. DOI 10.1016/j.virusres.2016.12.013.
- Black A., Breyta R., Bedford T., Kurath G. 2016. Geography and host species shape the evolutionary dynamics of U genogroup infectious hematopoietic necrosis virus // Virus Evolution. V. 2(2). P. 1-13. DOI 10.1093/ve/vew034.
- Bovo G., Giorgetti G., Jørgensen P.E.V., Olesen N.J. 1987. Infectious hematopoietic necrosis: first detection in Italy // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol. V. 7:124.
- Cieslak M., Wahli T., Diserens N., Haenen O.L.M., Schütze H. 2017. Phylogeny of the infectious hematopoietic necrosis virus in European aquaculture // PLoS One. V. 12(9): e0184490. DOI 10.1371/journal.pone.0184490.
- Dixon P. 2016. Epidemiological characteristics of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV): a review // Vet Res. V. 47 (1). P. 1-63. DOI 10.1186/s13567-016-0341-1.
- Emmenegger E.J., Meyers T.R., Burton T.O., Kurath G. 2000. Genetic diversity and epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus in Alaska // Dis. Aquat. Org. V. 40. P. 163-176. DOI 10.3354/dao040163.
- Enzmann P.-J., Castric J., Bovo G., Thiery R., Fichtner D., Schütze H., Wahli T. 2010. Evolution of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV), a fish rhabdovirus, in Europe over 20 years: implications for control // Dis. Aquat. Organ. V. 89. P. 9-15. DOI 10.3354/dao02182 PMID: 20391908.
- Garver K.A., Batts W.N., Kurath G. 2006. Virulence comparisons of infectious hematopoietic necrosis virus U and M genogroups in sockeye salmon and rainbow trout // J. Aquat. Anim. Health. V. 18. P. 232-243. DOI 10.1577/H05-038.1.
- Garver K.A., Troyer R.M., Kurath G. 2003. Two distinct phylogenetic clades of infectious hematopoietic necrosis virus overlap within the Columbia River basin // Dis. Aquat. Org. V. 55. P. 187-203. DOI 10.3354/dao055187.
- Johansson T., Einer-Jensen K., Batts W., Ahrens P., Björklund H., Kurath G., Björklund H., Lorenzen N. 2009. Genetic and serological typing of European infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) isolates // J. Dis. Aquat. Org. V. 86. P. 213-221. DOI 10.3354/dao02108.
- Kurath G., Garver K.A., Troyer R.M. 2004. Infectious hematopoietic necrosis virus traffic in the Columbia River basin // American Fisheries Society Symposium. 44:539-548.
- Kurath G., Garver K.A., Troyer R.M., Emmenegger E.J., Einer-Jensen K., Anderson E.D. 2003. Phylogeography of infectious

- hematopoietic necrosis virus in North America // J. Gen. Virol. V. 84. P. 803-814. DOI 10.1099/vir.0.18771-0.
- Kurath G., Higman K.H., Björklund H. 1997. Distribution and variation of NV genes in fish rhabdoviruses // J. Gen. Virol. V. 78. P. 113-117. DOI 10.1099/0022-1317-78-1-113.
- McDaniel T.R., Pratt K.M., Meyers T.R., Ellison T.D., Follett J.E., Burke J.A. 1994. Alaska sockeye salmon culture manual // Special fisheries report number Alaska Department of Fish and Game. Div. Commer. Fish., Manag. Develop. Alaska. 40 p.
- Mulcahy D., Pascho R.J. 1985. Vertical transmission of infectious haematopoietic necrosis virus in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum): isolation of virus from dead eggs and fry // J. Fish Diseases. № 8. P. 393-396. DOI 10.1111/j.1365-2761.1985.tb00962.x.
- Nichol S.T., Rowe J.E., Winton J.R. 1995. Molecular epizootiology and evolution of the glycoprotein and non-virion protein genes of infectious hematopoietic necrosis virus, a fish rhabdovirus // Virus. Res. V. 38. P. 159-173. DOI 10.1016/0168-1702(95)00054-t.
- Nishizawa T., Kinoshita S., Kim W.S., Higashi S., Yoshimizu M. 2006. Nucleotide diversity of Japanese isolates of infectious hematopoietic necrosis virus (IHN) based on the glycoprotein gene // Diseases of Aquatic Organisms. V. 71. P. 267-72. DOI 10.3354/dao071267.
- Rudakova S.L., Kurath G., Bochkova E.V. 2007. Occurrence and genetic typing of infectious hematopoietic necrosis virus in Kamchatka, Russia // Dis. Aquat. Org. V. 75. P. 1-11. DOI 10.3354/dao075001
- Schelkunov I.S., Kupinskaya O.A., Didenko L.V., Bykovsky A.F., Olesen N.J. 2001. Infectious haematopoietic necrosis (IHN): the first confirmed finding in Russia // Abstr. Book, 10th Int. Conf. Eur. Assoc. Fish Pathol, Dublin 9-14 Sep 2001. EAAP. P 44.
- Troyer R.M., Kurath G. 2003. Molecular epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus reveals complex virus traffic and evolution within southern Idaho aquaculture // Dis. Aquat. Org. V. 55. P. 175-185. DOI 10.3354/dao055175.
- Rucker R.R., Whipple W.J., Parvin J.R., Evans C.A. 1953. A contagious disease of salmon possibly of virus origin // US Fish and Wildlife Service Fisheries Bulletin 54. P. 35-46
- Watson S.W., Guenther R.W., Rucker R.R. 1954. A virus disease of sockeye salmon, interim report // US Fish and Wildlife Service Fisheries Bulletin 138. P. 1-36
- REFERENCES**
- Moskalov A.V., Gumilevsky B.Yu., Apchel V.Ya., Tsygan V.N. 2023. Evolutionary mechanisms of virus variability // Bull. of the Russian Military Medical Academy. V. 25. No. 2. P. 301-316. DOI 10.17816/brmma354241 (In Russ.).
- Mussellius V.A. 1983. Laboratory practical training on fish diseases. Moscow: Leg. and food industry. 294 p. (In Russ.).
- Rudakova S.L., Bochkova E.V., Dubynin V.A., Müge N.S., Bats B., Breyta R.B., Kyuraf G. 2021. Features of infectious hematopoietic necrosis virus circulation in the sockeye salmon population of Lake Kurilskoye (Kamchatka) // Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the northwestern Pacific Ocean. V. 63. P. 89-101. DOI 10.15853/2072-8212.2021.63.89-101 (In Russ.)
- Collection of instructions for combating fish diseases. 1998. Part 1. Moscow: Marketing Department of AMBagro. 310 p. (In Russ.)
- Abbadi M., Fusaro A., Ceolin C., Casarotto C., Quartesan R., Dalla Pozza M., Cattoli G., Toffan A., Holmes E.C., Panzarin V. 2016. Molecular Evolution and Phylogeography of co-circulating IHN and VHSV in Italy // Front Microbiol.; 7:1306. DOI 10.3389/fmicb.2016.01306 PMID: 27602026.
- Abbadi M., Gastaldelli M., Pascoli F., Zamperin G., Buratin A., Bedendo G., Toffan A., Panzarin V. 2021. Increased virulence of Italian infectious hematopoietic necrosis virus (IHN) associated with the emergence of new strains // Virus Evolution. V. 7. Iss.2. veab056. DOI 10.1093/ve/veab056.
- Ahmadiwand S., Palić D., Weidmann M. 2021. Molecular Epidemiology of Novirhabdoviruses Emerging in Iranian Trout Farms // Viruses. V. 13(3):448. DOI 10.3390/v13030448.
- Ahmadiwand S., Soltani M., Mardani K., Shokrpour S., Hassanzadeh R., Ahmadiwand M., Rahmati-Holasoo H., Meshkini S. 2017. Infectious hematopoietic necrosis virus (IHN) outbreak in farmed rainbow trout in Iran: Viral isolation, pathological findings, molecular confirmation, and genetic analysis // Virus Res. V. 229. P. 17-23. DOI 10.1016/j.virusres.2016.12.013.
- Black A., Breyta R., Bedford T., Kurath G. 2016. Geography and host species shape the evolutionary dynamics of U genogroup infectious hematopoietic necrosis virus // Virus Evolution. V. 2(2). P. 1-13. DOI 10.1093/ve/vew034.
- Bovo G., Giorgetti G., Jørgensen P.E.V., Olesen N.J. 1987. Infectious hematopoietic necrosis: first detection in Italy // Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol. V. 7:124.
- Cieslak M., Wahli T., Diserens N., Haenen O.L.M., Schütze H. 2017. Phylogeny of the infectious hematopoietic necrosis virus in European aquaculture // PLoS One. V. 12(9): e0184490. DOI 10.1371/journal.pone.0184490.
- Dixon P. 2016. Epidemiological characteristics of infectious hematopoietic necrosis virus (IHN): a review // Vet Res. V. 47 (1). P. 1-63. DOI 10.1186/s13567-016-0341-1.
- Emmenegger E.J., Meyers T.R., Burton T.O., Kurath G. 2000. Genetic diversity and epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus in Alaska // Dis. Aquat. Org. V. 40. P. 163-176. DOI 10.3354/dao040163.
- Enzmann P.-J., Castric J., Bovo G., Thiery R., Fichtner D., Schütze H., Wahli T. 2010. Evolution of infectious hematopoietic necrosis virus (IHN), a fish rhabdovirus, in Europe over 20 years: implications for control // Dis. Aquat. Organ. V. 89. P. 9-15. DOI 10.3354/dao02182 PMID: 20391908.
- Garver K.A., Batts W.N., Kurath G. 2006. Virulence comparisons of infectious hematopoietic necrosis virus U and M genogroups in sockeye salmon and rainbow trout // J. Aquat. Anim. Health. V. 18. P. 232-243. DOI 10.1577/H05-038.1.

- Garver K.A., Troyer R.M., Kurath G. 2003. Two distinct phylogenetic clades of infectious hematopoietic necrosis virus overlap within the Columbia River basin // *Dis. Aquat. Org.* V. 55. P. 187-203. DOI 10.3354/dao055187.
- Johansson T., Einer-Jensen K., Batts W., Ahrens P., Björklund H., Kurath G., Björklund H., Lorenzen N. 2009. Genetic and serological typing of European infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) isolates // *J. Dis. Aquat. Org.* V. 86. P. 213-221. DOI 10.3354/dao02108.
- Kurath G., Garver K.A., Troyer R.M. 2004. Infectious hematopoietic necrosis virus traffic in the Columbia River basin // *American Fisheries Society Symposium*. 44:539-548.
- Kurath G., Garver K.A., Troyer R.M., Emmenegger E.J., Einer-Jensen K., Anderson E.D. 2003. Phylogeography of infectious hematopoietic necrosis virus in North America // *J. Gen. Virol.* V. 84. P. 803-814. DOI 10.1099/vir.0.18771-0.
- Kurath G., Higman K.H., Björklund H. 1997. Distribution and variation of NV genes in fish rhabdoviruses // *J. Gen. Virol.* V. 78. P. 113-117. DOI 10.1099/0022-1317-78-1-113.
- McDaniel T.R., Pratt K.M., Meyers T.R., Ellison T.D., Follett J.E., Burke J.A. 1994. Alaska sockeye salmon culture manual // *Special fisheries report number Alaska Department of Fish and Game. Div. Commer. Fish., Manag. Develop. Alaska*. 40 p.
- Mulcahy D., Pascho R.J. 1985. Vertical transmission of infectious hematopoietic necrosis virus in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum): isolation of virus from dead eggs and fry // *J. Fish Diseases*. № 8. P. 393-396. DOI 10.1111/j.1365-2761.1985.tb00962.x.
- Nichol S.T., Rowe J.E., Winton J.R. 1995. Molecular epizootiology and evolution of the glycoprotein and non-virion protein genes of infectious hematopoietic necrosis virus, a fish rhabdovirus // *Virus. Res.* V. 38. P. 159-173. DOI 10.1016/0168-1702(95)00054-t.
- Nishizawa T., Kinoshita S., Kim W.S., Higashi S., Yoshimizu M. 2006. Nucleotide diversity of Japanese isolates of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) based on the glycoprotein gene // *Diseases of Aquatic Organisms*. V. 71. P. 267-72. DOI 10.3354/dao071267.
- Rudakova S.L., Kurath G., Bochkova E.V. 2007. Occurrence and genetic typing of infectious hematopoietic necrosis virus in Kamchatka, Russia // *Dis. Aquat. Org.* V. 75. P. 1-11. DOI 10.3354/dao075001
- Schelkunov I.S., Kupinskaya O.A., Didenko L.V., Bykovsky A.F., Olesen N.J. 2001. Infectious haematopoietic necrosis (IHNV): the first confirmed finding in Russia // *Abstr. Book, 10th Int. Conf. Eur. Assoc. Fish Pathol, Dublin 9-14 Sep 2001*. EAAP. P. 44.
- Troyer R.M., Kurath G. 2003. Molecular epidemiology of infectious hematopoietic necrosis virus reveals complex virus traffic and evolution within southern Idaho aquaculture // *Dis. Aquat. Org.* V. 55. P. 175-185. DOI 10.3354/dao055175.
- Rucker R.R., Whipple W.J., Parvin J.R., Evans C.A. 1953. A contagious disease of salmon possibly of virus origin // *US Fish and Wildlife Service Fisheries Bulletin* 54. P. 35-46
- Watson S.W., Guenther R.W., Rucker R.R. 1954. A virus disease of sockeye salmon, interim report // *Special Scientific Report – Fisheries* 138. P. 1-36

Поступила в редакцию 08.10.2025 г.
Принята после рецензий 22.10.2025 г.