

УДК 597.553.2.592.21

## ВЛИЯНИЕ ВИРУСА ИНФЕКЦИОННОГО НЕКРОЗА ГЕМОПОЭТИЧЕСКОЙ ТКАНИ НА ПОПУЛЯЦИЮ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (SALMONIFORMES, SALMONIDAE) ОЗЕРА НАЧИКИНСКОЕ

© 2010 г. С. Л. Рудакова

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – КамчатНИРО,  
Петропавловск-Камчатский

E-mail: rud\_sve\_leon@mail.ru

Поступила в редакцию 11.05.2009 г.

Результаты вирусологического обследования половозрелой нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Начикинское в 2003–2008 гг. показали высокие значения превалентности вируса инфекционного некроза гемопозитической ткани (IHNV) в популяции рыб (до 100%). В обследованном водоёме имеются оптимальные условия для развития и выявления эпизоотии инфекционного некроза гемопозитической ткани (IHNV). В оз. Начикинское зафиксировали две естественных эпизоотии IHNV у молоди нерки в 2003 и 2006 г. Проанализировали тенденции изменения превалентности IHNV по годам и определили их связь с численностью половозрелой нерки на нерестилищах оз. Начикинское. Корреляция превалентности IHNV с численностью половозрелой нерки в исследуемом водоёме прямая, но незначимая ( $r_s = 0.695$ ,  $p > 0.05$ ). Показано, что эпизоотия 2003 г. могла повлиять на то, что возврат рыб в 2007 и 2008 г. был минимальным за рассматриваемый промежуток времени, в то время как численность их родителей, напротив, была высокой.

**Ключевые слова:** нерка, Камчатка, вирус инфекционного некроза гемопозитической ткани, эпизоотия.

Возбудителем инфекционного некроза гемопозитической ткани является вирус рода *Lyssavirus* (сем. *Rabdoviridae*) (Bootland, Leong, 1999). Принятые обозначения вируса – IHNV, заболевания – IHN. Впервые болезнь описана в 1950-х гг. у нерки *Oncorhynchus nerka* на рыбоводных заводах в штатах Вашингтон и Орегон на западном побережье США (Rucker et al., 1953; Watson et al., 1954). В настоящее время патоген зарегистрирован в Японии, Франции, Италии, Германии, Китае, Корею и повсеместно в Северной Америке (Bootland, Leong, 1999). В 2001 г. вирус впервые был выделен на Камчатке у половозрелой нерки бассейна р. Большая (Рудакова, 2003). В последующие годы вирус регулярно выделяли у этого вида рыб в бассейнах рек Большая, Камчатка и Озерная.

К вирусу, помимо нерки, чувствительны чавыча *O. tshawytscha*, кета *O. keta*, радужная форель *O. mykiss* и атлантический лосось *Salmo salar* (Bootland, Leong, 1999). На рыбоводных заводах эпизоотии часто приводят к 100%-ной гибели личинок и мальков. В естественных условиях у молоди лососевых рыб очень трудно зарегистрировать и оценить масштабы смертности в результате вспышки вирусного заболевания: погибшие, больные и ослабленные мальки сносятся течением или становятся лёгкой добычей хищников, од-

нако, по экспертным оценкам, могут погибать до 50% рыб (Williams, Amend, 1976; Burke, Grischkowsky, 1984; Traxler, 1986; Traxler, Rankin, 1989). На Камчатке в оз. Начикинское также зарегистрировали гибель сеголеток нерки от воздействия IHNV (Бочкова, Рудакова, 2004).

Методический подход к прогнозированию общего допустимого улова (ОДУ) основан на нескольких показателях, одним из которых является коэффициент выживаемости молоди, рассчитанный по среднескользящим данным. В настоящее время при его расчёте поправки на вероятность возникновения эпизоотий не делаются, однако ряд патогенов может оказывать существенное влияние на численность молоди (Wolf, 1988). Различные патогены поражали рыб на протяжении веков и коэволюционировали вместе с ними, что обеспечивало равновесное сосуществование их с хозяевами в естественной среде обитания. Однако это равновесие является нестабильным; в результате антропогенной нагрузки на экосистему (загрязнение водоёмов) и/или изменения естественных факторов (например, переполнение нерестилищ) может произойти вспышка заболевания, способная повлиять на возврат рыб. Один из способов понять и оценить воздействие вируса инфекционного некроза ге-

мопоэтической ткани на численность популяций нерки — это комплексное изучение динамики численности хозяина и превалентности патогена.

Цель работы — провести анализ распространения и влияния вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани на популяцию нерки оз. Начикинское.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отбор проб для вирусологического тестирования от молоди и половозрелой нерки в оз. Начикинское проводили в 2003–2008 гг. В зависимости от сроков и интенсивности подхода рыб отлавливали в районе р. Табуретка, у Гришкиного ручья или на нерестилище “Аквариум”. Всего обследовали 549 экз. молоди и 306 половозрелых особей нерки.

Вирусологическому исследованию предшествовало изучение клиники, патологоанатомического состояния внутренних органов и определение основных биологических показателей (длина, масса тела, пол, возраст) рыб. У половозрелых особей органы (почка, селезёнка) и овариальную жидкость отбирали индивидуально непосредственно на месте вылова и транспортировали в пробирках; молодь отлавливали мальковым неводом и в бидоне доставляли живой в лабораторию.

Для выделения, идентификации и расчёта титра вируса использовали традиционные вирусологические методы: заражение материала на перевиваемой линии клеток ЕРС (эпидермальные новообразования большого оспой карпа *Cyprinus carpio*), реакции нейтрализации и титрования по Риду и Менчу (Мусселиус, 1983; Яременко, 1998).

Объём выборки рассчитывали по таблице, в которой сведены оценки, полученные по формуле Кэннона и Рое (Дудников, 2004). При этом исходили из того, что численность популяции нерки в оз. Начикинское больше 10000 экз., превалентность вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани не ниже 5–10% и уровень значимости 95%.

При изучении болезней в популяции ключевым является понятие превалентность, под которым подразумевают частоту какого-либо события в данной популяции, выраженную в долях единицы или процентах. Превалентность ( $P$ ) рассчитывали по формуле (Власов, 2004):  $P = D/n$ , где  $D$  — число больных особей,  $n$  — число обследованных особей.

Статистическую обработку данных проводили при помощи пакета программ STATISTICA 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все обследованные половозрелые особи и молодь нерки (за исключением собранных в 2003 и 2006 г.) внешне выглядели здоровыми, то есть ко-

жа, слизистые оболочки рта, глаза не имели признаков патологии. При вскрытии изменения во внутренних органах половозрелых особей были характерны для последней стадии зрелости рыб. В 2003 и 2006 г. при визуальном осмотре у отдельных экземпляров сеголеток нерки наблюдали патологические изменения, характерные для инфекционного некроза гемопоэтической ткани (кровоизлияния у основания плавников, вздутое брюшко, заполнение желудочно-кишечного тракта беловатым содержимым и т.д.). На берегу озера в районе Гришкиного ручья обнаружили скопления погибшей молоди нерки.

Вирусологическое тестирование показало наличие на перевиваемых линиях клеток признаков цитопатического эффекта (ЦПЭ) у молоди и половозрелой нерки. У молоди ИHNV был выделен в 2003 и 2006 г., результаты вирусологических исследований половозрелых особей представлены в табл. 1.

В реакции нейтрализации выделенные агенты были идентифицированы как вирус инфекционного некроза гемопоэтической ткани (ИHNV). Индекс нейтрализации во всех случаях был выше 50. Количественное определение содержания ИHNV в образцах, путём титрования по Риду и Менчу на культуре клеток ЕРС показало, что значения титров вируса варьируют от  $\log 5.0$  до  $\log 9.8$  ТЦД<sub>50</sub>/мл тестируемого материала (эпизоотически значимый уровень не ниже  $\log 5$  ТЦД<sub>50</sub>/мл).

Оз. Начикинское ранее являлось практически единственным местом нереста нерки весеннего захода (ранненерестующей формы) и одним из основных мест нереста нерки летнего захода (поздненерестующей) в бассейне р. Большая (Бугаев, 1995). В последние годы здесь наблюдается значительное снижение численности популяции нерки. Озеро расположено на 10 км к югу от с. Начики и является истоком р. Плотникова, которая вместе с р. Быстрая впадает в р. Большая. Бассейн р. Большая в целом и рассматриваемый водоём в частности наиболее доступны на западном побережье Камчатки для браконьерского промысла, однако в 2005–2007 гг. здесь не отмечали резкого подъёма браконьерства (Запорожец и др., 2008), а численность вернувшихся на нерест в озеро лососей неуклонно сокращается. На наш взгляд, одной из причин этого может быть существование естественного очага ИHNV в популяции нерки оз. Начикинское. Половозрелые рыбы являются носителями вируса, сами они не погибают от его воздействия, но могут передавать ИHNV молоди через воду и от родителей потомству, провоцируя развитие эпизоотий и гибель мальков, что и наблюдалось в 2003 и 2006 г.

Течение болезни у рыб в естественной среде обитания определяется взаимодействием между хозяином и патогеном и факторами окружающей

**Таблица 1.** Заражённость половозрелой нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Начикинское вирусом инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHNV)

Место отбора проб	Дата	n, экз.	Превалентность IHNV, %		
			доверительный интервал	M	m
“Аквариум”	30.07.2003	30	—	100	0
Гришкин ручей	30.06.2004	16	22.5–77.5	50.0	12.9
“Аквариум”	17.08.2004	10	12.3–87.7	50.0	16.7
Р. Табуретка	23.09.2004	30	41.3–78.6	66.6	9.1
“Аквариум”	09.08.2005	30	—	100	0
Р. Табуретка	21.09.2005	30	4.6–35.2	20.0	7.4
“Аквариум”	03.08.2006	8	—	0	0
Р. Табуретка	19.09.2006	32	11.6–44.6	28.1	8.1
Р. Табуретка	22.07.2007	30	—	0	0
Гришкин ручей	11.09.2007	30	24.5–62.2	43.3	9.2
Гришкин ручей	25.07.2008	30	2.5–30.8	16.7	6.9
Р. Табуретка	16.09.2008	30	9.9–43.5	26.7	8.2

Примечание. n – число обследованных рыб, M – среднее значение показателя, m – стандартная ошибка.

среды. По данным Николаева и Николаевой (1991), наибольшая длина оз. Начикинское составляет 4.9 км, наибольшая ширина – 2.1 км, максимальная глубина – 36.5 м, средняя глубина – 15.6 м, площадь – 7.4 км<sup>2</sup>, объём – 0.11 км<sup>3</sup>, площадь литорали (глубина 0–5 м) – 27.6%. Анализ данных литературы (Bootland, Leong, 1999) показал, что гидрологические условия для развития ИHN эпизоотий у молоди нерки в оз. Начикинское близки к оптимальным: вода в летний период прогревается до 16°C, значительна площадь литорали, невелики глубины и незначительно течение. Кроме того, в этом озере имеет место прямой контакт на нерестилищах между половозрелыми рыбами и сеголетками, что увеличивает вероятность развития эпизоотии у молоди в результате распространения вируса через воду от половозрелых рыб. Следовательно, здесь может иметь место передача патогена как от родителей потомству, так и при непосредственном контакте от взрослых рыб-вирусоносителей восприимчивой молоди.

Плотность популяции является критической для диссеминации патогена, поскольку важнейший фактор в развитии эпизоотии – это частота контактов между инфицированными и чувствительными особями. Контакты могут быть прямыми (от рыбы к рыбе) и непрямыми (через промежуточного хозяина). Поскольку общее количество патогена в воде определяется как его количеством, испускаемым инфицированным индивидуумом, так и числом рыб на данной площади, то высокая плотность популяции может способствовать передаче агента. Плотность рыб

на нерестилище напрямую зависит от численности зашедших на нерест особей. Основные тенденции изменения превалентности IHNV по годам и их связь с численностью половозрелых особей нерки на нерестилищах оз. Начикинское представлены в табл. 2.

У нерки оз. Начикинское в течение 3 лет отмечали очень высокую превалентность IHNV (100, 66.6 и 100% – соответственно в 2003, 2004 и 2005 г.); на фоне высокой численности половозрелых рыб на нерестилищах её колебания в эти годы были значительными (в 3–6 раз). Затем, в 2006 г., произошло снижение превалентности патогена почти в 3.5 раза на фоне снижения численности хозяина в 2.2 раза; в следующем году превалентность возросла в 1.5 раза, а вот численность рыб, напротив, снизилась по сравнению с 2006 г. в 4.5 раза. В 2008 г. вновь наблюдали снижение превалентности IHNV в 1.6 раза на фоне увеличения численности рыб в 2.3 раза (табл. 2). Таким образом, в оз. Начикинское показатели превалентности IHNV в течение 6 лет изменялись в 3.5 раза (26.7–100%), а численность рыб – почти в 7 раз. Из табл. 2 и рисунка видно, что в 2003–2006 гг. существовала прямая связь между изменениями превалентности вируса и численности рыб. Свообразным выбросом был 2007 г., когда возврат половозрелых рыб на нерестилища озера был экстремально низким (4000 экз.) по сравнению с ожидаемым. Положительная корреляция превалентности IHNV с численностью половозрелых особей нерки на нерестилище в оз. Начикинское незначима (коэффициент корреляции рангов Спирмена ( $r_s$ ) равен 0.695,  $p > 0.05$ ), веро-

**Таблица 2.** Изменения превалентности IHNV и численности популяции нерки *Oncorhynchus nerka* с 2003 по 2008 г.

Годы	Превалентность IHNV, %	Изменение превалентности		Численность популяции на нерестилище, тыс. экз.	Изменение численности	
		%	кратность		тыс. экз.	кратность
2003	<b>100</b>			<b>86.7</b>		
2004	<b>66.6</b>	<b>-33.4</b>	<b>-1.5</b>	<b>12.6</b>	<b>-74.1</b>	<b>-6.7</b>
2005	<b>100</b>	<b>+33.4</b>	<b>+1.5</b>	<b>40.7</b>	<b>+28.1</b>	<b>+3.2</b>
2006	<b>28.1</b>	<b>-71.9</b>	<b>-3.5</b>	<b>18.2</b>	<b>-22.4</b>	<b>-2.2</b>
2007	43.3	+15.2	+1.5	4.1	-14.1	-4.4
2008	26.7	-16.6	-1.6	9.6	+5.5	+2.3

Примечание. “-” – снижение показателя; “+” – увеличение показателя; полужирным шрифтом показана прямая связь между превалентностью и численностью.

ятно, из-за того, что временной ряд всего 6 лет, но тенденция очевидна.

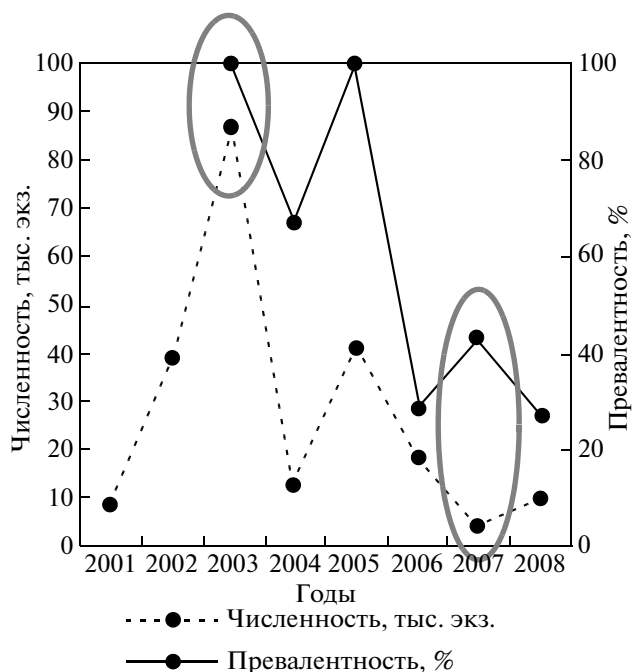
Площадь всех нерестилищ в бассейне оз. Начикинское, по данным Крохина и Крогиус (1937), 120 тыс. м<sup>2</sup>, таким образом, за рассматриваемый промежуток времени плотность рыб на нерестилище изменялась от 0.034 до 0.7 экз./м<sup>2</sup> и была достаточной для передачи патогена через воду от рыбы к рыбе.

Как уже было отмечено выше, численность рыб на нерестилище является ключевым фактором, влияющим на превалентность IHNV в популяции рыб. На рисунке представлены изменения значений этих величин в оз. Начикинское во вре-

мени. Стоит обратить особое внимание на данные 2003, 2007 и 2008 г.

В ноябре 2003 г. была зафиксирована эпизоотия IHNV в оз. Начикинское у сеголеток нерки, и в этом же году наблюдали большое число половозрелых рыб на нерестилищах, при обследовании которых вирус был выделен у 100% особей в выборке. По данным литературы (Bootland, Leong, 1999), выжившие особи приобретают иммунитет, но при возвращении на нерестилище у них вновь можно выделить вирус с высокими показателями вирулентности. Оценить смертность молоди от эпизоотии в 2003 г. не удалось, однако принимая во внимание сообщение сотрудников Севострыбвода о замеченных скоплениях мёртвой молоди, можно предположить, что гибель молоди этой генерации от IHNV была значительной. Таким образом, в 2003 г., если учитывать сведения об эпизоотиях в других естественных водоёмах (Williams, Amend, 1976; Burke, Grischkowsky, 1984; Traxler, 1986; Traxler, Rankin, 1989), могло погибнуть до 50% всей молоди нерки в озере, а выжившая скатилась в море, уже будучи вирусоносителем.

В 2007 г. на нерест в оз. Начикинское пришли поколения 2001-го и 2002-го г. (рыбы соответственно в возрасте 5+ и 4+); именно среди последнего поколения в возрасте 0+ в 2003 г. была отмечена эпизоотия IHNV (табл. 3). Высокая концентрация вируса в воде в результате нереста большого числа производителей-вирусоносителей и эпизоотия у молоди нерки в 2003 г. также увеличили вероятность передачи IHNV с икрой, выметанной на нерестилищах. Это могло привести к повышенной гибели личинок при развитии в буграх и в период вылупления в 2004 г. Совокупность этих фактов могла быть причиной высокой превалентности IHNV в 2007 г. на фоне низкой численности зашедших на нерест половозрелых особей, большинство из которых были в возрасте 4+ и 5+ (личное сообщение О.М. Запорожца), и одной из причин незначительного возврата нерки



Численность половозрелых особей нерки *Oncorhynchus nerka* на нерестилищах в оз. Начикинское и превалентность вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHNV).

**Таблица 3.** Возрастной состав популяции нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Начикинское по годам, с учётом её возврата на нерестилище в возрасте 4+ и 5+

Годы	Поколение, год нереста					
	2001	2002	2003	2004	2005	2006
2001	–	–	–	–	–	–
2002	0+	–	–	–	–	–
2003	1+	0+	–	–	–	–
2004	2+	1+	0+	–	–	–
2005	3+	2+	1+	0+	–	–
2006	4+	3+	2+	1+	0+	–
<b>2007</b>	<b>5+</b>	<b>4+</b>	3+	2+	1+	0+
<b>2008</b>		<b>5+</b>	<b>4+</b>	3+	2+	1+
2009			5+	4+	3+	2+
<b>2010</b>				5+	<b>4+</b>	3+
<b>2011</b>					<b>5+</b>	4+
2012						5+

Примечание. Полужирным шрифтом выделены годы с низким возвратом производителей на нерестилище; полужирным курсивом – годы с ожидаемым низким возвратом производителей, у которых в возрасте 0+ наблюдали гибель от ИHN эпизоотии.

в 2008 г., когда в озеро для размножения вернулись поколения 2002-го (5+) и 2003-го г. (4+). Таким образом, эпизоотия 2003 г. могла повлиять на то, что возврат рыб в 2007 и 2008 г. был минимальным за рассматриваемый промежуток времени, в то время как численность их родителей, напротив, была высокой.

В начале августа 2006 г. вновь обнаружили умирающую молодь с внешними признаками ИHN по берегу озера в районе Гришкиного ручья и скопления сеголеток, слабо реагирующих на внешние раздражители. Вирусологическое тестирование репрезентативной выборки (129 экз.) показало наличие ИHNV у 38% обследованных особей. На основании обнаружения погибшей молоди, наличия клинических признаков у живых рыб и выделения ИHNV на перевиваемых линиях клеток констатировали вспышку ИHN. Анализ результатов вирусологического тестирования показал, что в результате эпизоотии ИHN в оз. Начикинское в 2006 г. погибли 29.5–46.5% сеголеток нерки. Эпизоотия 2006 г., вероятнее всего, была обусловлена вертикальной передачей патогена (от родителей потомству), так как гибель рыб наблюдали в начале августа, в конце нереста нерки весеннего захода, у которой при вирусологическом тестировании не был выделен ИHNV. Влияние эпизоотии 2006 г. на численность вернувшихся на нерест рыб можно будет оценить в 2010–2011 гг. (табл.3).

Таким образом, в оз. Начикинское удалось зафиксировать две естественные эпизоотии ИHN; в первом случае патоген передавался от рыбы к рыбе (горизонтальная передача), а во втором – от родителей потомству (вертикальная передача).

Можно предположить, что гибель молоди нерки в этом водоёме происходит регулярно, число погибших особей варьирует в зависимости от численности производителей, зашедших на нерест, и превалентности у них ИHNV.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У половозрелых особей нерки из оз. Начикинское в 2003–2008 гг. была выявлена высокая превалентность ИHNV (до 100%). Анализ вспышки ИHN, обусловивший гибель молоди нерки в 2003 и 2006 г., показал, что водоём является благоприятным местом для развития эпизоотий инфекционного некроза гемопоэтической ткани. Прежде всего, это связано с тем, что чувствительные сеголетки нагуливаются в местах нереста половозрелых особей до конца сентября, что увеличивает вероятность передачи патогена через воду от взрослых рыб-вирусоносителей к восприимчивой молоди. Кроме того, этому способствуют благоприятный температурный режим в водоёме в летние месяцы, значительная площадь литорали, небольшие глубины и течение воды. Гибель молоди от ИHN может достигать 46.5%, вследствие чего недоучёт естественной смертности потомства в пресноводный период может привести к ошибочному расчёту возврата половозрелых рыб. Так, эпизоотия 2003 г. могла повлиять на то, что возврат рыб в 2007 и 2008 г. был минимальным за рассматриваемый промежуток времени, в то время как численность их родителей была высокой.

В естественных популяциях нерки вирус инфекционного некроза гемопоэтической ткани,

вероятно, влияет на численность популяций рыб. В природе соблюдается определённое равновесие, поэтому в естественных условиях последствия эпизоотий не всегда настолько трагичны как при искусственном воспроизводстве. На заводах наиболее эффективной мерой, препятствующей передаче вируса от родителей потомству, является обработка оплодотворённой икры раствором йодиола. В естественных водоёмах невозможно провести какие-либо профилактические мероприятия и предотвратить развитие эпизоотии. Снизить риск повышенной смертности молоди нерки от ИННВ в природе можно только при правильном регулировании промысла и контроле интродукций гидробионтов из водоёма в водоём. Данные об естественных эпизоотиях у молоди и оценка её гибели позволят проводить корректировку ОДУ.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность и признательность сотрудникам КамчатНИРО Е.В. Бочковой, Н.Н. Кольцовой и другим, участвовавшим в сборе и обработке данных, Е.А. Шевлякову, А.В. Маслову и О.М. Запорожцу за информацию о численности и возрастном составе популяции нерки на нерестилищах в оз. Начикинское.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бочкова Е.В., Рудакова С.Л. 2004. Инфекционный некроз гемопоэтической ткани в популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Начикинское (Камчатка) // Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб. Расшир. мат-лы Всерос. научно-практ. конф. Борок. С. 404–416.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Власов В.В. 2004. Эпидемиология. Учебное пособие для ВУЗов. М.: ГЭОТАР–МЕД, 464 с.
- Дудников С.А. 2004. Количественная эпизоотология: основы прикладной эпидемиологии и биостатистики. Владимир: Демиург, 460 с.
- Запорожец О.М., Шевляков Е.А., Запорожец Г.В. 2008. Динамика численности камчатских лососей с учетом их легального и нелегального изъятия // Изв. Тихооке-

ан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 153. С. 109–134.

Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 9. 80 с.

Мусселиус В.А. (ред.). 1983. Лабораторный практикум по болезням рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 295 с.

Николаев А.С., Николаева Е.Т. 1991. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. Ч. 1. С. 3–17.

Рудакова С.Л. 2003. Некроз гемопоэтической ткани у производителей нерки и предполагаемые источники инфекции // Вопр. рыболовства. Т. 4. № 1 (13). С. 93–102.

Яременко Н.А. (ред.). 1998. Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. М.: Отд. маркетинга АМБ-агро, 310 с.

Bootland L.M., Leong J.C. 1999. Infectious hematopoietic necrosis virus // Woo P.T.K., Bruno D.W. (eds.). Fish diseases and disorders. V. 3. Viral, bacterial and fungal infectious. U.K. Wallingford: CAB Int. P. 57–112.

Burke J., Grischkowsky R. 1984. An epizootic caused by infectious haematopoietic necrosis virus in an enhanced population of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), smolts at Hidden Creek, Alaska // J. Fish Diseases. № 7(5). P. 421–429.

Rucker R.R., Whipple W.J., Parvin J.R., Evans C.A. 1953. A contagious disease of salmon, possibly of viral origin // Fish Bull. № 54. U.S. Fish Wild. Serv. P. 35–46.

Traxler G.S. 1986. An epizootic of infectious hematopoietic necrosis in 2-year-old kokanee, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) at Lake Cowichan, British Columbia // J. Fish Diseases. № 9. P. 545–549.

Traxler G.S., Rankin J.B. 1989. An infectious hematopoietic necrosis epizootic in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in Weaver Creek spawning channel, Fraser River system, BC, Canada // J. Disease. Aquat. Organ. № 6. P. 221–226.

Watson S.W., Guenther R.W., Rucker R.R. 1954. A virus disease of sockeye salmon: interim report. Spec. Sci. Rept. Fish. U.S. Fish Wild. Serv., 138 p.

Williams I.V., Amend D.F. 1976. A natural epizootic of infectious hematopoietic necrosis in fry of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Chilko Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. № 33(7). P. 1564–1567.

Wolf K. 1988. Fish viruses and fish viral diseases. U.S. Fish Wild. Serv. Ithaca. London. 478 p.