

УДК 597-12:576.85

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПРЕВАЛЕНТНОСТЬ ВИРУСА ИНФЕКЦИОННОГО НЕКРОЗА ГЕМОПОЭТИЧЕСКОЙ ТКАНИ (IHNV) В ПОПУЛЯЦИЯХ ПОЛОВОЗРЕЛОЙ НЕРКИ В НЕРЕСТОВЫХ ОЗЕРАХ КАМЧАТКИ

С. Л. Рудакова



Зав. лаб., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
Тел., факс: (415-2) 41-27-01; (415-31) 6-23-37
E-mail: rud_sve_leon@mail.ru

ВИРУС ИНФЕКЦИОННОГО НЕКРОЗА ГЕМОПОЭТИЧЕСКОЙ ТКАНИ, НЕРКА, КАМЧАТКА, ФАКТОРЫ, ПРЕВАЛЕНТНОСТЬ IHNV

Выделили факторы, которые могут влиять на превалентность IHNV в популяциях нерки — это факторы окружающей среды (плотность популяции, температура воды), устойчивости хозяина (пол, возраст, врожденный иммунитет, приобретенный иммунитет), особенности патогена (вирулентность, вертикальная и горизонтальная передача). Статистический анализ данных (описательная статистика, таблицы частот, непараметрическая статистика — корреляция Спирмена) позволил оценить наличие и достоверность связей между превалентностью IHNV в популяциях нерки и выделенными факторами.

FACTORS INFLUENCED ON PREVALENCE OF INFECTIOUS HEMATOPOIETIC NECROSIS VIRUS (IHNV) INTO ADULT SOCKEYE SALMON POPULATIONS IN SPAWNING LAKES OF KAMCHATKA

S. L. Rudakova

Head of the laboratory, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberejnaya, 18
Tel., fax: (415-2) 41-27-01; (415-31) 6-23-37
E-mail: rud_sve_leon@mail.ru

INFECTIOUS HEMATOPOIETIC NECROSIS VIRUS, ONCORHYNCHUS NERKA, KAMCHATKA, FACTORS, PREVALENCE IHNV

It have been picked up factors which influence on prevalence IHNV into adult sockeye salmon populations. There are factors of environment (fish density, water temperature), host resistance factors (sex, age, natural immunity, induced immunity), pathogen factors (dose, vertical and horizontal transmissions). Statistical analysis of data (discriptive statistic, frequency tables, nonparametric statistic — Spearman correlation) allowed to estimate presence and reliability of connections between prevalence of IHNV in sockeye populations and picked up factors.

Инфекционный некроз гемопоэтической ткани (IHNV) вызывает вирус, относящийся к семейству Rhabdoviridae. Он поражает лососевых рыб, в основном нерку (*Oncorhynchus nerka*), чавычу (*O. tshawytscha*) и радужную форель (*Parasalmo mykiss*) в естественных водоемах и при искусственном выращивании, вызывая гибель молоди до 50 и 100%, соответственно. Впервые болезнь описана в 50-х годах у нерки на рыбоводных заводах в штатах Вашингтон и Орегон на западном побережье США (Rucker et al., 1953; Watson et al., 1954). В настоящее время IHNV распространен повсеместно у лососевых рыб в Северной Америке. Болезнь зарегистрирована в Европе и Юго-Восточной Азии. Наши исследования показали широкое распространение этого патогена в обследованных популяциях нерки на нерестилищах и ЛРЗ Камчат-

ки (Рудакова, 2003; Бочкова, Рудакова, 2004; Rudakova, Bochkova, 2005).

Министерством сельского хозяйства Российской Федерации издан приказ № 173 от 29 сентября 2005 г. «Об утверждении перечня карантинных и особо опасных болезней рыб», в число которых входит инфекционный некроз гемопоэтической ткани лососевых.

В настоящее время изучение здоровья популяций гидробионтов является одним из наиболее перспективных направлений мирового рыбного хозяйства. К одной из сложных задач общей ихтиопатологии относится оценка влияния патогенов (вирусов, бактерий, паразитов) на гомеостаз экосистем в целом. Учитывая мощное влияние некоторых патогенных организмов на структуру и численность популяций партнеров по паразитарным цепям,

можно предположить их серьезное воздействие на состояние экосистемы в целом.

В литературе мы обнаружили данные об эпизоотиях ИHN в дикой природе. В Канаде заболевание зарегистрировано у молоди нерки в озере Чилко (Williams, Amend, 1976) и в притоке р. Фрезер (Traxler, Rankin, 1989), у двухлетней нерки-кокани в озере Ковичен (Traxler, 1986), и в США — у смолтов нерки в устье р. Хидден на Аляске (Burke, Grischkowsky, 1984).

Нами зафиксировано две эпизоотии ИHN у молоди нерки в озере Начикинское, в результате которых погибло значительное количество сеголеток. Таким образом, можно предположить, что вирус инфекционного некроза гемопоэтической ткани является естественным регулятором численности популяций рыб. Это влияние не всегда отрицательное, но оно может становиться таковым при мощном воздействии дестабилизирующих факторов, связанных с нерациональными действиями человека в условиях осуществляемой им хозяйственной деятельности (например, в аквакультуре, при акклиматизации и т. п.) или при аномальных природных явлениях (Безр, 2002). Таким образом, изучение факторов, способных влиять на превалентность вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани в популяциях нерки, является весьма актуальным для оценки состояния экосистем и прогноза их трансформаций.

Цель нашей работы — выделить факторы, которые могут влиять на превалентность ИHNV в популяциях нерки и, используя статистические методы обработки и анализа данных, выявить наличие и достоверность связей между ними.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2004–2008 гг. проводили вирусологическое обследование нерки (*Oncorhynchus nerka*). Осуществляли отбор материала от половозрелых особей из бассейнов рек: Большая (оз. Начикинское), Камчатка (оз. Азабачье) и Озерная (оз. Курильское). Всего обследовали 1127 экз. половозрелой нерки.

Вирусологическому исследованию предшествовало изучение клиники, патологоанатомического состояния внутренних органов, и определение основных биологических показателей (длина, масса тела, пол, возраст) рыб.

Начиная с 2006 г., от каждой рыбы, взятой для вирусологического исследования, отбирали чешую и присваивали ей тот же порядковый номер. Возраст рыб по чешуе определяли ведущие специалисты КамчатНИРО: оз. Курильское — В.А. Дубынин, оз. Азабачье — В.Ф. Бугаев, оз. Начикин-

ское — О.Г. Запорожец. Поскольку оз. Курильское является базовым водоемом для моделирования динамики распространения ИHNV в популяции нерки, здесь в 2006–2008 гг. собрано наибольшее количество проб от рыб и чешуи. В настоящее время для этого водоема определен возраст рыб в 2006 и 2007 гг., для остальных есть данные только за 2006 г.

Отбор, обработку материала, выделение, идентификацию (реакция нейтрализации) и определение титра вируса проводили по традиционным вирусологическим методам индивидуально от каждой рыбы (Fish pathology ..., 2000; Сборник инструкций..., 1998).

При изучении болезней в популяции ключевым является понятие превалентность, или распространенность (относительная частота в популяции некоторого признака). Относительная частота выражается в долях от единицы или процентах. Превалентность (P) рассчитывали по формуле (Власов, 2004):

$$P = D/n \cdot 100,$$

где D — число больных особей, n — численность популяции (выборки).

Анализ и обработку данных проводили при помощи программного обеспечения STATISTICA 6.0 (программное обеспечение STATISTICA 6.0, непараметрические статистики, корреляция Спирмена R).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вирусологическое тестирование показало наличие на перевиваемых линиях клеток признаков цитопатического эффекта (ЦПЭ) у половозрелой нерки во всех обследованных водоемах Камчатки (оз. Начикинское, Курильское, Азабачье).

В реакции нейтрализации выделенные агенты были идентифицированы как вирус инфекционного некроза гемопоэтической ткани (ИHNV). Индекс нейтрализации во всех случаях был выше 50. Провели количественное определение содержания ИHNV в «+» образцах, путем титрования по Риду и Менчу на культуре клеток ЕРС. Значения титров вируса колебались от $0,4 \times 10^{4,5}$ до $0,4 \times 10^{9,58}$ ТЦД₅₀/мл тестируемого материала (эпизоотически значимый уровень не ниже 10^5 ТЦД₅₀/мл), в зависимости от водоема и года обследования.

Превалентность ИHNV в популяциях половозрелой нерки изменялась от 0 до 100%, в зависимости от водоема и даты отбора проб.

Комплексность естественных экосистем затрудняет понимание и прогнозирование развития болезни и ее влияния на численность рыб в популяциях. Ученым потребовался длительный период, чтобы понять, что взаимодействия между

хозяйном, патогеном и определенными факторами окружающей среды, в большей степени определяют течение болезни у диких и культивируемых рыб.

Ниже мы рассмотрим общие, наиболее важные факторы, которые могут оказывать влияние на тенденцию изменения превалентности вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани в отдельно взятой популяции нерки в течение нескольких лет, и попытаемся выявить общие закономерности.

Окружающая среда может оказывать важное влияние на передачу агента и развитие болезни. 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 косвенными (через промежуточного хозяина). Инфицирования не произойдет без того, чтобы чувствительное животное не вступило в контакт с патогеном. Так как общее количество патогена в воде определяется как его количеством, испускаемым инфицированным индивидуумом, так и количеством рыб на данной площади, то плотность популяции может способствовать передаче агента. Другие факторы окружающей среды могут влиять на ход болезни, воздействуя на выживаемость патогена в воде или на механизмы иммунной защиты хозяина.

Обобщив все имеющиеся данные, определили факторы, которые могут влиять на зараженность популяции нерки IHNV:

- факторы окружающей среды (плотность популяции и температура воды);
- факторы устойчивости хозяина (пол; возраст; врожденный иммунитет; приобретенный иммунитет);
- особенности патогена (вирулентность — титр вируса; вертикальная передача).

Плотность рыб на нерестилище напрямую зависит от их численности. Проанализируем тенденции изменения превалентности IHNV по годам и определим их связь с численностью половозрелой нерки на разных нерестилищах.

Озеро Курильское (бассейн реки Озерной) и озеро Азабачье (бассейн р. Камчатка) — важнейшие нерестилища, где происходит воспроизводство двух самых больших стад западного и восточного побережий Камчатки, которые также являются самыми многочисленными среди азиатской нерки (Бугаев, 1995).

В оз. Курильском показатели превалентности в течение 5 лет изменялись незначительно: не более чем в 1,7 раза (26–45%), а в оз. Азабачьем —

значительно: в 9 раз (6,7–60%). Показатели численности популяции нерки, наоборот, были выше у нерки из оз. Курильское (более чем в 4 раза), чем у нерки из. Азабачье (в 2 раза).

Площадь всех нерестилищ в бассейне оз. Курильское — 1010 тыс. м² (Остроумов, 1970), таким образом, за рассматриваемый промежуток времени плотность рыб на нерестилище изменялась от 1,27 до 4,81 шт./м². Однако нерест нерки очень растянут во времени, поэтому действительная плотность скоплений рыб в несколько раз ниже.

Площадь всех нерестилищ в бассейне оз. Азабачье составляет 490 тыс. м² (Остроумов, 1970), таким образом, за рассматриваемый промежуток времени плотность рыб на нерестилище изменялась от 0,06 до 0,15 шт./м².

Оз. Начикинское в бассейне р. Большая является единственным местом нереста весенней (раннерестующей расы) нерки и одним из основных мест нереста летней (позднерестующей) (Бугаев, 1995).

В оз. Начикинское показатели превалентности IHNV в течение 5 лет изменялись примерно в 4 раза (26,7–100%), показатели численности популяции нерки — более чем в 21 раз. Площадь всех нерестилищ в бассейне оз. Начикинское — 120 тыс. м² (Крохин, Крогиус, 1937), таким образом, за рассматриваемый промежуток времени плотность рыб на нерестилище изменялась от 0,034 до 0,7 шт./м².

Статистический анализ данных показал, что связь между превалентностью IHNV и численностью половозрелой нерки из всех водоемов за все обследованные годы является высокой при высоком уровне достоверности ($R = 0,499$; $p = 0,008$).

Связь, ассоциация (или «статистическая зависимость») между двумя переменными существует, если вероятность того, что одна переменная случится, будет существовать, а также ее величина зависит от появления, наличия или величины другой переменной. Ассоциация не обязательно подразумевает причинное взаимоотношение. Наличие и отсутствие ассоциации могут быть артефактами, которые вызваны недостатками методов исследования, или их причиной могут быть вмешивающиеся факторы или конфаундинги (Абрамсон, Абрамсон, 2002). Для того, чтобы понять выявленные связи между численностью рыб и превалентностью вируса, проанализируем возможное влияние вмешивающихся факторов.

В качестве таковых могут выступать факторы устойчивости хозяина, особенности патогена и факторы окружающей среды.

Факторы устойчивости хозяина

Определение зависимости между возрастом рыб и IHNV. Основная часть половозрелой нерки на нерестилищах оз. Курильское в 2006–2007 гг. состояла из поколений трех лет (1999–2001; 2000–2002). В выборке для вирусологического обследования нерки из оз. Курильское в 2006–2007 гг. основную долю составляли рыбы в возрасте 5+ (69,85%), причем среди них был самый высокий процент IHNV «+» (77,6%) (табл. 1).

В выборке для вирусологического обследования нерки из оз. Азабачье в 2006 г. также основную долю составляли рыбы в возрасте 5+ (75%), и среди них был самый высокий процент IHNV «+» (85,71%) (табл. 2).

Известно, что для нерки из оз. Курильское и Азабачье такое соотношение возрастного состава является обычным, следовательно, полученное распределение зараженных рыб по возрастам логично (Бугаев, 1995).

В выборке для вирусологического обследования нерки из оз. Начикинское в 2006 г. были представлены рыбы в возрасте 4+ (51,65%) и 5+ (48,39%), самый высокий процент IHNV «+» (62,5%) был у рыб в возрасте 4+ (табл. 3).

Таблица 1. Связь возраста и выделения IHNV у половозрелых рыб на нерестилищах оз. Курильского в 2006–2007 гг.

Возраст	IHNV «-»	IHNV «+»	Ряд
4+	52	19	71
Всего 4+, %	16,0	5,85	21,85
Всего IHNV, %	26,0	15,2	
5+	130	97	227
Всего 5+, %	40,0	29,85	69,85
Всего IHNV, %	65,0	77,6	
6+	18	9	27
Всего 6+, %	5,54	2,77	8,31
Всего IHNV, %	9,0	7,2	
Итого	200	125	325
Всего, %	61,54	38,46	100,00

Таблица 2. Связь возраста и выделения IHNV у половозрелых рыб на нерестилищах оз. Азабачье в 2006 г.

Возраст	IHNV «-»	IHNV «+»	Ряд
4+	8	0	8
Всего 4+, %	20,00	0,00	20,00
Всего IHNV, %	24,24	0,00	
5+	24	6	30
Всего 5+, %	60,00	15,00	75,00
Всего IHNV, %	72,73	85,71	
6+	1	1	2
Всего 6+, %	2,50	2,50	5,00
Всего IHNV, %	3,03	14,29	
Итого	33	7	40
Всего, %	82,50	17,50	100,00

По литературным данным (Бугаев и др., 2002), у нерки из р. Большая, как ранней, так и поздней сезонных рас, преобладают особи в возрасте 1.3 (4+).

Для выявления статистической взаимосвязи распространенности IHNV в каждой из выделенных возрастных групп сформулировали нулевую статистическую гипотезу о независимости признаков и проверили ее при помощи программного обеспечения STATISTICA 6.0. После соответствующего анализа данных получили, что в оз. Курильское и Азабачье между IHNV и возрастом существует прямая слабо-выраженная связь, коэффициент корреляции Спирмена $R = 0,089$, $p = 0,109$ и $R = 0,279$, $p = 0,089$, соответственно, а в оз. Начикинское эта связь обратная, но не достоверная ($R = -0,128$, $p = 0,49$), что, вероятно, связано с небольшим объемом выборки (31 экз.).

Таким образом, в озерах Курильское и Азабачье превалентность вируса больше у старших возрастных групп, а в оз. Начикинское — у младших, но именно эти группы являются доминантными по численности в изучаемых водоемах.

Определение зависимости между полом рыб и превалентностью IHNV. Другой важный фактор хозяина, от которого может зависеть превалентность IHNV, — это пол рыбы. Для многих болезней выявлена связь между этими показателями. Мы не нашли подобных работ для вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани. Поэтому в наши задачи входило определить: имеется ли связь между полом и превалентностью IHNV на всех обследованных нерестилищах нерки в 2006–2008 гг.

При статистическом анализе результатов вирусологического тестирования 857 экз. нерки (соотношение полов в выборке 1:1,3) выявили, что визуально количество IHNV «+» самок несколько больше, чем самцов (табл. 4).

Статистический анализ показал наличие слабо-выраженной связи между двумя изучаемыми

Таблица 3. Связь возраста и выделения IHNV у половозрелых рыб на нерестилищах оз. Начикинское в 2006 г.

Возраст	IHNV «-»	IHNV «+»	Ряд
4+	11	5	16
Всего 4+, %	35,48	16,13	51,61
Всего IHNV, %	47,83	62,50	
5+	12	3	15
Всего 5+, %	38,71	9,68	48,39
Всего IHNV, %	52,17	37,50	
Итого	23	8	31
Всего, %	74,19	25,81	100,00

Таблица 4. Связь пола и выделения IHNV у половозрелой нерки на нерестилищах всех обследованных озер в 2006–2008 гг.

Рыбы	IHNV «-»	IHNV «+»	Сумма
Самцы, п	314	56	370
Итого IHNV, %	84,86	15,14	100
Итого самцов, %	36,64	6,53	43,17
Самки, п	377	110	487
Итого IHNV, %	77,41	22,59	100
Итого самки, %	43,99	12,84	56,83
Общее кол-во рыб, п	691	166	857
Общее кол-во рыб, %	80,63	19,37	100

признаками $R = 0,093$, при уровне достоверности $p = 0,0062$.

Таким образом, можно сделать вывод, что носителями IHNV могут быть особи обоих полов, но количество IHNV «+» самок несколько выше, чем самцов — в 1,5 раза.

Приобретенный иммунитет. По данным исследований, обобщенных Вольфом (Wolf, 1988), его наличие не выявлено. Мальки, выжившие после эпизоотии IHNV, приобретают иммунитет, доживают до полового созревания, но при возвращении на нерест у них вновь происходит размножение вируса в тканях.

Врожденный иммунитет. Данные разрозненные, но вероятно, что у отдельных особей восприимчивость к патогену выше, а у других ниже. В пользу этого факта свидетельствуют результаты как наших собственных работ по экспериментальному заражению молоди IHNV, так и данные многочисленных зарубежных ученых. При помещении рыб в емкость, содержащую вирус, часть их заражается сразу и погибает после завершения инкубационного периода и массового размножения вируса в организме, другие же — позднее, и, как правило, гибель растягивается на длительный промежуток времени (до месяца), а какая-то часть молоди вообще не подвергается заболеванию.

Температура воды. IHNV термолабилен, заболевание у молоди обычно развивается при температуре воды от 3 до 15°C (наиболее остро протекает при 10–12°C) (Wolf, 1988). Мы не нашли в литературе данных о влиянии температур на превалентность вируса в популяции взрослых особей. Как было показано в предыдущем разделе, температура воды на обследованных нерестилищах Камчатки в период массового нереста нерки находится в этом диапазоне и изменяется в период нереста (август–сентябрь) от 7 до 15°C в зависимости от водоема. Мы взяли среднюю температуру воды за период обследования водоемов по годам и провели статистический анализ с приме-

нением коэффициента Спирмена, который показал наличие выраженной связи между двумя изучаемыми переменными ($R = 0,419$, при уровне достоверности $p = 0,0167$).

Особенности патогена — вирулентность, титр вируса

Титр вируса выражается количеством инфекционных единиц, содержащихся в единице объема суспензии вируса. За инфекционную единицу вируса принимается такая его доза, которая вызывает инфекцию у 50% зараженных ею чувствительных объектов. Такая доза вируса называется инфекционной дозой и обозначается ID_{50} .

Титрование на культуре клеток осуществляется по цитопатогенному действию вирусов. В этом случае ID_{50} называют тканевой цитопатической дозой (ТЦД₅₀), а титр вируса выражают количеством ТЦД₅₀ в 1 мл вирусной суспензии (Лабораторный практикум, 1983).

В соответствии с инструкциями по борьбе с болезнями рыб (Сборник инструкций..., 1998), эпизоотически значимой (достаточной для развития эпизоотии) считается доза вируса не ниже 10^5 ТЦД₅₀/мл. По результатам наших исследований, только в единичных случаях титр вируса был ниже эпизоотически значимого, во всех остальных случаях он изменялся от 10^6 до 10^9 ТЦД₅₀/мл тестируемого материала.

Мы взяли средний титр вируса в выборках за период обследования водоемов по годам и провели статистический анализ, который показал наличие слабовыраженной связи между двумя изучаемыми переменными ($R = 0,256$, при уровне достоверности $p = 0,081$).

Вертикальная передача IHNV

Передача патогена от родителей потомству показана многими учеными, однако до сих пор нет единого мнения о локализации вируса: на поверхности икринки или в перевителлиновом пространстве (Alaska sockeye..., 1994).

Как уже было сказано ранее, плотность популяции и, следовательно, численность рыб на нерестилище является ключевым фактором, влияющим на превалентность IHNV в популяции рыб.

Можно предположить, что во всех трех обследованных водоемах превалентность IHNV у половозрелых рыб напрямую зависит от количества первоначально инфицированных особей, зашедших на нерест, и затем в силу вступает фактор плотности скопления рыб на отдельно взятом нерестилище. Значит, должна существовать

связь между превалентностью вируса у родителей и потомством.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ литературных данных позволил выделить факторы, способные влиять на превалентность вируса инфекционного некроза гемопоэтической ткани, и выдвинуть гипотезу, что плотность популяции и, следовательно, численность рыб на нерестилище являются *ключевым фактором*, влияющим на превалентность IHNV в популяции рыб. Корреляция Спирмена показала наличие прямой выраженной связи между этими показателями с высокой степенью достоверности.

Выявление значимой статистической связи не обязательно подразумевает причинное взаимоотношение. Наличие ассоциации может быть артефактом, причиной которого могут быть вмешивающиеся факторы. Для того чтобы понять выявленные связи между численностью рыб и превалентностью вируса, проанализировали возможное влияние вмешивающихся факторов (пол, возраст, температура воды, титр вируса).

Корреляция Спирмена показала наличие слабовыраженной связи между полом и превалентностью, количество IHNV «+» самок в популяциях ненамного выше. Следовательно, этот фактор не может рассматриваться как вмешивающийся и не будет сильно влиять на превалентность вируса в популяции при значительном изменении соотношения самцов и самок.

Корреляция Спирмена показала слабовыраженные связи между возрастом рыб и превалентностью вируса в популяциях исследуемых водоемов. Причем в озерах Курильское и Азабачье эта связь прямая, а в озере Начикинское обратная. Таким образом, в первых двух озерах превалентность вируса больше у старших возрастных групп, а в последнем — у младших, но именно эти группы являются доминантными по численности в изучаемых водоемах. Значит, этот фактор тоже нельзя рассматривать как вмешивающийся, однако, учитывая небольшие объемы выборок, исследования в данном направлении необходимо продолжить.

Наличие выраженной связи между температурой воды в водоеме и превалентностью вируса подтвердило литературные данные о термолабильности IHNV. Этот фактор может быть вмешивающимся и влиять на связь численности популяции и превалентности вируса.

По нашим данным, в относительно теплых озерах Начикинское и Азабачье превалентность IHNV у взрослых особей в целом за обследован-

ный промежуток времени выше, чем в более холодном озере Курильское.

По результатам наших исследований, только в единичных случаях титр вируса был ниже эпизоотически значимого, во всех остальных случаях он изменялся от 10^6 до 10^9 ТЦД₅₀/мл тестируемого материала. Статистический анализ показал наличие слабовыраженной прямой связи между титром вируса и его превалентностью в популяции, таким образом увеличение титра вируса оказывает незначительное воздействие на связь между ключевыми факторами.

Кроме того, было показано, что у рыб, скорее всего, существует врожденный иммунитет, но его наличие у половозрелой нерки в камчатских озерах не изучали. Необходимы дальнейшие исследования в данном направлении.

Вертикальная передача патогена от родителей потомству показана многими учеными, и, учитывая особенности циркуляции вируса в популяции, можно предположить ее значительное влияние, однако нам пока не удалось оценить связь между этим фактором и превалентностью вируса у половозрелых рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит всех сотрудников лаборатории болезней рыб и беспозвоночных КамчатНИРО за помощь в сборе и обработке материала для вирусологических исследований, а также заведующего Е.А. Шевлякова и сотрудников лаборатории динамики численности и совершенствования прогнозов лососевых рыб: В.Ф. Бугаева, А.В. Маслова, В.А. Дубынина, С.А. Травина, Г.В. Базаркина за помощь в организации и проведении полевых работ, определении возраста рыб по чешуе и за информацию о заполнении нерестилищ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Д., Абрамсон З. 2002. Осмысление эпидемиологических данных. Руководство-самоучитель по интерпретации эпидемиологических данных. М.: Колос, 345 с.
- Безр С. А. 2002. Паразитизм и вопросы биоразнообразия // Теоретические и прикладные проблемы паразитологии: Тр. Ин-та паразитологии. Т. XLIII. М.: Наука. С. 25–36.
- 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. Расш. мат. Всерос. науч.-практ. конф., Борок. М. С. 404–416.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю., Маслов А.В. 2002. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большая (Западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Статус пелагических и донных сообществ и условий их обитания в дальневосточных морях на рубеже XX и XXI столетий: Изв. ТИНРО. Владивосток. Т. 130, Ч. II. С. 758–777.
- Власов В.В. 2004. Эпидемиология: Учеб. пос. для вузов. М.: ГЭОТАР-МЕД, 464 с.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем. Изв. ТИНРО. Владивосток. Т. 9, 80 с.
- Лабораторный практикум по болезням рыб. 1983. (Ред. Мусселиус В.А.) М.: Лег. и пищ. пром-сть, 294 с.
- Рудакова С.Л. 2003. Некроз гемопоэтической ткани у производителей нерки и предполагаемые источники инфекции // Вопр. рыболовства. Т. 4. № 1 (13). С. 93–102.
- Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. 1998. Ч. 1. М.: Отдел маркетинга АМБагро, 310 с.
- Alaska sockeye salmon culture manual. 1994. (ed.: McDaniel T.R., Pratt K.M., Meyers T.R., Ellison T.D., Follett J.E., Burke J.A.) // Special fisheries report, Alaska Department of Fish and Game. Div. Commer. Fish., Manag. Develop. Alaska, 40 p.
- Burke J., Grischowsky 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.
- Fish pathology section. Laboratory manual. 2000 (ed. T.R. Meyers). Special publication № 12, 2nd Edition. Alaska Department of Fish and Game. Alaska, 191 p.
- Rucker R.R., Whipple W.J., Parvin J.R., Evans C.A. 1953. A contagious disease of sockeye salmon possibly of virus organ // US Fish and Wildlife Serv. Fisher. Bull. № 54. P. 35–46.
- Rudakova S.L., Bochkova E.V. 2005. Isolation of infectious hematopoietic necrosis virus (IHNV) from adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Kamchatka // Health and Diseases of aquatic organisms: Bilateral perspectives. Proceed. Second bilateral confer. "Aquatic and marine animal health", Shepherdstown, West Virginia, 21–28 September 2003. Michigan State University. East Lansing. Michigan. P. 248–256.
- 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. Diseases. Aquatic Org. № 6. P. 221–226.
- Watson S.W., Guenther R.W., Rucker R.R. 1954. A virus diseases of sockeye salmon: interim report. U.S. Fish. Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish, 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 and wildlife service. Ithaca, London, 478 p.