



绳秀珍, 博士, 中国海洋大学教授, 博士生导师, 美国加州大学Davis分校兽医学院访问学者。主要从事水生动物病害与免疫学研究, 聚焦于水产动物病毒-宿主相互作用、鱼类黏膜免疫、免疫病理、鱼类疫苗研制及免疫应答机制、病原快速检测诊断技术研发等方面的研究。主持/参与完成国家自然科学基金和省部级课题等10余项, 发表SCI文章140余篇, 获授权国家发明专利14项, 出版专著2部, 获国家技术发明二等奖和省部级奖励等8项。担任*Animals*、《水产新世界》编委, *Aquaculture*、*Fish and Shellfish Immunology*及《水产学报》等审稿专家。

· 综述 ·

十足目虹彩病毒 1 的研究进展

绳秀珍^{1*}, 吴明顺^{1,2}, 叶海斌^{2,3,4*}, 王晓璐^{2,3}, 王友红^{2,3},
于晓清^{2,3}, 许拉^{2,3}, 刘洪军^{2,3,4}

(1. 中国海洋大学水产动物病害与免疫学实验室, 海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003;

2. 山东省海洋科学研究院, 山东 青岛 266104;

3. 山东省海水养殖病害防治重点实验室, 山东 青岛 266104;

4. 山东省海水健康养殖工程技术创新示范平台, 山东 青岛 266104)

摘要: 虾虹彩病毒病是一种感染甲壳类的急性、传染性疾病, 其病原为虹彩病毒科的一个新属即十足目虹彩病毒属的十足目虹彩病毒 1 (*Decapod iridescent virus 1*, DIV1)。DIV1 传播速率快、宿主范围广、致死率高, 近年来在对虾养殖过程中广泛流行, 给我国对虾养殖业造成巨大经济损失。目前, 对 DIV1 引发的虾虹彩病毒病的病原学、病理学、流行病学、检测诊断等方面已开展了部分研究, 但对病毒感染的分子机制、宿主的应答规律等还知之甚少。本文对 DIV1 的发现过程、分类地位、形态特征、感染特性、机体响应机制、基因组信息、宿主范围、传播途径及检测方法等方面的最新研究进展进行了综述, 阐述了疾病防控及未来展望, 以期对虾虹彩病毒病的深入研究及有效防控提供参考。

关键词: 对虾; 十足目虹彩病毒; 基因组; 感染特性; 检测方法; 疾病防控

中图分类号: S 941

文献标志码: A

我国的对虾养殖产量占世界首位, 但随着我国工厂化高密度养殖对虾规模的逐年扩大, 对虾病毒性疾病频繁暴发, 如白斑综合征病毒病、对虾急性肝胰腺坏死病、传染性皮下及造血组织坏死病、桃拉病毒病、黄头病毒病、偷死野田村病毒病等^[1-5], 已成为对虾病害中危害最大的疾病, 因缺乏有效的控制药物, 给虾类养殖者造成巨大经济损失。近年来, 一种新的虾虹彩病毒病在

我国对虾养殖中广泛发生, 其病原为虹彩病毒科 (*Iridoviridae*) 十足目虹彩病毒属 (*Decapodiridovirus*) 的十足目虹彩病毒 1 (*Decapod iridescent virus 1*, DIV1)。该病毒传播速率快、宿主范围广, 主要暴发于浙江、广东和江苏等沿海对虾养殖地区, 患病对虾的病毒检出率、死亡率较高^[6-8], 尤其是在对虾混养模式下, 如罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*) 与凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*)

收稿日期: 2021-10-08 修回日期: 2021-11-06

资助项目: 山东省现代农业产业技术虾蟹类创新团队 (SDAIT-13); 山东省农业良种工程专项 (2019LZGC014)

第一作者: 绳秀珍, 从事水产动物病害与免疫学研究, E-mail: xzsheng@ouc.edu.cn

通信作者: 叶海斌, 从事水产养殖及水产病害防治研究, E-mail: yehaibin@263.net

或斑节对虾 (*Penaeus monodon*) 混养, 易发生 DIV1 病, 给对虾养殖业带来新的威胁^[9]。目前, 已开展了 DIV1 病的病原、病理、流行病学、基因组、检测诊断技术等方面的研究。本文对 DIV1 的最新研究进展进行了综述, 阐述了防控措施及未来展望, 旨在为十足目虹彩病毒病的有效防控提供参考。

1 十足目虹彩病毒 1 的发现

有关对虾虹彩病毒的报道始于 20 世纪 90 年代, 1993 年, Lightner 等^[10] 通过电子显微镜首次在厄瓜多尔的一个对虾养殖场中发现虹彩状的病毒。2004 年, Tang 等^[11] 在马达加斯加的樱虾科 (*Sergestidae*) 红毛虾 (*Acetes erythraeus*) 中发现了虹彩病毒, 该病毒可致使樱虾科红毛虾具有较高的死亡率。2014 年, 浙江省养殖的凡纳滨对虾暴发了一种高致死率的病毒病, Qiu 等^[6] 证实其病原为一种新的虹彩病毒, 命名为对虾血细胞虹彩病毒 (*shrimp hemocyte iridovirus*, SHIV)。2016 年, Xu 等^[12] 在福建某养殖场发现了一种新的虹彩病毒, 通过透射电镜观察发现, 造血组织细胞的胞浆内有大量的二十面体颗粒, 可以从细胞膜上萌发出来, 初步将该病毒命名为红螯光壳螯虾虹彩病毒 (*Cherax quadricarinatus iridovirus*, CQIV)。2017 年, Qiu 等^[13] 公布了凡纳滨对虾 SHIV 的全基因组序列。2019 年 3 月, 国际病毒分类委员会 (ICTV) 将 SHIV 和 CQIV 归类为虹彩病毒科的一个新属即十足目虹彩病毒属 (*Decapodiridovirus*), 两种病毒被认为是同种不同株, 从而证明了两个毒株的同源性, 即为 DIV1^[14]。

2 十足目虹彩病毒 1 的形态特征和分类地位

虹彩病毒是一类大颗粒二十面体病毒, 具有线性双链 DNA 的结构^[15], 大小为 120~300 nm^[16-17], 病毒粒子的分子量为 5~250 ku^[15]。虹彩病毒的结构为二十面体对称, 在透射电镜下观察虹彩病毒时会呈现出六角形状, 当病毒的颗粒整齐排列时, 会出现规律性间隔空隙, 从而病毒颗粒之间互相重叠形成晶格状的平面, 而当有斜射光线照射在该病毒沉淀物时会出现虹彩现象, 因此被命名为虹彩病毒^[18]。根据虹彩病毒的颗粒大小、宿主范围、DNA 杂交、甲基转移酶的存在以及主要衣壳蛋白 (MCP) 的序列^[11, 19], 病毒分类国际委员会在 2021 年 3 月将虹彩病毒科划分为虹彩病毒属 (*Iridovirus*)、绿虹彩病毒属 (*Chloriridovirus*)、*Daphniairidovirus*、十足目虹彩病毒属、蛙病毒属 (*Ranavirus*)、淋巴囊肿病毒属 (*Lymphocystivirus*) 和肿大细胞病毒属 (*Megalocyctivirus*) 共 7 个属^[15, 20]。其中虹彩病毒属、绿虹彩病毒属和 *Daphniairidovirus* 属于 β 亚科, 主要侵染昆虫^[21]; 肿大细胞病毒属和淋巴囊肿病毒属与鱼类宿主有关^[22]; 蛙病毒属病毒可引起两栖动物、爬行动物和鱼类的疾病, 并且是从两栖动物向爬行动物传播^[21]。后三者属于 α 病毒亚科^[23-26]。而新发现的 DIV1 被划分为十足目虹彩病毒属, 隶属于 β 亚科 (表 1)。

虹彩病毒的核心是一个由电子排列的致密实体, 由核蛋白细丝组成, 核心之外包裹着脂膜, 并且由未知功能的跨膜蛋白构成^[15]。DIV1 的病毒核衣壳内有内界膜和一个核心, 衣壳与内核之间通过柱状体相连^[6]。虹彩病毒科不同属的病毒粒子大小不一。王甜甜^[27] 通过透射电镜在红螯光壳

表 1 十足目虹彩病毒 1 与其他虹彩病毒属典型种的对比^[15, 20, 28]

Tab. 1 Comparison of Decapoda iridescent virus 1 with other typical iridovirus species of different genera

病毒属 virus genus	典型种 typical species	基因组 大小/kb genome size	GC 含量/ % GC content	开放阅读 框数目 number of ORFs	主要侵染对象 host
虹彩病毒属 <i>Iridovirus</i>	<i>Invertebrate iridescent virus 6</i>	212 482	29.0	211	昆虫
绿虹彩病毒属 <i>Chloriridovirus</i>	<i>Invertebrate iridescent virus 3</i>	190 132	48.0	126	蚊子
蛙病毒属 <i>Ranaviruses</i>	<i>frog virus 3</i>	105 903	55.0	97	鱼类、两栖类及爬行类等 变温脊椎动物
	<i>Ambystoma tigrinum virus</i>	105 057	55.0	103	
淋巴囊肿病毒属 <i>Lymphocystivirus</i>	<i>Lymphocystis disease virus 1</i>	102 653	29.0	108	鱼类
肿大细胞病毒属 <i>Megalocyctivirus</i>	<i>infectious spleen and kidney necrosis virus</i>	111 362	55.0	117	鱼类
	<i>scale drop disease virus</i>	112 636	54.0	116	
<i>Daphniairidovirus</i>	<i>Daphniairidovirus tvaerminne</i>	288 000	39.0	367	水蚤
十足目虹彩病毒属 <i>Decapodiridovirus</i>	<i>Decapod iridescent virus 1</i>	165 695	34.6	170	部分品种虾、蟹等

螯虾 (*C. quadricarinatus*) 的造血组织细胞中观察到病毒, 直径约为 150 nm。Xu 等^[12]通过电子显微镜观察到病毒直径约为 155 nm。Qiu 等^[6]通过透射电镜观察到的病毒粒子的直径约 158.6 nm。因此, DIV1 的直径大小为 150~160 nm。

3 十足目虹彩病毒 1 的基因组研究

目前 DIV1 所包含的两种病毒株均已完成测序。Qiu 等^[13]对 SHIV 全基因组测序结果显示, 其基因组 DNA 全长为 165 809 bp, 其中 G+C 含量为 34.6%, 开放阅读框 (ORF) 为 170 个, 可以编码 21~1 167 个氨基酸的产物, 通过 Blast 分析可预测 63 个 ORF 与功能性蛋白的编辑有关, 可以编辑包括酶和结构蛋白, 如 ATP 酶、DNA 聚合酶及主要衣壳蛋白等。SHIV 基因组共有 11 对重叠的 ORF。此外, Li 等^[29]对 CQIV 进行了全基因组测序, 发现 CQIV 基因组 DNA 全长为 165 695 bp, 其中 G+C 含量为 34.6%, 共预测了 178 个 ORF, 可以编码 50~1 327 个氨基酸的产物, 其中有 47 个 ORF 的推测产物与功能特征蛋白具有显著的同源性, 可以编辑与 DNA 复制、修复和核苷酸代谢有关的蛋白质, 如 DNA 聚合酶、DNA 解旋酶、DNA 引物酶、DNA 拓扑异构酶等。CQIV 还可以自己编码 RNA 聚合酶亚基、转录因子等。还可能参加一些有关蛋白质修饰的调控, 包括参与蛋白质泛素化的环指蛋白和泛素、蛋白质磷酸化的丝氨酸/苏氨酸激酶/磷酸酶等。通过基因组对比可知 SHIV 和 CQIV 的基因组大小以及 GC 含量等数据均相似, 可知二者相似度较高, 因此被划分为同一病毒种的不同株^[30]。

4 十足目虹彩病毒 1 的感染特性及对虾的响应机制

DIV1 主要流行于 5—6 月, 可感染所有大小的虾, 体长 4~7 cm 虾体内病毒的检出率最高^[9, 31]。感染 DIV1 后, 对虾的行动缓慢并且活力急剧下降, 表现出明显的外部症状, 主要包括虾体虚弱、头胸甲下可见白色三角区 (常被称作“白头”或“白点”)、空胃空肠、虾壳变软、肠道发红甚至断裂、肝胰脏苍白萎缩^[32-33]; 体色明显偏红, 壳上色素沉着斑点增大加深^[30]。组织病理学检查显示, 感染对虾的淋巴器官、肝胰腺、造血组织、鳃、表皮等组织中均可见嗜酸性粒细胞和胞浆内的深色

嗜酸性包涵体, 部分包被或含有微小的嗜碱性染色, 血细胞固缩^[7, 33]。肝胰脏苍白萎缩及空肠空胃的症状也可见于其他病毒性疾病中, 如白斑综合征病毒病、桃拉病毒病、急性肝胰腺坏死病等, 但是, “白头”是现场诊断 DIV1 病的典型症状^[32]。

DIV1 在淡水、半咸水及海水中皆可存活, 感染的宿主较为广泛, 主要以甲壳类动物为主, 已知可以感染脊尾白虾 (*Exopalaemon carinicauda*)^[30]、红螯光壳螯虾^[13]、凡纳滨对虾^[6]、中国明对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*)^[6]、罗氏沼虾、克氏原螯虾 (*Procambarus clarkii*)、日本对虾 (*P. japonicus*)、日本沼虾 (*Macrobrachium nipponense*)^[9]、细螯沼虾 (*M. superbum*)、枝角类 (Cladocera)、中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*)、三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 和粗腿厚纹蟹 (*Pachygrapsus crassipes*)^[34-35] 等。不同虾种对该病毒的易感性也不相同, 人工攻毒实验结果显示, 经肌肉感染和口服感染 DIV1 引起的脊尾白虾平均累积死亡率分别为 70.8% 和 42.5%^[30]。经肌肉注射、口服和反向灌胃对凡纳滨对虾进行攻毒均显示出 100% 的累积死亡率^[6]。关于病毒的感染途径, 目前研究发现该病毒可通过投喂携带病毒的饵料及同类相食在对虾养殖过程中进行水平传播^[30, 34], 健康虾与患病虾混合养殖也会发生传播感染^[36]。养殖场如果缺乏生物安全管理措施, 对虾感染 DIV1 死亡后, 病毒可能会传播至周围的池塘。目前尚未证实 DIV1 可以从亲代到子代进行垂直传播, 但有研究发现来自孵化场的样品可检测到 DIV1 阳性^[9, 31]。在印度洋捕获的野生斑节对虾体内也检测到 DIV1 阳性, 作者认为病毒并非来源于中国, 但具体来源还有待于研究^[36]。对虾主要依赖先天免疫系统, 通过体液和细胞免疫应答来识别和抵抗病原的入侵, 当机体感染病原后, 首先会触发相关的免疫学途径进行反应^[37-38]。

目前, DIV1 感染后对虾的应答机制研究还处于起步阶段, 有学者探讨了不同品种的虾被 DIV1 感染后的机体变化, 发现对虾的血淋巴细胞是 DIV1 的主要靶细胞^[39], 因此目前很多研究主要围绕病毒感染后虾血淋巴细胞的转录组学进行分析。Liao 等^[37]通过对 DIV1 在墨吉明对虾 (*F. merguensis*) 血细胞的转录组学研究, 探究对虾机体对病毒感染的响应机制, 实验将 DIV1 粗提液注射到健康活虾中, 发现机体的多种免疫学相关信号通路响应强烈, 包括溶酶体、吞噬小体、

MAPK 信号通路、Wnt 信号通路和 Toll 样受体等,表明体内的溶酶体和吞噬体最先做出反应,促进相关调控基因的转录和表达;另外,对虾血细胞中的 *caspase* 基因,如 *caspase* 和 *caspase 4* 出现了上调,促进了部分细胞的凋亡;可知病毒感染机体后,机体通过调控多种机制来应对病毒入侵带来的影响。不同品种虾对 DIV1 侵染有着不同的响应效果,感染病毒后的斑节对虾血细胞转录组学研究结果表明, DIV1 通过调节血细胞的代谢来促进自身的复制和转录,而体内抗菌肽和甲壳素可以对病毒的复制产生抑制作用^[40]; DIV1 感染会导致斑节对虾代谢紊乱和 Warburg 效应,引起代谢变化,以抵消宿主细胞在应对病毒感染时产生的高水平活性氧, DIV1 从而可能会产生免疫逃避策略。DIV1 感染导致斑节对虾部分蛋白的表达显著上调,而甲壳素的表达水平显著降低,这意味着对虾通过调节甲壳素的代谢,在抗 DIV1 过程中可能发挥不同的作用。另外,对感染 DIV1 的红螯光壳螯虾肝胰腺转录组学的研究发现,虾体内的吞噬体和 MAPK 等免疫相关通路发生了正向修饰,并且调控了脂质和脂质代谢相关基因及途径,从而影响了脂质转运、脂质定位及脂质转运蛋白活性^[41]。

此外,病毒感染后导致对虾死亡的原因可能与某些基因的调节有关。对感染 DIV1 和健康凡纳滨对虾血细胞的转录组测序结果显示^[42],对虾的磷酸丙糖异构酶 (LvTPI) 基因是脂质合成的关键基因,可以影响包括果糖和甘露糖代谢、糖酵解/糖异生、氨基酸生物合成、肌醇磷酸代谢和碳代谢等信号通路; DIV1 在对虾体内可借助 LvTPI 基因在相关代谢通路中所合成的磷脂进行大量复制,对 TPI 基因进行 RNA 干扰后,发现 DIV1 在对虾体内的复制及对虾的存活率受到影响,说明 TPI 基因对 DIV1 在对虾体内复制起到重要的作用,并可能影响病毒的致病性。

根据上述 DIV1 感染后不同对虾品种的转录组学研究可知,对虾机体通过调节免疫通路、脂质代谢和控制细胞凋亡等做出反应。但是,对 DIV1 病毒感染的分子机制及宿主的应答规律还有待进一步研究。

5 十足目虹彩病毒 1 的检测方法

目前已经建立了多种关于 DIV1 的检测方法,为该病毒感染的快速准确诊断、流行病学调查以及疾病的防控奠定了基础。组织病理学方法较为

直观,可以通过观察对虾造血组织和淋巴器官中的包涵体病变来判断是否感染 DIV1^[43]。分子生物学技术是目前最为常用的检测方法,主要包括 PCR 技术^[44]、等温扩增技术 (LAMP)^[45-46]、等温重组酶聚合酶扩增 (RPA) 检测技术^[47] 及实时定量聚合酶链反应 (qPCR) 检测技术^[31,48] 等。PCR 技术在 DIV1 的检测中应用广、灵敏度高,迄今应用的引物绝大多数是根据病毒 MCP 基因的高度保守区所设计。有团队通过对 SHIV 的 MCP 和 ATP 酶基因序列设计引物,建立了套式 PCR 检测方法,检测具有较高的特异性和灵敏度^[32,44]。此外,该团队针对 SHIV 的 MCP 基因设计探针,建立了地高辛标记 SHIV 的原位杂交检测技术,可以从患病对虾组织中检出病毒,并可定位到病毒在虾体内的分布状况^[9,44]。

为了在对虾养殖过程中快速检测病毒,通过 LAMP 和 RPA 技术对 SHIV 进行实时检测是可行的方法。针对 DIV1 的衣壳蛋白基因序列,建立的 DIV1-LAMP 实时荧光定量和现场检测方法具有灵敏、特异和快速等特点,可以广泛应用于对病毒现场检测和疫病监控中^[45]。Chen 等^[47] 利用 TwistAmp exo 试剂盒建立了一种 SHIV 实时 RPA 检测方法,具有反应温度低、扩增速度快、特异性高、重现性好、操作简便、灵敏度高 (约为 11 拷贝) 等特点。此后,尹伟力等^[49-50] 利用十足目虹彩病毒 1 的 ATP 酶基因保守序列设计引物,通过优化反应温度和时间对 RPA 技术进行了优化,缩短了检测时间,在 30 °C 下 20 min 可完成检测,灵敏度更高,病毒含量大于 7 拷贝/ μL 即可被检出。

为了检测病毒在对虾体内的含量及分布情况, Qiu 等^[31,48] 根据不同引物来源,应用 TaqMan 探针建立了 qPCR 检测 SHIV 的方法。从 SHIV 基因组的 A-TPase 基因中筛选出 1 对扩增 188 bp DNA 片段的 qPCR 引物和 1 个 TaqMan 探针,检测限低至 4 拷贝/反应。通过对主要衣壳蛋白基因设计一对扩增 142 bp 片段的引物和 TaqMan 探针,使检测限低至 1.2 拷贝 DIV1 质粒 DNA 的水平。陈蒙蒙^[39] 也建立了 TaqMan qPCR 方法,灵敏度同样可达 4 拷贝/ μL 。另外,针对目前养殖过程中多种病毒的暴发,有学者建立了同步定量 PCR 检测技术和双重荧光定量 PCR 技术,可以将 DIV1 与其他常见病毒同时检测出来^[51-53]。因此,目前对 DIV1 的 qPCR 检测技术已较为成熟,且灵敏度较高。

根据病毒 ATPase 基因的特异性序列设计引物, Gong 等^[46] 比较了 qPCR 和定量实时环介导等

温扩增 (qLAMP) 技术对 DIV1 病毒检测的差异, 发现 qPCR 可以检测的最低病毒浓度为 1.9×10^1 拷贝/ μL , 而 qLAMP 可以检测的最低浓度为 1.9×10^2 拷贝/ μL , qPCR 检测法比 qLAMP 具有更高的灵敏度和稳定性, 但 qLAMP 相较于 qPCR 的速率更快, 可以在恒温下扩增靶标, 更适用于使用简单设备进行现场快速检测。因此, 可以根据不同的需求选择不同的检测方法。

此外, 张徐俞等^[54]将成簇的规律间隔短回文重复序列 (clustered regularly interspaced short palindromic repeats, CRISPR) 及其相关蛋白 12a (CRISPR associated protein 12a, Cas12a), 即 CRISPR-Cas12a 系统, 与 RPA 相结合, 建立了一种新的检测对虾 DIV1 的 RPA-Cas12a 检测技术。通过提取 DIV1 DNA, 设计其 RPA 引物、crRNA 以及报告探针, 优化并建立 CRISPR-Cas12a 结合重组酶介导的快速检测方法, 发现 RPA-Cas12a 技术在 30°C 下约 40 min 检测 DIV1 的效果最好, 检测灵敏度达 10 拷贝/ μL 。

6 防控措施与未来展望

目前尚无关于 DIV1 的防控防治措施的相关报道, 也缺乏该病有效治疗药物, 因此对虾养殖期间的疾病预防就显得格外重要。根据 DIV1 特性及相关研究结果, 建议首先做好养殖前对虾池的清洁消毒工作, 避免污染源的进入; 投放品种优良、抗病性好的健康优质虾苗; 对虾感染病毒后, “白头”症状较为明显, 做到早发现、早处理, 及时阻断病原的传播与扩散。此外, 计划合理的养殖密度, 及时更换养殖水, 做好养殖过程中的虾池增氧。虾虹彩病毒病暴发与水质和水温等有密切相关性, 养殖过程中平均水温为 $(24.6 \pm 3.3)^\circ\text{C}$ 时有利于减少疾病的发生^[55]。也有研究发现 $16 \sim 32^\circ\text{C}$ 条件下养殖的虾体内可检测到 DIV1, 但温度高于 32°C 则检测不到病毒^[9, 31], 因此温度调控可以作为预防措施之一。因 DIV1 可以通过投喂传播, 而活体饲料或冰冻饲料可能携带病毒, 应减少这类饲料的投喂^[34]。DIV1 病毒能够跨物种传播, 在养殖过程中应加强周边野生水生动物的监测, 以避免病毒在不同物种间传播^[33]; 减少不同虾种的混养, 避免 DIV1 病毒在不同种类虾之间传播; 做好生物安全管理, 避免病毒在虾池间传播^[9]。在野生斑节对虾中检测出 DIV1^[36], 提示我们使用野生虾作为亲虾会存在将自然环境的病毒引入对

虾育苗场或养殖场的潜在危险, 要提前做好监测工作。

作为新发病毒病的病原, 目前对 DIV1 病毒的生物物理学特性及宿主的应答规律了解的还不够透彻, 对 DIV1 感染宿主的分子机制尚未知, 因此, 针对 DIV1 病还有待深入研究。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 李小平, 万晓媛, 张庆利, 等. 2016—2017年中国沿海省市虾类偷死野田村病毒(CMNV)分子流行病学调查[J]. 渔业科学进展, 2019, 40(2): 65-73.
Li X P, Wan X Y, Zhang Q L, et al. Molecular epidemiological survey of *Covert mortality nodavirus* (CMNV) in cultured crustaceans in China in 2016-2017[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2019, 40(2): 65-73 (in Chinese).
- [2] 范东东, 魏永伟, 苗亮, 等. 罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)传染性皮下和造血器官坏死病毒(IHHNV)的流行病学调查[J]. 海洋与湖沼, 2015, 46(5): 1153-1159.
Fan D D, Wei Y W, Miao L, et al. Epidemiology of infectious hypodermal and hematopoietic necrosis virus in *Macrobrachium rosenbergii*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2015, 46(5): 1153-1159 (in Chinese).
- [3] 朱罗罗, 张庆利, 万晓媛, 等. 我国一株新型黄头病毒的分子流行病学[J]. 渔业科学进展, 2016, 37(3): 68-77.
Zhu L L, Zhang Q L, Wan X Y, et al. Molecular epidemiology of a new yellow head virus strain in China[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2016, 37(3): 68-77 (in Chinese).
- [4] 金立方, 余招锋. 桃拉病毒感染对南美白对虾血液学参数的影响[J]. 农业与技术, 2013, 33(10): 14-16, 69.
Jin L F, Yu Z F. Effect of Taura virus infection on hematological parameters of *Penaeus vannamei*[J]. *Agriculture and Technology*, 2013, 33(10): 14-16, 69 (in Chinese).
- [5] 何培民, 郭媛媛, 贾晓会, 等. 对虾白斑综合征病毒免疫防治研究进展[J]. 海洋渔业, 2016, 38(4): 437-448.
He P M, Guo Y Y, Jia X H, et al. Research advance of immunology prevention of shrimp *White spot syndrome virus*[J]. *Marine Fisheries*, 2016, 38(4): 437-448 (in Chinese).
- [6] Qiu L, Chen M M, Wan X Y, et al. Characterization of a

- new member of *Iridoviridae*, shrimp hemocyte iridescent virus (SHIV), found in white leg shrimp (*Litopenaeus vannamei*)[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 11834.
- [7] 孙卫芳, 黄小帅, 胡晓娟, 等. 广东沿海地区凡纳滨对虾EHP、VPAHPND和SHIV感染情况调查与分析[J]. *南方农业学报*, 2019, 50(10): 2343-2349.
- Sun W F, Huang X S, Hu X J, *et al.* Detection and analysis of *Enterocytozoon hepatopenaei* (EHP), *Vibrio parahaemolyticus* acute hepatopancreatic necrosis disease (VP_{AHPND}) and shrimp hemocyte iridescent virus (SHIV) from *Litopenaeus vannamei* in coastal areas of Guangdong Province[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2019, 50(10): 2343-2349 (in Chinese).
- [8] 郑晓叶, 许俊榆, 郑天伦, 等. 浙江省南美白对虾苗种五种流行病原检测与分析[J]. *中国动物检疫*, 2018, 35(8): 17-22.
- Zheng X Y, Xu J Y, Zheng T L, *et al.* Detection and analysis on five kinds of pathogens in white shrimp (*Penaeus vannamei*) in Zhejiang Province[J]. *China Animal Health Inspection*, 2018, 35(8): 17-22 (in Chinese).
- [9] Qiu L, Chen X, Zhao R H, *et al.* Description of a natural infection with *Decapod iridescent virus 1* in farmed giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*[J]. *Viruses*, 2019, 11(4): 354.
- [10] Lightner D V, Redman R M. A putative *Iridovirus* from the penaeid shrimp *Protrachypene precipua* Burkenroad (Crustacea: Decapoda)[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1993, 62(1): 107-109.
- [11] Tang K F J, Redman R M, Pantoja C R, *et al.* Identification of an iridovirus in *Acetes erythraeus* (Sergestidae) and the development of in situ hybridization and PCR method for its detection[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2007, 96(3): 255-260.
- [12] Xu L M, Wang T T, Li F, *et al.* Isolation and preliminary characterization of a new pathogenic *Iridovirus* from redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus*[J]. *Diseases of Aquatic Organisms*, 2016, 120(1): 17-26.
- [13] Qiu L, Chen M M, Wang R Y, *et al.* Complete genome sequence of shrimp hemocyte iridescent virus (SHIV) isolated from white leg shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. *Archives of Virology*, 2018, 163(3): 781-785.
- [14] Chinchar V G, Yang F, Huang J, *et al.* One new genus with one new species in the subfamily *Betairidovirinae*. ICTV taxonomic proposal to the *Iridoviridae* Study Group of International Committee for Taxonomy of Viruses, 2018.004D. ICTV 2018[EB/OL]. https://talk.ictvonline.org/files/ictv_official_taxonomy_updates_since_the_8th_report/m/animal-dna-viruses-and-retroviruses/8051.
- [15] King A M Q, Adams M J, Carstens E B. Virus taxonomy: ninth report of the international committee on taxonomy of viruses[M]. Elsevier, 2011.
- [16] Williams T, Barbosa-Solomieu V, Chinchar V G. A decade of advances in *Iridovirus* research[J]. *Advances in Virus Research*, 2005, 65: 173-248.
- [17] Chinchar V G, Hyatt A, Miyazaki T, *et al.* Family *Iridoviridae*: poor viral relations no longer[J]. *Current Topics in Microbiology and Immunology*, 2009, 328: 123-170.
- [18] 黄友华. 虹彩病毒三个免疫逃避基因的克隆与特征分析[D]. 武汉: 中国科学院研究生院, 2007.
- Huang Y H. Cloning and characterization of three immune evasion genes from *Iridovirus*[D]. Wuhan: Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, 2007 (in Chinese).
- [19] Mao J H, Hedrick R P, Chinchar V G. Molecular characterization, sequence analysis, and taxonomic position of newly isolated fish iridoviruses[J]. *Virology*, 1997, 229(1): 212-220.
- [20] 郑秦, 姚兆山, 吴小锋, 等. 甲壳动物虹彩病毒的研究进展[J]. *病毒学报*, 2020, 36(5): 962-968.
- Zheng Q, Yao Z S, Wu X F. Research progress in the crustaceoiridovirus[J]. *Chinese Journal of Virology*, 2020, 36(5): 962-968 (in Chinese).
- [21] Marschang R E. Viruses infecting reptiles[J]. *Viruses*, 2011, 3(11): 2087-2126.
- [22] Langdon J S, Humphrey J D, Williams L M, *et al.* First virus isolation from Australian fish: an iridovirus-like pathogen from redfin perch, *Perca fluviatilis* L.[J]. *Journal of Fish Diseases*, 1986, 9(3): 263-268.
- [23] Weissenberg R. Fifty years of research on the lymphocystis virus disease of fishes (1914-1964)[J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1965, 126(1): 362-374.
- [24] Anderson J F. An iridescent virus infecting the mosquito *Aedes stimulans*[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1970, 15(2): 219-224.
- [25] He J G, Wang S P, Zeng K, *et al.* Systemic disease caused by an iridovirus-like agent in cultured mandarin-

- fish, *Siniperca chuatsi* (Basilewsky), in China[J]. *Journal of Fish Diseases*, 2000, 23(3): 219-222.
- [26] Qin Q W, Chang S F, Ngoh-Lim G H, *et al.* Characterization of a novel ranavirus isolated from grouper *Epinephelus tauvina*[J]. *Diseases of aquatic organisms*, 2003, 53(1): 1-9.
- [27] 王甜甜. 红螯螯虾虹彩病毒 (CQIV) 与白斑综合症病毒 (WSSV) 感染的组织细胞特异性以及感染途径的研究 [D]. 厦门: 国家海洋局第三海洋研究所, 2016.
- Wang T T. Research on the tissues/cell tropism and transmission of *Cherax quadricarinatus iridovirus* (CQIV) and *White spot syndrome virus* (WSSV)[D]. Xiamen: Third Institute of Oceanography, MNR, 2016 (in Chinese).
- [28] 孙伟. 蛙虹彩病毒两个新基因 3β -HSD 和 PCNA 的克隆及特征分析 [D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2007.
- Sun W. Molecular cloning and characterization of two novel viral genes, 3β -HSD and PCNA, from *Rana grylio* virus[D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2007.
- [29] Li F, Xu L M, Yang F. Genomic characterization of a novel *Iridovirus* from redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus*: evidence for a new genus within the family *Iridoviridae*[J]. *Journal of General Virology*, 2017, 98(10): 2589-2595.
- [30] Chen X, Qiu L, Wang H L, *et al.* Susceptibility of *Exopalaemon carinicauda* to the infection with shrimp hemocyte iridescent virus (SHIV 20141215), a strain of Decapod iridescent virus 1 (DIV1)[J]. *Viruses*, 2019, 11(4): 387.
- [31] Qiu L, Chen X, Guo X M, *et al.* A TaqMan probe based real-time PCR for the detection of *Decapod iridescent virus*[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2020, 173: 107367.
- [32] Qiu L, Chen X, Gao W, *et al.* Molecular epidemiology and histopathological study of a natural infection with *Decapod iridescent virus 1* in farmed white leg shrimp, *Penaeus vannamei*[J]. *Aquaculture*, 2021, 533: 736105.
- [33] 许昊川, 徐胜威, 王雯琼, 等. 2020年浙江省宁波市南美白对虾疫苗主要病原携带情况调查[J]. *中国动物检疫*, 2021, 38(9): 29-32.
- Xu H C, Xu S W, Wang W Q, *et al.* Investigation on major pathogens carried by shrimp seeds of *Penaeus vannamei* in Ningbo city of Zhejiang Province in 2020[J]. *China Animal Health Inspection*, 2021, 38(9): 29-32 (in Chinese).
- [34] 陈彤. 十足目虹彩病毒 1(DIV1) 的易感宿主调查 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2019.
- Chen X. Susceptible host survey of *Decapod iridescent virus 1*(DIV1)[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2019 (in Chinese).
- [35] 潘长坤, 袁会芳, 王甜甜, 等. 红螯螯虾虹彩病毒在两种螃蟹内的研究[J]. *应用海洋学学报*, 2017, 36(1): 82-86.
- Pan C K, Yuan H F, Wang T T, *et al.* Study of *Cherax quadricarinatus* iridescent virus in two crabs[J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2017, 36(1): 82-86 (in Chinese).
- [36] Srisala J, Sanguanrut P, Thaiue D, *et al.* Infectious myonecrosis virus (IMNV) and *Decapod iridescent virus 1* (DIV1) detected in captured, wild *Penaeus monodon*[J]. *Aquaculture*, 2021, 545: 737262.
- [37] Liao X Z, Wang C G, Wang B, *et al.* Research into the hemocyte immune response of *Fenneropenaeus merguensis* under *Decapod iridescent virus 1* (DIV1) challenge using transcriptome analysis[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2020, 104: 8-17.
- [38] Wang X W, Wang J X. Diversity and multiple functions of lectins in shrimp immunity[J]. *Developmental & Comparative Immunology*, 2013, 39(1-2): 27-38.
- [39] 陈蒙蒙. 实时荧光定量 PCR 在凡纳滨对虾病原 VPAHPND 及 SHIV 检测中的应用 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.
- Chen M M. Application of real-time PCR in detection of pathogens VP_{AHPND} and SHIV of *Litopenaeus vannamei*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017 (in Chinese).
- [40] He Z H, Chen X Y, Zhao J C, *et al.* Establishment of infection mode and *Penaeus monodon* hemocytes transcriptomics analysis under *Decapod iridescent virus 1* (DIV1) challenge[J]. *Aquaculture*, 2021, 542: 736816.
- [41] Yang H Z, Wei X X, Wang R, *et al.* Transcriptomics of *Cherax quadricarinatus* hepatopancreas during infection with *Decapod iridescent virus 1* (DIV1)[J]. *Fish & Shellfish Immunology*, 2020, 98: 832-842.
- [42] 廖栩峥. 凡纳滨对虾对十足目虹彩病毒 1 感染的应答机制研究 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2020.
- Liao X Z. Study on response mechanism to the infection *Decapod iridescent virus 1* in *Litopenaeus vannamei*[D].

- Zhanjiang: Guangdong Ocean University, 2020 (in Chinese).
- [43] Sanguanrut P, Thaiue D, Thawonsuwan J, *et al.* Urgent announcement on usefulness of the lymphoid organ (LO) as an additional prime target for diagnosis of *Decapod iridescent virus 1* (DIV1) in diseased *P. vannamei*[J]. NACA Newsletter, 2020, 35: 2.
- [44] 邱亮. 养殖对虾的病毒宏基因组分析及虾血细胞虹彩病毒 (shrimp hemocyte iridescent virus, SHIV) 的分子流行病学研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.
- Qiu L. Viral metagenomics analysis of farmed shrimp and molecular epidemiological study of shrimp hemocyte iridescent virus (SHIV)[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018 (in Chinese).
- [45] 邹莹, 郭晓萌, 万晓媛, 等. 十足目虹彩病毒(DIV1)环介导等温扩增(LAMP)检测方法的建立及应用[J]. 渔业科学进展, 2020, 41(6): 156-164.
- Zou Y, Guo X M, Wan X Y, *et al.* Establishment and application of the LAMP detection method for *Decapod iridescent virus 1* (DIV1)[J]. Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(6): 156-164 (in Chinese).
- [46] Gong H Y, Li Q Y, Zhang H, *et al.* Development and comparison of qPCR and qLAMP for rapid detection of the *Decapod iridescent virus 1* (DIV1)[J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2021, 182: 107567.
- [47] Chen Z W, Huang J, Zhang F, *et al.* Detection of shrimp hemocyte iridescent virus by recombinase polymerase amplification assay[J]. Molecular and Cellular Probes, 2019, 49: 101475.
- [48] Qiu L, Chen M M, Wan X Y, *et al.* Detection and quantification of shrimp hemocyte iridescent virus by *Taq*-Man probe based real-time PCR[J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2018, 154: 95-101.
- [49] 尹伟力, 吴葳, 张四化, 等. 重组酶快速检测虾血细胞虹彩病毒方法的建立[J]. 水产科学, 2021, 40(2): 272.
- Yin W L, Wu W, Zhang S H, *et al.* Rapid detection of shrimp hemocyte iridescent virus (SHIV) by recombinase polymerase amplification[J]. Fisheries Science, 2021, 40(2): 272 (in Chinese).
- [50] 尹伟力, 吴葳, 刘晓静, 等. 重组酶快速检测十足目虹彩病毒1方法的建立[J]. 水产科学, 2021, 40(2): 267-272.
- Yin W L, Wu W, Liu X J, *et al.* Rapid detection of *Decapod iridescent virus 1* (DIV1) by recombinase polymerase amplification[J]. Fisheries Science, 2021, 40(2): 267-272 (in Chinese).
- [51] 李楠英, 房文红, 王元, 等. 虾苗场3种重要病原同步定量PCR检测技术的建立[J]. 海洋渔业, 2020, 42(3): 375-384.
- Li N Y, Fang W H, Wang Y, *et al.* A synchronous quantitative PCR assay for simultaneous detection of three significant pathogens in shrimp hatcheries[J]. Marine Fisheries, 2020, 42(3): 375-384 (in Chinese).
- [52] 侯月娥, 曾俊霞, 蓝间媛, 等. EHP、SHIV 双重 *Taq*-Man 实时荧光定量 PCR 检测方法的构建及应用 [J]. 中国动物传染病学报, 2022, 30(1): 112-119.
- Hou Y E, Zeng J X, Lan J Y, *et al.* Establishment of a duplex *Taq*Man real-time PCR assay for detection of enterocy tozoon hepatopenaei and shrimp hemocyte iridovirus[J]. Chinese Journal of Animal Infectious Diseases, 2022, 30(1): 112-119 (in Chinese).
- [53] 孙卫芳. 养殖对虾五种常见病原的 MNPCR 检测法的构建优化 [D]. 杭州: 浙江海洋大学, 2019.
- Sun W F. Optimization of multiple nested PCR (MNPCR) detection method for five shrimp pathogens[D]. Hangzhou: Zhejiang Ocean University, 2019 (in Chinese).
- [54] 张徐俞, 黄俊, 杨稳, 等. 重组酶聚合酶扩增结合 CRISPR-Cas12a快速检测十足目虹彩病毒方法的建立[J]. 微生物学通报, 2021, 48(12): 4980-4988.
- Zhang X Y, Huang J, Yang W, *et al.* Rapid detection of *Decapod iridescent virus 1* by recombinase polymerase amplification combined with CRISPR-CAS1 2a[J]. Microbiology China, 2021, 48(12): 4980-4988 (in Chinese).
- [55] 孙世玉, 江敏, 金若晨, 等. 凡纳滨对虾池塘养殖过程中水质与虾虹彩病毒病发生的相关性[J]. 上海海洋大学学报, 2020, 29(5): 641-649.
- Sun S Y, Jiang M, Jin R C, *et al.* Correlation between water quality and shrimp hemocyte iridescent virus disease occurrence of *Litopenaeus vannamei* in ponds[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2020, 29(5): 641-649 (in Chinese).

Research progresses on *Decapoda iridescent virus 1*

SHENG Xiuzhen^{1*}, WU Mingshun^{1,2}, YE Haibin^{2,3,4*}, WANG Xiaolu^{2,3}, WANG Youhong^{2,3},
YU Xiaoqing^{2,3}, XU La^{2,3}, LIU Hongjun^{2,3,4}

(1. *Laboratory of Pathology and Immunology of Aquatic Animals, Key Laboratory of Mariculture of Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;*

2. Marine Science Institute of Shandong Province, Qingdao 266104, China;

3. Shandong Key Laboratory of Disease Control in Mariculture, Qingdao 266104, China;

4. Shandong Provincial Healthy Mariculture Engineering Innovation Demonstration Platform, Qingdao 266104, China)

Abstract: Shrimp iridescent virus disease is an acute and infectious disease that has widely broken out in crustaceans in China in recent years. Its pathogen is *Decapoda iridescent virus 1* (DIV1) that belongs to a new genus *Decapodiridovirus* of family *Iridoviridae*. The DIV1 has a high transmission risk, wide host range, and extensive mortality, leading to serious economic losses in cultured shrimp in China. Some research has been reported on the etiology, pathology, epidemiology, detection and diagnosis of shrimp iridescent disease, but little is known about the molecular mechanism of viral infection and the host responses to DIV1. Here, we provided an overview of the latest research progresses on the discovery, classification status, morphological characteristics and chemical composition and physicochemical properties of DIV1, and introduced the genomic information, pathogenicity, host ranges, route of transmission, detection and diagnostic technology, as well as the shrimp's responses. The disease prevention and control strategies and future studies on *Decapoda iridescent virus 1* were also suggested. This information will promote understanding of the pathogenic mechanism of DIV1, which will benefit virological research and the effective control of shrimp iridescent virus disease.

Key words: shrimp; *Decapoda iridescent virus*; genome; infection characteristics; detection method; prevention and control

Corresponding author: SHENG Xiuzhen. E-mail: xzsheng@ouc.edu.cn

YE Haibin. E-mail: yehaibin@263.net

Funding projects: Shandong Province Modern Agricultural Technology Research, Innovation Team of Shrimps and Crabs (SDAIT-13); Project of Agricultural Improved Variety Project in Shandong Province (2019LZGC014)