

УДК 578.8

ВИРУСЫ ОКЕАНА: НА БЕРЕГАХ *AQUA INCOGNITA*. ГОРИЗОНТЫ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

© 2024 г. Ю. С. Хотимченко^{1, 2}, * (ORCID: 0000-0002-6979-1934),
М. Ю. Щелканов^{1, 2, 3} (ORCID: 0000-0001-8610-7623)

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского
(ННЦМБ) ДВО РАН, Владивосток, 690041 Россия

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, 690922 Россия

³Научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова
Роспотребнадзора, Владивосток, 690087 Россия

*e-mail: yukhotimchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 31.08.2023 г.

После доработки 12.10.2023 г.

Принята к публикации 13.10.2023 г.

Морские вирусы на сегодняшний день, с одной стороны, уже превратились в самостоятельное направление вирусологии, а с другой стороны, продолжают оставаться своеобразной “темной материей”, роль и значение которой в эволюции и функционировании биосферы Земли остаются непонятыми. Благодаря широкому внедрению беспраймерных методов секвенирования в повседневную лабораторную практику морская вирусология сравнительно быстро проделала путь от первых находок вирусоподобных частиц в морской воде (которые сначала рассматривались как экзотические факты) до масштабных обобщений, меняющих наши представления о решении глобальных проблем Мирового океана: истощение биоресурсов и биологического разнообразия, загрязнение морской среды и изменение климата на планете. Вместе с тем, Мировой океан в вирусологическом отношении продолжает оставаться настоящей *aqua incognita*, а морская вирусология как раздел общей вирусологии и морской биологии находится в самом начале развития, на пороге новых открытий, которые смогут оказать влияние на раскрытие фундаментальных процессов происхождения и эволюции жизни на Земле, развитие новых технологий и даже разработку перспективных подходов к реформированию ноосферы. Цель настоящего обзора состоит в привлечении внимания исследователей к различным аспектам проблемы вирусов Мирового океана. В данной работе рассматриваются такие разделы как текущая таксономия морских вирусов, роль вирусов в морских экосистемах, вирусы и болезни морских организмов, морские вирусы в условиях глобального изменения климата, обращая внимание на неизученные области и подчеркивая направления будущих исследований.

Ключевые слова: вирусология, морская вирусология, таксономия вирусов

DOI: 10.31857/S0134347524010018

Масштабы морской вирусологии стали понятны лишь в последнее десятилетие в связи со значительными успехами в области молекулярно-генетических технологий.

“Первыми ласточками” в области изучения вирусов Мирового океана можно считать малоизвестную статью Гулина “Бактериофаги и кишечные бактерии морских рыб в контексте проблемы загрязнения вод” на французском

языке (Guelin, 1952) и пионерскую работу Спенсера “Морской бактериофаг” в журнале *Nature*, в которой был описан вирус, выделенный из морской воды и вызывающий лизис светящихся бактерий *Bacterium phosphoreum* (Spencer, 1955). Однако в 1950–1960 гг. морская вода, содержащая значительное количество ионов, рассматривалась скорее как естественный дезинфектант (Plissier, 1963; Lycke et al.,

1965; Magnusson et al., 1966), нежели как естественная среда для вирусов.

В середине прошлого века считалось, что вирусы содержатся в водах морей и океанов в весьма ограниченных количествах. Это представление сформировалось в результате отсутствия в то время эффективных молекулярно-генетических методов идентификации микроорганизмов и адекватных биологических моделей для изоляции вирусов (необходимо отметить, что и в наши дни таких моделей известно недостаточно). Однако уже в конце XX века постепенно пришло осознание того, что концентрация вирусов в морской воде в миллионы раз выше, чем считалось ранее (Børshiem et al., 1990). Количественные оценки, проведенные в начале 1990-х гг. и основанные на окрашивании ДНК вирусоподобных частиц в природных образцах, показали концентрацию вирусов в среднем 10^6 – 10^7 /мл (Suttle et al., 1990; Hara et al., 1991). Последние оценки показали, что общая биомасса вирусов в океане достигает 0.03 Гт углерода, что составляет порядка 0.5% от общей биомассы океанов (Bar-On, Milo, 2019). В Мировом океане вирусы встречаются в различных типах биотопов, включая выходы геотермальных вод, “черные курильщики” срединных океанических хребтов, холодные источники и “гипоксические солевые острова”. Морские вирусы содержатся в приповерхностном планктоне, составляя ту его часть, которая получила название “виروпланктон” (Wommack et al., 1999), в толще воды (Danovaro et al., 2008) и в донных отложениях (Hurwitz et al., 2015). Общее количество вирусных частиц Мирового океана оценивается приблизительно в 10^{30} единиц (Breitbart, 2012), и если все морские вирусы соединить в цепочку, ее длина превысит диаметр нашей Галактики – Млечного Пути (Suttle, 2007).

Предполагается, что в Мировом океане количество вирусных частиц в десятки раз превышает количество прокариотических и эукариотических организмов (Suttle, 2007; Gregory et al., 2019), однако их концентрация имеет неравномерное распределение. Обилие вирусов, как правило, возрастает с увеличением продуктивности экосистем и интенсификации популяционных взаимодействий. Поэтому их плотность в высокопродуктивных прибрежных водах выше, чем в открытом море. Концентрация

вирусов достигает максимальных значений в эпипелагической зоне (до 10^8 /мл), затем она экспоненциально снижается на глубинах от 200 до 400 м до относительно постоянного значения (порядка 10^6 – 10^7 /мл) (Hara et al., 1991; Marie et al., 1999). Около 10^5 /мл вирусных частиц обнаруживается в абиссопелагической зоне глубоководной среды, но эта величина заметно повышается в гидротермальных жерлах и холодных источниках (до 10^8 /мл) (Danovaro et al., 2008; Dell’Anno et al., 2015). Концентрация вирусов в поверхностных слоях Мирового океана подвержена сезонным колебаниям (Hervoni et al., 2020; Dart et al., 2023). При столь высоких концентрациях вирусных частиц в соответствии с формулой Эйнштейна (1906 г.) (Ландау, Лифшиц, 1988) они должны оказывать влияние на динамическую вязкость морской воды и даже модулировать характеристики океанических течений.

Морские вирусы представляют собой обширную экологическую группу домена Virae и являются облигатными внутриклеточными паразитами морских организмов, включая тех из них, что ведут полуводный образ жизни (например, ластоногие млекопитающие или морские птицы). В смысле данного определения, эти вирусы следует четко отделять от той части Virae, которая оказалась в морской среде в результате механических заносов, например, в результате действия ветровых потоков, гидрологических процессов суши, наземными животными или техническими средствами. Вирусы океана – это самые микроскопические и наиболее многочисленные составляющие морских экосистем. Они способны не только заражать представителей иных доменов Мирового океана – архей (Archaea), бактерий (Bacteria) и эукариот (Eukaryota) (He et al., 2019), но и паразитировать на других вирусах (так называемые вирусы-сателлиты способны к продуктивной инфекции лишь в той клетке, которая инфицирована хозяйским вирусом (Руководство ..., 2013)). Большинство морских вирусов поражают бактерии (бактериофаги), археи (археофаги) или водоросли (альговиролы). Альговиролы составляют единую экологическую макрогруппу с фитовирусами наземных растений (Щелканов и др., 2022).

Размеры вирусов меньше клеток хозяев, однако их размеры варьируют значительно (от 18 нм у представителей семейства *Parvoviridae* до 1500 нм и более у представителей *Mimiviridae* и других гигантских ДНК-содержащих вирусов) (Campillo-Balderas et al., 2015), а размер генома — от менее двух тысяч пар нуклеотидов (kbp), содержащих всего два гена, до 2500 kbp с более чем 2000 генов (Simmonds, Aiewsakun, 2018). У морских вирусов встречаются те же морфологические формы вирионов, что и у остальных представителей *Virae*: оболочечные и безоболочечные, икосаэдрические, прямоугольные, нитевидные, пулевидные или бутылкообразные нуклеокапсиды, имеющие хвосты, булавы или другие типы пепломеров.

Гигантские вирусы поражают протозоев, поскольку, во-первых, те не имеют развитых механизмов иммунной защиты, требующих от паразита уменьшения поверхностных эпитопов; а, во-вторых, размер для гигантских вирусов имеет принципиальное значение, поскольку протозои не могут захватывать частички пищи размером менее 400–600 нм, под которые маскируются эти вирусы.

Размер вирусного генома, как правило, отражает его макроэволюционный процесс: например, крупные ДНК-содержащие вирусы, реплицирующиеся в цитоплазме, по-видимому, являются потерявшими самостоятельность бывшими внутриклеточными паразитами бактериальной природы (быть может даже из докембрийского периода). Вирусы с укороченным геномом больше напоминают получившие способность распространяться от клетки к клетке внутриклеточные элементы. Теоретические расчеты на основе анализа генетических сетей демонстрируют слабую тенденцию к снижению репродукции вирусов с увеличением размера их генома. В то же время скорость продуцирования нуклеотидов во время заражения сильно возрастает с увеличением размера вируса, причем самые крупные вирусы в среднем продуцируют вирусные нуклеотиды примерно в 100 раз быстрее, чем самые маленькие вирусы, а самые крупные вирионы собираются примерно в 700 раз быстрее, чем самые мелкие (Edwards et al., 2021). Остаются открытыми вопросы о наличии связи между размерами вирусов (или размерами геномов) и диапазоном их хозяев; являются ли

более крупные вирусы более стойкими во внешней среде; действительно ли, что олиготрофная среда обогащена более крупными вирусами. Исследования вирусных РНК- и ДНК-метагеномов в прибрежной зоне Гавайских островов (Steward et al., 2013) и Антарктиды (Miranda et al., 2016) показали, что РНК-содержащие вирусы поражали исключительно эукариот, в то время как большинство ДНК-содержащих вирусов относились к группе бактериофагов. Означает ли это, что РНК-содержащие вирусы, которые, как правило, меньше по размеру, более распространены среди эукариотических вирусов в прибрежной среде, чем более крупные ДНК-содержащие вирусы? Сопоставимых исследований не проводилось, но предполагается, что в более олиготрофных условиях открытого океана более распространены гигантские ДНК-содержащие вирусы (Edwards et al., 2021). Вирусология знает много примеров, когда крупные ДНК-содержащие вирусы (например, из семейств *Asfarviridae* и *Poxviridae*) обладают выраженной специфичностью по отношению к хозяевам (Lvov et al., 2015). Вместе с тем, представители *Coronaviridae*, имеющие самые протяженные РНК-содержащие геномы (порядка 30 kbp), демонстрируют чрезвычайно высокий уровень экологической пластичности, часто преодолевая межвидовой барьер (Щелканов и др., 2020в) и становясь возбудителями опасных эпидемий или даже пандемий, таких как тяжелый острый респираторный синдром (SARS — Severe acute respiratory syndrome) и коронавирусное инфекционное заболевание 2019 года (COVID-19 — Coronavirus disease 2019) (Masood et al., 2020; Щелканов, 2023).

В научной литературе активно обсуждаются взаимосвязи между размерами и экологической ролью вирусов (Steward et al., 2013; Miranda et al., 2016; Record et al., 2016; Edwards et al., 2021). Однако не эти параметры должны находиться в центре обсуждения вирусов. Необходимо помнить о том, что эволюция есть история экологии вида, и этот тезис в полной мере относится к домену *Virae*. В среднесрочной перспективе необходимо сконцентрировать усилия на изучении механизмов, при помощи которых вирусы, участвуя в популяционных взаимодействиях, модулируют функционирование морских экосистем и даже биосферных процессов. Морские вирусы должны рассматриваться

как составляющие природно-очаговых систем с учетом особенностей Мирового океана в соответствии с существующими теоретическими представлениями (Щелканов и др., 2021a). В этой связи, наиболее продвинутые теоретические представления имеются в отношении архео- и бактериофагов. Так, вирулентные фаги, проникнув в клетку-хозяина, не интегрируют свои геномы в геном хозяина, а автономно реплицируются в ней и затем лизируют клетку-хозяина, завершая тем самым цикл репродукции на этапе высвобождения вирусного потомства (Hobbs, Abedon, 2016; Zhu et al., 2022). Умеренные фаги инфицируют клетку-хозяина и встраиваются в ее геном в качестве профага, не вызывая ее лизис (подобно провирусу у *Retroviridae* (Shchelkanov et al., 1997)). Это состояние сосуществования геномов бактерий и умеренного вируса в виде единой хромосомы, способной к удвоению при каждом делении клетки, носит название лизогении (впоследствии возможен переход из лизогенного состояния в литическое — спонтанно или в результате изменения условий окружающей среды) (Howard-Varona et al., 2017; Mäntynen et al., 2021). В результате накопленных мутаций профаг может стать неспособным переходить в литическое состояние, превращаясь в криптический (латентный) профаг (Howard-Varona et al., 2017). Появляется все больше свидетельств существования и значимости других стратегий заражения вирусами, отличающихся от классической литическо-лизогенной схемы: хроническая инфекция (продуктивная и непродуктивная), псевдолизогения и состояние носительства рассматриваются в качестве альтернативных видов инфекций, которые отмечены среди различных бактериофагов (Mäntynen et al., 2021) и требуют установления их экологического значения.

В ряде работ было показано, что литическая репликация доминирует при высокой бактериальной продукции и численности, тогда как при низкой преобладает лизогения (Paul, 2008). Эта гипотеза остается спорной из-за противоречивых экспериментальных данных: в одних случаях были показаны сильные отрицательные взаимосвязи между лизогенией и бактериальной продукцией (Payet, Suttle, 2013), в других — слабые отрицательные взаимосвязи (Williamson et al., 2002), в третьих — отсутствие

таких взаимосвязей (Boras et al., 2009). Более убедительными были результаты, подтверждающие отрицательную взаимосвязь между лизогенией и бактериальной продукцией, полученные в полярных регионах, включая Северный Ледовитый океан (Payet, Suttle, 2013) и Южный океан (Evans, Brussaard, 2012). Возможно, умеренные бактериофаги более распространены в полярных регионах, как это было показано для Южного океана, где преобладают лизогенные вирусы, которых даже называют “сезонными бомбами замедленного действия” (Brum et al., 2016), поскольку они могут переходить к литическому циклу по мере увеличения продукции их бактериальных хозяев (Ambalavanan et al., 2021). Кроме того, было установлено, что в олиготрофных водах относительное количество лизогенных бактериофагов увеличено по сравнению с эвтрофными водами (Weinbauer et al., 2003). Исследования также показали, что бактериальные клетки, содержащие профаги, составляют значительную часть гетеротрофной микробной популяции, и лизогенная инфекция может быть распространена в средах, которые неблагоприятны для выживания вируса, например, в глубоководных донных отложениях (Cai et al., 2019).

Метагеномные исследования морских вирусов

Метагеномные исследования морских вирусов существенно изменили наши представления об этом разделе вирусологии за последнюю четверть века. Классические методы секвенирования нуклеиновых кислот, основанные на использовании специфических праймеров, малопригодны для изучения вирусов с неизвестным геномом, поскольку в домене *Virae* отсутствует общий для всех представителей консервативный ген, подобный, например, гену рибосомальной РНК у *Archaea*, *Bacteria* и *Eukaryota*. Метагеномные исследования позволили преодолеть это препятствие и создать технологический базис для широкомасштабного изучения вирусных геномов. Предварительным этапом метагеномного секвенирования является концентрирование и очистка вирусоподобных частиц из морской воды и морских отложений (Edwards, Rohwer, 2005).

Исследования показали, что вирусы океана исключительно разнообразны. Было установлено,

что в 100 л морской воды содержится более 5000 различных вирусных вариантов, а в 1 кг морских отложений — до 1 млн (Breitbart et al., 2004). Первый надежно установленный вирусный метагеном из некультивируемых морских вирусных сообществ был описан в 2002 г. (Breitbart et al., 2002). Метагеномы морских вирусов (и даже целые виромы конкретных биотопов), собранные со всего мира, показали, что многие вирусы океана имеют глобальное распространение, но относительная численность каждого вида ограничена конкретными селективными условиями местоположения.

Комплексные метагеномные исследования, включающие геномы как вирусов, так и их потенциальных хозяев, позволили установить, что архео- и бактериофаги играют важную роль в регуляции структуры морских микробиомов, осуществляя перенос генетического материала между микроорганизмами. Этот процесс, известный как горизонтальный перенос генов (Rohwer, Thurber, 2009), осуществляющийся не только между прокариотами, но и между прокариотами и одноклеточными эукариотами и даже между многоклеточными эукариотами (Cram et al., 2016), может рассматриваться как важный фактор экологии и эволюции бактерий (Arnold et al., 2022). Обладая огромным генетическим разнообразием, морские вирусные сообщества стимулируют эволюцию и диверсификацию микроорганизмов, выступая в качестве селективного фактора и ключевых посредников в горизонтальном переносе генов (Roux et al., 2016). За последние десятилетия большое количество данных по секвенированию вирусов позволило получить представление о беспрецедентном генетическом разнообразии и потенциальных метаболических функциях морских вирусов (Zhang et al., 2023). Отсутствие моделей для культивирования подавляющего числа этих вирусов существенно ограничивает наши знания об их биологических свойствах и существенно снижает эффективность валидации метагеномных результатов (Brum et al., 2015; Roux et al., 2016).

Вирусы также регулируют микробное разнообразие посредством специфического инфицирования и лизиса наиболее распространенных и доминантных микроорганизмов. Это явление в свое время рассматривалось как гипотеза

“убей победителя”, которая предполагает, что высокие темпы роста микробов сопровождаются высокими показателями их смертности. Роль вирусов в этом явлении состоит в регуляции разнообразия бактерий, подавляя превосходящих бактериальных конкурентов и тем самым освобождая низших бактериальных конкурентов от вытеснения (Thingstad, 2000; Coutinho et al., 2017).

Трофика мирового океана и морские вирусы

До недавнего времени трофические процессы и морские вирусы не рассматривались как взаимосвязанные понятия в моделях круговорота питательных веществ в океане, но в последние 10–15 лет ситуация постепенно стала меняться (Weitz et al., 2015). Вирусы активно заражают морские организмы и, в частности, являются основной причиной гибели гетеротрофного и автотрофного планктона. Однако вирусы не только вызывают гибель хозяев. В результате лизиса клеток они оказывают прямое воздействие на функционирование экосистем, способствуя высвобождению органического углерода и других питательных веществ в окружающую среду. Это явление, известное под названием вирусный шунт, способствует накоплению растворенных в морской воде органических соединений, которые непосредственно недоступны для использования организмами более высоких трофических уровней (элементами планктона, беспозвоночными, рыбами), но используются преимущественно гетеротрофными бактериями (Weitz, Wilhelm, 2012). Хотя некоторые высвобождаемые нутриенты, например, железо, могут усваиваться эукариотической составляющей планктона (Poore et al., 2004). Высвобождение органики в результате вирусного заражения способствует росту численности морских бактерий и рециркуляции органического материала. Подсчитано, что лизис клеток микроорганизмов, вызванный вирусами, непосредственно влияет на морской углеродный цикл, ежедневно высвобождая порядка 10 млрд т углерода из клеточных организмов в морскую среду (Suttle, 2007; Breitbart, 2012; Zhang et al., 2023). Вирусная инфекция и лизис хозяйских клеток не только способствуют накоплению растворенного органического вещества, но и увеличивают доставку углерода

с поверхности океана в его более глубокие слои с помощью так называемого вирусного челнока, когда инфицированные клетки и/или продукты лизиса образуют агрегаты и оседают с повышенной скоростью (Zimmerman et al., 2020).

Таким образом, вирусы океана не просто входят в состав морских экосистем, но являются ключевыми факторами их разнообразия, динамики численности и биогеохимического круговорота, а также вносят вклад в гигантский поток органического вещества. Являясь наиболее распространенными и разнообразными организмами в Мировом океане, вирусы играют важнейшую роль в управлении морскими биогеохимическими циклами и формировании структуры сообществ и функций морских микроорганизмов. Считается, что морские вирусы ответственны за 20–40% ежедневной смертности микробов, тем самым регулируя состав и функциональные процессы морских микробных сообществ (Suttle, 2007; Breitbart, 2012).

Интригующая гипотеза состоит в том, что как гетеротрофы, так и автотрофы могут стимулироваться лизисом микробов (Weinbauer et al., 2011; Middelboe, Brussaard, 2017) в результате высвобождения побочных продуктов (Weitz, Wilhelm, 2012; Eich et al., 2022; Notaro et al., 2022). Характеристика такого стимулирования и его последствий представляет собой важную область будущих исследований.

Хорошо известно, что вирусная инфекция изменяет физиологию хозяйской клетки (Bagga, Bouchard, 2014; Xue et al., 2022), причем степень и динамика такого изменения могут рассматриваться как один из важнейших фенотипических признаков конкретного вирусного штамма (Щелканов и др., 1999). Так, цианофаги увеличивают скорость фотосинтеза у инфицированных цианобактерий, предположительно изменяя скорость фиксации углерода из окружающей среды перед лизисом (Weitz, Wilhelm, 2012). Более того, вирусы также кодируют вспомогательные метаболические гены, которые оказывают влияние на рост и адаптационные способности клетки-хозяина (Thompson et al., 2011; Breitbart, 2012).

Морские микроорганизмы, в свою очередь, способны влиять на численность вирионов в окружающей среде. Следствием этого является наличие антивирусного действия у многих

химических соединений, секретируемых морскими микроорганизмами (Беседнова и др., 2022; Besednova et al., 2021). Кроме того, вирусы могут использоваться в пищу протистами, а жизненная стратегия некоторых вирусов включает в себя мимикрию под частички пищи (Claverie et al., 2009; Colson et al., 2017). Показано, что инфузории рода *Halteria* (Halteriida: Halteriidae) могут длительное время существовать на хлоровирусной (Algavirales: Phycodnaviridae, *Chlorovirus*) диете (DeLong et al., 2023). Создается впечатление, что воздействие вирусов на экосистемы выходит за рамки вирусного шунта, и, в отличие от него, перенаправляет энергию вверх по пищевым цепям. Некоторые исследователи полагают, что потребление вирусов в качестве пищи для морских микроорганизмов невыгодно с точки зрения калорийности (Deng et al., 2014) и недостаточно для того, чтобы влиять на экосистемные процессы. Тем не менее, вирусы содержат аминокислоты, нуклеиновые кислоты и нередко липиды (Jover et al., 2014), и при потреблении в достаточных количествах они могут влиять на динамику популяций вирусофагов. Каждая инфузория-халтерия потребляет до 10^4 – 10^6 вирусных частиц ежедневно (DeLong et al., 2023). Учитывая обилие вирусных частиц и мелких водных протистов в фотической зоне Мирового океана, потребление вирусных частиц протистами может представлять собой глобально значимый трофический перенос. Следовательно, энергия и питательные вещества от микроорганизмов-хозяев, по крайней мере, простейших, могут передаваться через вирусы травоядным и продвигаться вверх по пищевой цепи через вирусофаги.

Несмотря на значительные успехи морской вирусологии, следует признать, что преобладающая часть исследований была проведена в эпипелагических зонах (Martinez-Hernandez et al., 2022). Изучение океанических глубин более 1000 м на сегодняшний день является сложной задачей. Считается, что мезопелагическая (200–1000 м) и более глубокие зоны содержат более половины всего обилия морских вирусов (Lara et al., 2017). Уже первые результаты работ, выполненных с помощью современных методов метагеномики, представили доказательства решающей роли вирусов в микробной экологии и биогеохимии глубоководных экосистем (Jin et al., 2020; Zhang et al., 2020).

Наконец, следует принять во внимание, что именно Мировой океан является истинными “легкими планеты”, а фитопланктон производит основное количество (до 85%) кислорода (Diaz, Plummer, 2018). Поэтому модулирующее воздействие виروпланктона на фитопланктон может отражаться на содержании кислорода не только в отдельных частях Мирового океана, но и в атмосфере Земли в целом. Кроме того, повышенное поступление субстратов для окисления в придонные уровни в результате вирусных инфекций планктона может приводить к резкому понижению содержания кислорода в воде и как следствие — к локальным заморам в популяциях придонных аэробов.

Таксономия морских вирусов

Домен Virae характеризуется гигантским разнообразием и отчетливо выраженной гетерофилетичностью, поскольку в процессе развития жизни на Земле вирусы несколько раз дифференцировались в качестве паразитов как про-, так и эукариотов (Forterre, Prangishvili, 2013). Нельзя исключать, что часть вирусов представляют собой остатки наиболее древних (докембрийских) форм жизни (Moelling, Broecker, 2019).

На заре становления вирусологии классификация вирусов основывалась на их хозяевах, симптомах связанных с ними заболеваний, тканевом тропизме, стратегии репликации, структуре и антигенных свойствах вирусных частиц (Matthews, 1983). Исходя из этого, морские вирусы в зависимости от хозяев могут быть разделены на вирусы бактерий, архей, водорослей, растений и животных. В середине второй половины прошлого века Дэвид Балтимор (Baltimore, 1971) разделил вирусы на семь групп, основываясь на типе нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК), ее молекулярной (смысловая (+) или антисмысловая (-)) и надмолекулярной (одноцепочечная (оц) или двуцепочечная (дц)) структуре, а также по наличию в схеме репликации обратной транскрипции (ОТ), т.е. этапа синтеза ДНК-цепи на матрице РНК. В результате такого подхода были выделены семь групп вирусов: дцДНК (например, Adenoviridae, Polyomaviridae), оцДНК (Circoviridae, Parvoviridae), дцРНК (Birnaviridae, Reoviridae), оцРНК(+) (Astroviridae, Picornaviridae), оцРНК(-)

(Filoviridae, Orthomyxoviridae), оцРНК-ОТ (Pseudoviridae, Retroviridae) и дцДНК-ОТ (Caulimoviridae, Hepadnaviridae) (Руководство ..., 2013; Baltimore, 1971).

Однако со временем стало очевидно, что подходы к таксономии вирусов должны иметь серьезные отличия от таковых при таксономическом классифицировании как высших организмов, так и бактерий, а номенклатура и классификация вирусов должны развиваться по особому пути (Van Regenmortel, 2016) при обязательном сохранении универсальных биологических критериев. В настоящее время присвоение названий вирусным таксонам вплоть до вида осуществляет Международный Комитет по таксономии вирусов (ICTV — International Committee on Taxonomy of Viruses) (Siddell et al., 2023) (с 1966 по 1975 г. — Международный комитет по номенклатуре вирусов). ICTV на постоянной основе осуществляет: классификацию вирусов до вида и таксонов более высокого уровня в соответствии с генетическими и биологическими свойствами их представителей; присвоение официальных наименований вирусным таксонам; поддержку базы данных (<http://ictv.global>) с описанием утвержденной на настоящее время таксономической структуры вирусов (Lefkowitz et al., 2018). ICTV ежегодно публикует доклады о текущей ситуации в области таксономии вирусов, которые являются результатом строго регламентированного многоступенчатого процесса отбора рекомендаций, представляемых ведущими экспертами (Adams et al., 2017).

Наиболее радикальным нововведением ICTV последнего времени стал предложенный в марте 2021 г. переход к бинарному формату названий вирусов по принципу род—вид (Genus_name — species_epithet) с латинизированными видовыми названиями (которые до сих пор могут не иметь консенсусного варианта написания). До этого в вирусологии для обозначения вида использовались собственные имена на основе следующих характеристик: ведущая симптоматика ассоциированного заболевания (например, вирус геморрагической лихорадки с почечным синдромом (Bunyavirales: Hantaviridae, *Orthohantavirus*) (Krylova et al., 2021)); место первой изоляции (вирус Парамушир (Bunyavirales: Nairoviridae, *Orthonairovirus*)

(Safonova et al., 2019)); сочетание места первой изоляции и клинической симптоматики (вирус Крымской-Конго геморрагической лихорадки (Bunyavirales: Nairoviridae, *Orthonairovirus*) (Аристова и др., 2001)); таксон хозяина (вирус зайца-беляка (Bunyavirales: Peribunyaviridae, *Orthobunyavirus*) (Львов и др., 2003)); сочетание таксона хозяина и места первой изоляции (вирус северного тамнакона Вэнлинь (Mononegavirales: Filoviridae, *Thamnovirus*) (Shi et al., 2018)); сочетание клинической симптоматики и таксона хозяина (вирус кольцевой пятнистости томата (Picornavirales: Secoviridae, *Nepovirus*) (Карека и др., 2017)); морфология вириона и таксон хозяина (коронавирус больших подковоносцев HuB-2013 (Nidovirales: Coronaviridae, *Alphacoronavirus*) (Щелканов и др., 2020a)); сочетание физико-химических свойств вирионов и таксона хозяина (радужный вирус беспозвоночных 6-го типа (Ahlers et al., 2016)). Современные бинарные названия перечисленных вирусов следующие: *Orthohantavirus hantaan* (или *Orthohantavirus seoul*), *Orthohantavirus paramushir*, *Orthohantavirus crimean-congo hemorrhagic fever*, *Orthohantavirus khatangaense*, *Thamnovirus thamnaconi*, *Nepovirus lycopersici*, *Alphacoronavirus rhinolophus ferrumequinum HuB-2013*, *Iridovirus invertebrate 6*. Вирус геморрагической лихорадки с почечным синдромом был дифференцирован на несколько самостоятельных вирусов (Lvov et al., 2015). Следует подчеркнуть, что курсивом выделяются только бинарные, но не собственные названия вирусов, а также названия таксонов от рода и ниже.

Исследовательским группам и экспертам ICTV было предложено преобразовать все ранее установленные названия видов в новый формат (Zerbini et al., 2022). При этом сохранились прежние окончания таксонов:

-*virus* — для рода и подрода; -*virinae* — подсемейства; -*viridae* — семейства; -*virineae* — подпорядка; -*virales* — порядка; -*viricetes* — класса; -*viricotina* — подтипа; -*viricota* — типа; -*virae* — царства; -*viria* — империи (реалма). Русскоязычные окончания таксонов: -*вирусы* — для рода и подрода; -*вириновые* — подсемейства; -*виридовые* — семейства; -*вириновые* — подпорядка; -*виралевые* — порядка; -*вирицетесовые* — класса; -*вирикотиновые* — подтипа;

-*вирикотовые* — типа; -*вирэновые* — царства; -*вириатовые*, или -*вириаты* — империи (реалма).

Высшим таксономическим рангом у вирусов является домен *Virae*; его совпадение с царственным окончанием “*virae*” связано с тем, что практически весь XX век считалось, что вирусы формируют отдельное царство живой природы. Первый вирус — вирус табачной мозаики (Martellivirales: *Virgaviridae*, *Tobamovirus*) или *Tobamovirus tobacco mosaic*, был открыт в 1892 г. русским физиологом растений Д.И. Ивановским. В первой половине прошлого века вирусология развивалась, главным образом, в работах патофизиологов растений, поэтому в вирусологии исторически используется не зоологический термин “отряд”, а ботанический “порядок” (Щелканов и др., 2022).

К 2022 г. таксономическое разнообразие домена *Virae* выглядело следующим образом: 6 империй, или реалмов, 10 царств, 17 типов, 39 классов, 65 порядков, 233 семейства, 168 подсемейств, 2606 родов, 84 подрода и 10434 вида (Walker et al., 2022). К середине 2023 г. количество классов увеличилось до 40, порядков — 72, семейств — 262, родов — 2826, видов — 11288. Столь впечатляющая динамика заставляет вспомнить работу С. Энтони, который оценивал количество вирусов, инфицирующих только млекопитающих (5.5 тыс. видов), в 320 тыс. видов (Anthony et al., 2013). Что касается вирусов Мирового океана, даже такие смелые оценки выглядят излишне скромными.

Согласно правилам ICTV, включению нового вируса в таксономическую систему *Virae* должна предшествовать его изоляция с использованием, по меньшей мере, одной из моделей *in vivo*, *ex vivo* или *in situ* с возможностью лабораторной идентификации (предпочтительно — молекулярно-генетическими методами). Даже для вирусов животных это правило не всегда может быть выполнено. Например, открытие вируса гриппа А субтипа H17N10 с помощью метагеномного подхода у желтоплечих листвоносов *Sturnira lilium* в Центральной Америке (2009–2010 гг.) сразу же потребовало внесения изменений в программы эколого-вирусологического мониторинга (Щелканов, Львов, 2012), хотя этот субтип до сих пор не признан ICTV из-за отсутствия адекватных моделей для его изоляции. Однако огромное количество достаточно достоверных метагеномных данных приводит

к ситуации, когда все большее количество новых вирусов входит в научный обиход по упрощенной схеме, лишь на основе молекулярно-генетических исследований. По этой причине подавляющее большинство морских вирусов не может быть признано или может быть лишь предварительно учтено ICTV, несмотря на надежные метагеномные данные (Gregory et al., 2019; Zhang et al., 2023). Предварительные результаты позволяют сегодня говорить примерно о 5000 морских вирусов (He et al., 2019).

Империя (реалм) Adnaviria, выделенная в 2020 г., охватывает оболочечные нитчатые (20–40 × 400–2200 нм) вирусы, имеющие геномы в виде дцДНК А-формы (протяженностью 15–60 kbp), что отражено в названии реалма (Adna, т.е. А-DNA). А-форма более компактная по сравнению с основной для дцДНК В-формой. Эти вирусы имеют уникальный основной капсидный белок (MCP — major capsid protein), включающий так называемый структурный мотив SIRV2 в форме пучка из 4 альфа-спиралей. Аббревиатура SIRV2 совпадает с аббревиатурой вируса *Sulfolobus islandicus rod-shaped virus 2* (Ligamenvirales: Rudiviridae, *Icerudivirus*), или *Icerudivirus sulfolobus 2*, на модели которого этот структурный мотив был впервые детально изучен (Krupovic et al., 2021). Adnaviria включает единственное царство Zilligvirae, в свою очередь содержащее единственный тип Taleaviricota и единственный класс Tokiviricetes, который подразделяется на 3 порядка (Ligamenvirales, Maximonvirales и Primavirales), 5 семейств, 14 родов и 32 вида (табл. 1).

Аднавириаты поражают гипертермофильных архей, обитающих в горячих источниках, главным образом, срединно-океанических хребтов (хотя наиболее изучены архей-термофилы гейзерных полей суши), и рассматриваются как наиболее древние из известных представителей домена Virae. Представители Ligamenvirales являются паразитами архей из порядка Sulfolobales, Maximonvirales — Menathophagales; Primavirales — Thermoproteales. Репликация аднавириатов происходит в цитоплазме инфицированной клетки без интеграции генома в хромосому клетки-хозяина. Представители этого реалма демонстрируют уникальную систему выхода дочерних вирионов — посредством специально создаваемых на поверхности инфицированной клетки

пирамидальных структур, что существенно отличается от классического лизиса (Arnold et al., 2000; Häring et al., 2005; Krupovic et al., 2020).

Исследования вирусов архей могут привести к важным открытиям в области как биохимии архей, так и раннего этапа эволюции жизни на Земле. На сегодняшний день описано около 100 археофагов, и даже если включить тех, которые были идентифицированы с помощью метагеномных подходов, то их общее количество составит всего около 150 (Munson-McGee et al., 2018). Имеющиеся данные выявляют достаточно высокий уровень хозяйской специфичности археофагов, и среди них пока неизвестны примеры полигостальности.

Империя (реалм) Duplodnaviria описана в 2019 г. и является второй по количеству морских и наземных вирусов (4212 видов). Эта империя включает вирусы прокариот и эукариот с дцДНК-геномами (18–500 kbp, как правило, линейными, реже — кольцевыми; 27–600 генов), икосаэдрическими безоболочечными вирионами (45–170 нм). Вирионы снабжены портовой порой, к которой может прикрепляться специальная ножка (хвост), со спиральной симметрией длиной до 230 нм. Особый тип протеазы обрабатывает внутреннюю часть капсида перед упаковкой ДНК, которую осуществляет упаковочная терминаза (Iranzo et al., 2016; Koonin et al., 2020; Walker et al., 2020; Adriaenssens, 2021).

В империю Duplodnaviria входит единственное царство Neunggongvirae, которое включает два типа: Uroviricota (вирусы прокариот) и Reploviricota (вирусы эукариот).

Тип Uroviricota содержит единственный класс Caudoviricetes, объединяющий наиболее распространенные и многочисленные хвостатые фаги (Руководство ..., 2013; Turner et al., 2021). В его составе 7 порядков (19 семейств, 11 подсемейств, 66 родов, 104 вида), а также 44 не классифицированных до уровня порядка семейств и ряда отдельно стоящих родов, которые включают еще 3975 видов (всего 4079 видов) (Walker et al., 2022) (табл. 1). Несмотря на обширную научную литературу, посвященную Caudoviricetes, таксономическая структура этого класса в настоящее время подвергается кардинальному пересмотру с целью создания классификации, основанной на характеристике генома, которая должна более надежно отражать эволюционные взаимоотношения (Dion et al., 2020).

Таблица 1. Таксономическая структура домена Virae и представленность вирусов Мирового океана в домене

Империя (реалм)	Царство	Тип	Класс	Порядок	Количество			Примеры вирусов Мирового океана из соответствующих порядков	
					семейств	родов	видов	Традиционное название	Бинарное название
Adnaviria	Zilligvirae	Taleaviricota	Tokiviricetes	Ligamen- virales	3	11	28	Палочковидный вирус <i>Sulfolobus islandicus</i> 2-го типа (SIRV-2 – <i>Sulfolobus islandicus</i> rod-shaped virus 2) (Rudiviridae, Icerudivirus)	<i>Icerudivirus sulfolobus</i> 2
					1	1	1	Вирус архей Впа- дины Пескадеро (PBAV – Pescadero Basin archaea virus) (Ahmunviridae, <i>Yumkaaxvirus</i>)	<i>Yumkaaxvirus pescaderoense</i>
					1	2	3	Вирус <i>Thermoproteus tenax</i> 1-го типа (TTV-1 – <i>Thermoproteus tenax</i> virus 1) (Tristromaviridae, <i>Betatristromavirus</i>)	<i>Betatristromavirus thermoproteus tenax</i> 1
					3	23	133	Вирус герпеса устриц 1-го типа (OyHV – Oyster herpes virus) (Malacoherpesviridae, <i>Ostreavirus</i>)	<i>Ostreavirus ostreidmalaco</i> 1
Duplodnaviria	Heunggong- virae	Peploviricota	Herviviricetes	Herpesvirales	4	42	73	Фар <i>Cellulophaga baltica</i> phi14:2 (CBPh-phi14:2 – <i>Cellulophaga baltica</i> phage phi14:2) (Steigviridae, <i>Akihdevirus</i>)	<i>Akihdevirus balticus</i>

Juravirales	2	4	4	<i>Mathaucavirus yangshanense</i> Φар Nitrososphaeria YSH_922147 (NPh-YSH_922147 – Nitrososphaeria phage YSH_922147) (Yangangviridae, <i>Mathaucavirus</i>)
	4	7	7	<i>Haloferacalesvirus californicus</i> Вирус <i>Haloarcula californiae</i> 7-го типа (HRTV-7 – <i>Haloarcula californiae</i> tailed virus 7) (Hafunaviridae, <i>Haloferacalesvirus</i>)
Magrovirales	1	1	1	<i>Aobingvirus yangshanense</i> Вирус Poseidoniales YSH_150918 (PSDV- YSH_150918 – Poseidoniales virus YSH_150918) (Aoguangviridae, <i>Aobingvirus</i>)
	2	2	2	<i>Psimunavirus psiM2</i> Вирус <i>Methanobacterium psiM2</i> (MBV-psiM2 – <i>Methanobacterium</i> virus psiM2) (Leisingerviridae, <i>Psimunavirus</i>)
Nakonvirales	2	2	3	<i>Kukulkanvirus mexicoense</i> Вирус Кукулькан GBV302 (KKNV-GBV302 – Kukulkan virus GBV302) (Ekchuahviridae, <i>Kukulkanvirus</i>)

Таблица 1. Продолжение

Monodnaviria	Loebvirae	Hofneiviricota	Faserviricetes		Thumleima- virales	4	8	14	<i>Haloferracalesvirus</i> <i>HSTV4</i> Вирус <i>Halorubrum</i> <i>sodomense</i> 4-го типа (HSTV-4 – <i>Halorubrum</i> <i>sodomense</i> tailed virus 4) (Hafunaviridae, <i>Haloferracalesvirus</i>)
					<i>incertae sedis</i>	44	1294	3975	<i>Mollyvirus</i> <i>molly</i> Вирус Гельголанд (MFHNV – <i>Maribacter forsetii</i> Helgoland- Molly virus) (Molycolviridae, <i>Mollyvirus</i>)
					Tubulavirales	3	31	51	<i>Inovirus</i> <i>filamentous</i> Нитчатый фэг fd (FPh-fd – Filamentous phage fd) (Inoviridae, <i>Inovirus</i>)
	Sangervirae	Phixviricota	Malgranda- viricetes		Petitvirales	1	7	22	<i>Enterogokushovirus</i> <i>EC6098</i> Фэг Enterobacteriaceae EC6098 (EBPh- EC6098 – Enterobacteriaceae phage EC6098) (Microviridae, <i>Enterogokushovirus</i>)
Shotokuvirae		Cossaviricota	Mouviricetes		Polivirales	1	1	1	Не описаны
			Papovaviricetes		Sepolyvirales	1	8	117	Полиомавирус черного морского окуня 1-го типа (BSBPуV-1 – Black sea bass polyomavirus 1) (Polyomaviridae, <i>Thetapolyomavirus</i>)

БИОЛОГИЯ МОРЯ том 50 № 1 2024

Таблица 1. Продолжение

Riboviria	Trapavirae	Saleviricota	Huolima- viricetes	Haloruvirales	1	3	16	Археофаг <i>Halogeometricum</i> HGPV-1 (HGPV-1 – <i>Halogeometricum</i> virus HGPV-1) (Pleolipoviridae, <i>Betapleolipovirus</i>)	<i>Betapleolipovirus</i> <i>HGPV1</i>
	Orthornavirae	Duplorna- viricota	Chrymoti- viricetes	Ghabrivirales	5	10	66	Вирус миокарди- та рыб (PMCV – piscine myocarditis virus) (Totiviridae, не классифици- рован до рода)	Пока отсутствует
			Resentoviricetes	Reovirales	2	15	97	Реовирус рыб (PRV – piscine reovirus) (Sedoreoviridae, <i>Orthoreovirus</i>)	<i>Orthoreovirus</i> <i>piscine</i>
			Vidaverviricetes	Mindivirales	1	1	7	Бактериофаг <i>Pseudomonas phiNN</i> (PPh-phiNN – <i>Pseudomonas</i> phage phiNN) (Cystoviridae, <i>Cystovirus</i>)	<i>Cystovirus phiNN</i>
		Kitrinoviricota	Alsuviricetes	Hepelivirales	4	9	27	Гепевирус рыб А-типа (PHV-A – <i>Piscihepevirus A</i>) (Hepeviridae, <i>Piscihepevirus</i>)	<i>Piscihepevirus</i> <i>heenan</i>
				Martellivirales	7	28	232	Вирус панкреа- тита лососевых (SPDV – Salmon pancreas disease virus) (Togaviridae, <i>Alphavirus</i>)	<i>Alphavirus</i> <i>pancreasalmone</i>
			Flasuviricetes	Tymovirales	5	28	257	Не описаны	
				Amarillovirales	1	4	97	Не описаны	

	Magsaviricetes	Nodamuvirales	2	3	11	(RGNNV – Redspotted grouper nervous necrosis virus) (Nodaviridae, <i>Betanodavirus</i>)	<i>Betanodavirus akaarae</i>
Lenarviricota	Tolucaviricetes	Tolivirales	2	19	97	Не описаны	
	Amabili-viricetes	Wolfram-virales	1	1	2	Не описаны	
	Howelto-viricetes	Crypta-virales	1	4	105	Не описаны	
	Leviviricetes	Norzivirales	4	271	426	Бактериофаг донного ила SRR5467091_9 (BSPH- SRR5467091_9 – Bottom silt bacteriophage SRR5467091_9) (Solspiviridae, <i>Oekfovirus</i>)	<i>Oekfovirus lutivicinum</i>
		Timlovirales	2	148	447	Бактериофаг донного ила SRR5467090_11 (BSPH- SRR5467090_11 – Bottom silt bacteriophage SRR5467090_11) (Steitzviridae, <i>Widsokivirus</i>)	<i>Widsokivirus pelovivens</i>
		<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	9	9	Бактериофаг донного ила SRR7976300_2 (BSPH- SRR7976300_2 – Bottom silt bacteriophage SRR7976300_2) (<i>Chimpavirus</i>)	<i>Chimpavirus luticola</i>

Таблица 1. Продолжение

Negarnaviricota	Miaviricetes	Ourivirales	1	12	159	Не описаны	<i>Piscichuvirus sanxiaense</i>
	Chunquiviricetes	Muvirales	1	1	8	Не описаны	
	Milneviricetes	Serpentovirales	1	1	7	Не описаны	
	Monjiviricetes	Jingchuvirales	5	21	58	Вирус креветок-агилд Санся (SASV – Sanxia Atyidae shrimp virus) (Chuviridae, <i>Piscichuvirus</i>)	
							<i>Aquaparamyxovirus salmonis</i>
		Mononegavirales	11	131	562	Парамиксовирус атлантического лосося (ASPV – Atlantic salmon paramyxovirus) (Paramyxoviridae, <i>Aquaparamyxovirus</i>)	
	Yunchangviricetes	Goujianvirales	1	1	2	Вирус сезаридовых крабов Бэйхай (BSCV – Beihai Sesarmidae crab virus) (Yueviridae, <i>Yuyuevirus</i>)	<i>Yuyuevirus beihaiense</i>
	Ellioviricetes	Bunyavirales	14	63	552	Вирус большеротого окуня (LMBV – largemouth bass virus) (Peribunyaviridae, <i>Lambavirus</i>)	<i>Lambavirus wisconsinense</i>
	Insthoviricetes	Articulavirales	2	10	22	Вирус инфекционной анемии лососевых (ISAV – Infectious salmon anemia virus) (Orthomyxoviridae, <i>Isavirus</i>)	<i>Isavirus salaris</i>

Pisuviricota	Duplopi- viricetes	Durnavirales	6	20	154	Амалгавирус мор- ского взморника 2-го типа (ZMAV-2 – <i>Zostera marina</i> amalgavirus 2) (Amalgaviridae, <i>Amalgavirus</i>)	<i>Amalgavirus</i> <i>marinae</i>
	Pisoniviricetes	Nidovirales	14	48	130	Вирус морского зайца 1-го типа (ApIV-1 – <i>Aplysia virus</i> 1) (Abyssoviridae, <i>Abyssovirus</i>)	<i>Abyssovirus</i> <i>aplysiae</i> 1
			9	105	355	Вирус диатомо- вых водорослей <i>Asterionellopsis</i> <i>glacialis</i> (AGV – <i>Asterionellopsis</i> <i>glacialis virus</i>) (Marnaviridae, <i>Kusarnavirus</i>)	<i>Kusarnavirus</i> <i>astarnaе</i>
	Stelpaviricetes	Sobelvirales	3	6	62	Не описаны	
		Patatavirales	1	12	244	Не описаны	
		Stellavirales	1	2	22	Астровирус ка- лифорнийского морского льва (ZCAstV – <i>Zalophus californianus</i> <i>astrovirus</i>) (Astroviridae, <i>Mamastrovirus</i>)	<i>Mamastrovirus</i> 4
	<i>incertae sedis</i>	Yadokarivirales	1	2	10	Не описаны	
		<i>incertae sedis</i>	1	1	1	Не описаны	
	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	2	9	14	Вирус мальков желтохвостой лакедры (YTAV – yellowtail ascites virus) (Birnaviridae, <i>Aquabirnavirus</i>)	<i>Aquabirnavirus</i> <i>ascitae</i>

Таблица 1. Продолжение

Pararnavirae	Artverviricota	Reytraviricetes	Blubervirales	1	5	18	Вирус гепатита В белого чукуча-на (WSHBV – white sucker hepatitis B virus) (Hepadnaviridae, <i>Parahepadnavirus</i>)	<i>Parahepadnavirus suckere</i>
	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	Ortervirales	5	28	243	Не описаны	<i>Macronovirus macrobrachiume</i>
	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	2	6	17	Сателлитный ви-рус креветок-ма-кробрахииум 1-го типа (MBSV-1 – <i>Macrobrachium</i> satellite virus 1) (Sarthroviridae, <i>Macronovirus</i>)	
Ribozyviria	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	1	8	15	Вирус лучерых рыб 1-го типа (RFFV-1 – Ray-finned fish virus 1) (Kolmioviridae, <i>Deevirus</i>)	<i>Deevirus actinopterygii</i>
Varidnaviria	Bamfordvirae	Nucleocyto-viricota	Algavirales	1	6	33	Вирус <i>Emiliana luxleyi</i> 86-го типа (EHV-86 – <i>Emiliana luxleyi</i> virus 86) (Phycodnaviridae, <i>Coccolithovirus</i>)	<i>Coccolithovirus emiliana</i>
			Imitervirales	4	14	22	Вирус <i>Pyramimonas</i> (PMV – <i>Pyramimonas</i> virus) (Schizomi-miviridae, <i>Biavirus</i>)	<i>Biavirus rauneffordenense</i>
			Pimascovirales	3	10	30	Вирус инфекци-онного некроза селезенки и почек рыб (ISKNV – Infectious spleen and kidney necrosis virus) (Iridoviridae, <i>Megalocytyivirus</i>)	<i>Megalocytyivirus seabasse</i>

БИОЛОГИЯ МОРЯ том 50 № 1 2024

Таблица 1. Окончание

	Coyovirales	1	2	3	Вирус Methanophagales PBV266 (MPV- PBV266 – Methanophagales virus PBV266) (Chaeoviridae, <i>Antichaacivirus</i>)	<i>Antichaacivirus pescaderoense</i>
	Kalamavirales	1	5	12	Фар <i>Bacillus</i> Sole (BPhS – <i>Bacillus</i> phage Sole) (Tectiviridae, <i>Betatectivirus</i>)	<i>Betatectivirus sole</i>
	Rowavirales	1	6	87	Мастаденовирус дельфина В-типа (DMAcV-B – Dolphin mastadenovirus B) (Adenoviridae, <i>Mastadenovirus</i>)	<i>Mastadenovirus dolphine</i>
	Vinavirales	1	1	2	Фар <i>Pseudoalteromonas</i> PM2 (PPH-M2 – <i>Pseudoalteromonas</i> phage PM2) (Corticoviridae, <i>Corticovirus</i>)	<i>Corticovirus PM2</i>
	<i>incertae sedis</i>	1	2	5	Фар <i>Vibrio</i> <i>cyclitrophicus</i> viph1249a (VCPH- viph1249a – <i>Vibrio</i> <i>cyclitrophicus</i> phage viph1249a) (Autolykiviridae, <i>Livievirus</i>)	<i>Livievirus viph1249a</i>
<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	1	1	1	Вирус Пампу- ля (PMPV – Pampulha virus) (Yaraviridae, <i>Yaravirus</i>)	<i>Yaravirus brasiliense</i>

	Helvetiavirae	Dividoviricota	Laserviricetes	Halopanivirales	3	3	9	Археофаг <i>Haloarcula</i> <i>californiae</i> HCIV1 (HCPH-HCIV1 – <i>Haloarcula californiae</i> phage HCIV1) (Sphaerolipoviridae, <i>Alphasphaero-</i> <i>lipovirus</i>)	<i>Alphasphaerolipovirus</i> <i>HCIV1</i>
<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	Naldaviricetes	Lefavirales	3	10	112	Вирус европей- ского зеленого краба (CaMV – <i>Carcinus maenas</i> virus) (Nudiviridae, <i>Gammanudivirus</i>)	<i>Gammanudivirus</i> <i>cameanadis</i>
				<i>incertae sedis</i>	1	1	1	Вирус белых пя- тен ракообразных (WSSV – White spot syndrome virus) (Nimaviridae, <i>Whispovirus</i>)	<i>Whispovirus</i> <i>whitespote</i>
<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	22	81	505	Торкутеновирус калифорнийских морских львов (TTZV-1 – Torque teno Zalophus virus 1) (Anelloviridae, <i>Lambdatorquevirus</i>)	<i>Lambdatorquevirus</i> <i>phoc15</i>
6	10	17	40	72	263	2815	11273	60/83 (72%)	

В августе 2022 г. ICTV обновил систему классификации архео- и бактериофагов, в которой используемые ранее таксоны, такие как порядок Caudovirales и несколько основных семейств (Myoviridae, Podoviridae и Siphoviridae), были отменены (Turner et al., 2021; Gulyaeva et al., 2022). В новой версии Каталога вирусов ICTV Caudoviricetes содержит четыре крупных семейства (табл. 1): Autographiviridae (376 видов), Drexelviridae (116 видов), Herelleviridae (92 вида) и Straboviridae (208 видов) (Walker et al., 2022).

Численность хвостатых бактериофагов превышает количество всех остальных организмов на планете, вместе взятых (Dion et al., 2020; Zhu et al., 2022), и они, скорее всего, способны заражать все виды бактерий (Krupovic et al., 2020). Именно бактериофаги формируют основные потоки горизонтального переноса генов в микробных сообществах (Koskella, Meaden, 2013; Chiang et al., 2019). Они же оказывают влияние на функционирование биосферы, регулируя структуру, состав и динамику популяций бактерий в различных средах — от морских экосистем и наземной почвы (Williamson et al., 2017) до кишечника человека и животных (Sutton, Hill, 2019), и модулируют основные биогеохимические циклы (Breitbart et al., 2018; Zimmerman et al., 2020).

Хвостатые археофаги морфологически практически неотличимы от хвостатых бактериофагов (Prangishvili et al., 2017; Duda et al., 2019). Их спиральные хвосты могут быть трех видов: короткие (Podoviridae), длинные и несокращающиеся (Siphoviridae) или сокращающиеся (Myoviridae) (Baquero et al., 2020). Хвостатые археофаги выделены у галофильных (Halobacteria) и метаногенных (Methanobacteriaceae) архей, принадлежащих к исключительно морскому типу Euryarchaeota (Dyall-Smith et al., 2019; Mizuno et al., 2019). Родственные провирусы были обнаружены в других линиях Euryarchaeota, а также у окисляющих аммиак представителей типов Thaumarchaeota и Aigarchaeota, однако эти археофаги пока не получили признания ICTV (Krupovic et al., 2011, 2019). Метагеномные исследования также выявили новые группы археофагов, предположительно инфицирующие морских архей из Euryarchaeota, Thaumarchaeota и Thermoplasmata (Philosof et al., 2017; Ahlgren

et al., 2019), которые составляют, вероятно, самую многочисленную группу архей в составе планктона поверхностных вод Мирового океана (Zhang et al., 2015). Опосредованный вирусами лизис архей в глубоководных районах океана происходит быстрее, чем бактерий, что отражает экологическое значение археофагов в морских экосистемах (Danovaro et al., 2016).

Широкое распространение хвостатых вирусов и обнаруживаемых в составе хромосом провирусов как у бактерий, так и у архей наводит на мысль, что вирусы этого типа были частью вирома, связанного с последним универсальным клеточным предком (LUCA — last universal common ancestor) (Krupovic et al., 2020). Филогенетический анализ и структурные исследования показали, что хвостатые архео- и бактериофаги имеют сходную геномную организацию (Baquero et al., 2020). Однако на уровне последовательностей отдельных генов археофаги поразительно разнообразны, демонстрируя незначительное сходство друг с другом и практически не обнаруживая сходства с бактериофагами (Senčilo et al., 2013).

Основываясь на результатах сравнительного геномного анализа 63 полноразмерных геномов археофагов, Лиу с соавторами (Liu et al., 2021) предложили классифицировать хвостатых археофагов в 14 новых семейств: Hafunaviridae, Soleiviridae, Halomagnusviridae и Pirstoviridae включают вирусы с икосаэдрическими головками и длинными сокращающимися хвостами; Druskaviridae, Haloferuviridae, Graaviridae, Vertoviridae, Suolaviridae, Saparoviridae, Madisaviridae, Leisingerviridae и Anaerodiviridae — с икосаэдрическими головками и длинными несокращающимися хвостами; а также Shortaselviridae — единственное семейство с короткими хвостами. ICTV утвердил эти семейства, а также объединение четырех первых семейств из перечисленных в новый порядок Thumleimavirales; Haloferuviridae, Pirstoviridae, Shortaselviridae и Graaviridae — в новый порядок Kirjokansivirales; Leisingerviridae и Anaerodiviridae — в новый порядок Methanobavirales (табл. 1) (Liu et al., 2021).

Тип Reploviricota — второй в царстве Heungongvirae — включает единственный класс Herviviricetes, в котором содержится относительно хорошо изученный порядок Herpesvirales

с тремя семействами: *Alloherpesviridae* (13 видов), *Malacoherpesviridae* (2 вида) и *Orthoherpesviridae* (118 видов) (табл. 1). Относительно недавно на эти семейства было разделено прежнее семейство *Herpesviridae*. Представители *Herpesvirales* обладают морфологическим своеобразием: помимо капсида и липопротеиновой оболочки с пепломерами, свойственных подавляющему большинству оболочечных вирусов, вирионы герпесвиралевых содержат дополнительные структуры — кор (сердцевина) (содержащий геномную дцДНК длиной 125290 kbp) внутри икосаэдрического капсида (около 110 нм), а также тегумент (аморфное белковое тело) между капсидом и внешней оболочкой. Эволюционные связи *Herpesvirales* с другими представителями *Duplodnaviria* отражены в наличии у этого порядка 1-й субъединицы терминазы, АТФазного компонента комплекса терминазы, ответственного за упаковку геномной дцДНК в формирующиеся капсиды (Gatherer et al., 2021).

Диапазон хозяев герпесвиралевых очень широк, а некоторые хозяева содержат несколько различных герпесвирусов (например, человек является хозяином девяти из них), хотя каждый конкретный вирус обладает узким спектром хозяев. Наиболее известным представителем *Herpesvirales* является вирус простого герпеса типа 1-го типа (HSV-1 — *Herpes simplex virus 1*), или *Simplexvirus humanalpha 1*. Известные в настоящее время морские герпесвирусы поражают двустворчатых моллюсков, коралловые полипы, рыб, морских черепах, ластоногих и китообразных. Герпес-подобные последовательности были идентифицированы в образцах тканей северного морского котика *Callorhinus ursinus*, дельфина-афалины *Tursiops truncatus*, косатки *Orcinus orca*, калифорнийского морского льва *Zalophus californianus*, которые, предположительно, принадлежат новым представителям *Alphaherpesvirinae* или *Gammaherpesvirinae* (Maness et al., 2011). В семействе *Malacoherpesviridae* был создан новый род, содержащий единственный вирус герпеса устриц 1-го типа (OyHV-1 — *Oyster herpes virus 1*), или *Ostreavirus ostreidmalaco 1* (табл. 1) (López-Sanmartín et al., 2016). Этот вирус был обнаружен у диких особей, личинок и эмбрионов обыкновенного осьминога *Octopus vulgaris* (Prado-Alvarez et al., 2021). Предполагается, что вирус острого инфекционного некроза

японского гребешка *Chlamys farreri*, который поражает хозяйства марикультуры, тоже является вариантом *O. ostreidmalaco 1* (Ren et al., 2013).

Империя (реалм) *Monodnaviria* была выделена в 2019 г. и включает 4 царства, 5 типов, 8 классов, 15 порядков, 21 семейство, 203 рода и 1575 видов (табл. 1). Представители этой империи широко распространены и заражают хозяев из всех трех вневирусных доменов биоты (архей, бактерий и эукариотов). Большинство моноднавириатов обладают оцДНК-геномами, которые реплицируются по типу катящегося кольца (Malathi, Devi, 2019) и кодируют гомологичные эндонуклеазы суперсемейства HUH (His-hydrophobic-His), иницирующие репликацию (Koonin et al., 2019b; Walker et al., 2020). Встречаются также атипичные вирусы с геномом в виде кольцевой дцДНК или линейной оцДНК.

Представители трех царств — *Loebviria* (51 вид), *Sangervirae* (22 вида) и *Trapavirae* (16 видов) — поражают прокариот, а царства *Shotokuvirae* (1486 видов) — эукариот. Предполагается, что в ходе эволюции моноднавириаты возникали неоднократно и независимо от линейных плазмид бактерий и архей (Kazlauskas et al., 2019).

Некоторые таксоны моноднавириатов на сегодняшний день широко представлены в научной литературе. Например, царство *Sangervirae* содержит семейство *Microviridae* (*Phixviricota*, *Malgrandaviricetes*), единственное в порядке *Petitvirales*, и включает два подсемейства — *Bullavirinae* (14 видов) и *Gokushovirinae* (8 видов). Микровиридовые являются одними из самых маленьких вирусов с оцДНК-геномами (4.5–6.0 kb), заключенными в безоболочечные икосаэдрические вирионы (25–27 нм). Вирусы из *Microviridae* инфицируют морские бактерии; они были идентифицированы в отложениях метановых сипов у побережья Калифорнии на глубине свыше 500 м (Bryson et al., 2015).

Семейство *Papillomaviridae* (*Shotokuvirae*, *Cossaviricota*, *Papovaviricetes*), входящее в порядок *Zurhausenvirales* (табл. 1), включает 133 вида небольших безоболочечных вирусов с дцДНК-геномами (5.7–8.6 kbp), упакованными в икосаэдрический капсид (55–60 нм) из 72 пентамеров МСР L1 и 12 молекул минорного капсидного белка (MiCP — minor capsid protein) L2 (Van Doorslaer et al., 2018). Папилломавирусы инфицируют рыб, рептилий, птиц и

млекопитающих (в том числе человека), поражая преимущественно эпителиальные клетки, и могут вызывать доброкачественную или злокачественную пролиферацию многослойного плоского эпителия (Kraberger et al., 2022).

Семейство Polyomaviridae (Shotokuvirae, Cossaviricota, Papovaviricetes) является единственным в порядке Sepolyvirales и содержит 117 видов (табл. 1) с кольцевыми дцДНК-генами (порядка 5 kbp), уложенными в вирионы икосаэдрической симметрии (40–50 нм), которые составлены из 72 пентамеров MCP VP1, а также MiCP VP2 и VP3. Каждый конкретный вирус из полиомавиридовых обладает узкой специфичностью, однако спектр потенциальных хозяев у этого семейства очень широкий. Представители Polyomaviridae изменяют активность регуляторных клеточных белков и блокируют клеточное деление в S-фазе, вызывая злокачественные трансформации инфицированных клеток. Наиболее известны полиомавиридовые, поражающие млекопитающих (включая человека), в том числе морских млекопитающих, например, полиомавирус калана (ELPyV-1 – *Enhydra lutris polyomavirus* 1), или *Betapolyomavirus enhydrae*, полиомавирус дельфина-белобочки 1-го типа (DDPV-1 – *Delphinus delphis polyomavirus* 1), или *Zetapolyomavirus delphini*. Описаны 4 представителя полиомавиридовых, поражающие рыб, например, полиомавирус дорады 1-го типа (SAPyV-1 – *Sparus aurata polyomavirus* 1), или *Thetapolyomavirus spari*; полиомавирус черного морского окуня 1-го типа (BSBPYV-1 – *Black sea bass polyomavirus* 1), или *Thetapolyomavirus censtriata* (Peretti et al., 2015), которые формируют отдельный род.

Семейство Parvoviridae (Shotokuvirae, Cossaviricota, Quintoviricetes) формирует порядок Piccovirales и включает 175 видов (табл. 1) с мелкими безоболочечными вирионами (18–30 нм), содержащими линейные оцДНК-геномы (4–6 kb) (Руководство ..., 2013). Представители подсемейства Parvovirinae заражают позвоночных (млекопитающих, птиц и рептилий), а представители подсемейства Densovirinae заражают насекомых, ракообразных и иглокожих (Cotmore et al., 2019). С использованием метагеномного подхода впервые для иглокожих было показано присутствие (без признаков патологии) денсовириновых в пищеварительном тракте и гонадах

трех видов морских ежей (*Colobocentrotus atratus*, *Tripneustes gratilla* и *Echinometra mathaei*) из рифовых сообществ Гавайского архипелага. Кроме того, эти вирусы были обнаружены в образцах окружающей среды (донных отложений и водной толщи) возможно в результате присутствия вирусных частиц в гаметах или фрагментах тканей морских ежей (Gudenkauf et al., 2014).

Империя (реалм) Riboviria, одобренная ICTV в 2019 г., является в настоящее время самой крупной в домене Virae по числу видов и разнообразию таксонов, включая 2 царства, 6 типов, 2 подтипа, 21 класс, 30 порядков, 8 подпорядков, 120 семейств, 53 подсемейства, 1035 родов, 84 подрода и 4521 вид (табл. 1).

Реалм Riboviria является монофилетическим (Koonin et al., 2020) и охватывает все вирусы с оцРНК(-), оцРНК(+) и дцРНК-геномами, которые содержат гены родственных РНК-зависимых РНК-полимераз (RdRp – RNA-dependent RNA-polymerase) для своей репликации (Koonin et al., 2020; Walker et al., 2019). В начале 2020 г. ICTV расширил этот реалм, включив в него практически все РНК-содержащие вирусы, в том числе использующие в схеме репликации стадию обратной транскрипции (Walker et al., 2020). Ряд таксонов в Riboviria хорошо известны вирусами наземной биоты, но и среди них постепенно становится известно все больше вирусов океана.

Семейство Peribunyaviridae (Negarnaviricota, Ellioviricetes, Bunyavirales – табл. 1) включает 7 родов и 141 вид с оболочечными сферическими или плеоморфными вирионами (80–120 нм), сегментированными (кольцевые замкнутые S-, M- L-сегменты в индивидуальных капсидах) оцРНК(-)-геномами (Hughes et al., 2020). Многие перибуньявиридовые являются арбовирусами, т.е. передаются путем биологической трансмиссии позвоночным животным членистоногими переносчиками (Lvov et al., 2015). В данном семействе выделен отдельный род *Lambavirus*, в который входит вирус большего окуня (LMBV – Largemouth bass virus), или *Lambavirus wisconsinense* (Waltzek et al., 2019). Описан перибуньявиридовый вирус китайского мохнаторукого краба (ESBV – *Eriocheir sinensis bunya-like virus*), не идентифицированный пока до уровня рода (Huang et al., 2019).

Семейство Paramyxoviridae (Negarnaviricota, Monjiviricetes, Mononegavirales) включает 17 родов и 86 видов с крупными оболочечными вирионами (300–500 нм) плейоморфной формы и оцРНК(–)-геномами (14.2–20.1 kb), уложенными в нуклеокапсид. Парамиксовиридовые инфицируют млекопитающих (в том числе человека), китообразных, птиц, рептилий и рыб (Rima et al., 2019).

Семейство Filoviridae (Negarnaviricota, Monjiviricetes, Mononegavirales) содержит 8 родов и 15 видов с нитевидными оболочечными вирионами (80 × 600–800 нм) и линейным оцРНК(–)-геномом. Некоторые филловиридовые являются возбудителями геморрагических лихорадок у человека с высокой летальностью, способными вызывать не только эпидемические вспышки, но и масштабные эпидемии (Щелканов и др., 2015). Долгое время считалось, что эволюция филловиридовых связана с крыланами (Chiroptera, Megachiroptera) (Щелканов и др., 2021б), однако открытие вирусов рыб из Filoviridae, а именно, вируса таитийской бородавчатой рыбы-клоуна (ASV – *Antennarius striatus virus*), или *Striavirus antennarii* (Shi et al., 2018), вируса Тапажос (TAPV – *Tapajos virus*), или *Tapjovirus bothropis* (Horie, 2021), вируса Кандер (KANV – *Kander virus*), или *Thamnovirus kanderense*, вируса Фиви (FIWV – *Fiwi virus*), или *Th. percae*, вируса северного тамнакона Вэньлин (WTSV – *Wenling Thamnaconus septentrionalis virus*), или *Th. thamnaconi* (Shi et al., 2018; Hierweger et al., 2021), заставляет подвергнуть серьезной ревизии механизмы формирования этого семейства.

Семейство Rhabdoviridae (Negarnaviricota, Monjiviricetes, Mononegavirales – табл. 1) включает 3 подсемейства, 46 родов и 318 видов с оболочечными вирионами характерной пулевидной или бациолловидной формы (70 × 180 нм) и оцРНК(–)-геномами (10–16 kb). Рабдовирусы заражают млекопитающих, включая человека (в частности, *Lyssavirus* включает возбудителей бешенства (Deviatkin et al., 2017)), птиц, рептилий, амфибий, рыб и членистоногих (Dietzgen et al., 2017). Представители родов *Sprivirus*, *Perhabdovirus* (Alpharhabdovirinae) и *Novirhabdovirus* (Gammarhabdovirinae) заражают исключительно рыб. Среди новирабдовирусов широко известен вирус инфекционной

геморрагической септицемии (IHSV – *Infectious hemorrhagic septicemia virus*) или *Novirhabdovirus piscine*, который является возбудителем смертельно опасного заболевания диких и искусственно выращиваемых костистых рыб. Он был зарегистрирован у десятков видов морских и пресноводных рыб Северной Атлантики (Bergh et al., 2023).

Семейство Orthomyxoviridae (Negarnaviricota, Insthoviricetes, Articulavirales – табл. 1) включает 9 родов и 21 вид, которые имеют плейоморфно-эллипсоидальные (вплоть до коротко-нитевидных) оболочечные вирионы (100–120 нм), нуклеокапсид спиральной симметрии и 6–8-сегментный оцРНК(–)-геном (суммарный размер 10.0–4.6 kb), реплицирующийся в ядре инфицированной клетки (Щелканов и др., 2011; Noda, 2012). Ортомиксовиридовые привлекают повышенное внимание благодаря вирусу гриппа А (*Alphainfluenzavirus influenzae*), природным резервуаром которого являются дикие птицы водно-околоводного экологического комплекса. Преодолевая межвидовые барьеры, этот вирус способен проникать в популяции млекопитающих (в том числе человека), адаптироваться к ним и вызывать опасные эпизоотии, эпидемии и пандемии с высокой летальностью (Львов и др., 2004; Щелканов, Львов, 2011). Одна из схем циркуляции *A. influenzae* в природных очагах, связанных со свиньями (*Sus scrofa*), описанная Шоупом еще в 1943 г., включает инфицирование паразитических свиных нематод *Metastrongylus elongatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) (Shope, 1943). Метастронгилезная концепция Шоупа позже дала возможность Щелканову с соавторами сформулировать тезис о том, что “возможно, изначально ортомиксовирусы были патогенами нематод, и циркуляция древних представителей этого семейства до сих пор происходит в популяциях глубоководных круглых червей” (Щелканов и др., 2011). Вирус инфекционной анемии лососевых (ISAV – *Infections salmon anemia virus*), или *Isavirus salmon*, инфицирует рыб семейства Salmonidae (Salmoniformes) и вызывает поражение системы кровообращения. Показано, что *I. salaris* способен передаваться лососевыми вшами – веслоногими рачками (Arthropoda: Crustacea, Copepoda), что позволяет отнести этот вирус к экологической группе арбовирусов (Щелканов и др., 2017). Рыбы являются

хозяевами еще двух родов ортомиксовиридовых, выделенных в 2021 г. — *Mykissvirus* и *Sardinivirus*.

Небольшое семейство Totiviridae (Orthornavirae, Duplornaviricota, Chrymotiviricetes, Ghabrivirales — табл. 1) включает 5 родов и 28 видов с безоболочечными икосаэдрическими вирионами (40 нм) и линейным дцРНК-геном (4.6–6.7 kb). Геном содержит две перекрывающиеся открытые рамки считывания, одна из которых (gag) кодирует МСР, а другая (pol) — RdRp (Wickner et al., 2011). Долгое время считалось, что хозяевами тотивиридовых являются грибы и простейшие. Но в последние годы наблюдается значительное увеличение числа новых видов вирусов, подобных тотивиридовым, поражающих моллюсков, ракообразных и рыб, но еще не классифицированных до уровня рода (De Lima et al., 2019). Наиболее известным Totiviridae-подобным вирусом является вирус миокардита рыб (PMCV — Piscine myocarditis virus) — возбудитель синдрома кардиомиопатии у атлантического лосося (Fritsvold et al., 2022). Два новых Totiviridae-подобных вируса были обнаружены у голубого краба *Callinectes sapidus*: тоти-подобный вирус голубого краба 1-го типа (CsTLV-1 — *Callinectes sapidus* toti-like virus 1) и тоти-подобный вирус голубого краба 2-го типа (CsTLV-2 — *Callinectes sapidus* toti-like virus 2). Филогенетический анализ аминокислотных последовательностей RdRp CsTLV-1 и CsTLV-2 позволил предположить, что они являются представителями двух новых родов Totiviridae (Zhao et al., 2022). Гиардиа-подобный вирус красноклешневого рака (CGV — *Cherax* Giardavirus-like virus) обнаружен у австралийского пресноводного рака *Cherax quadricarinatus*, а вирус инфекционного мионекроза (IMNV — Infectious myonecrosis virus) — у тихоокеанской белоногой креветки *Litopenaeus vannamei* (Edgerton et al., 1994).

Семейство Reoviridae до 2022 г. рассматривалось как самостоятельное семейство в порядке Reovirales и включало два подсемейства — Sedoreovirinae и Spinareovirinae, имеющих икосаэдрические вирионы (50–100 нм) из 1–3 концентрических слоев капсидных белков, сегментированный (10–12 линейных сегментов длиной 0.6–5.8 kbp) дцРНК-геном (суммарная протяженность 18–26 kbp). В настоящее время оба подсемейства переведены в ранг отдельных

семейств Sedoreoviridae и Spinareoviridae, формирующих порядок Reovirales — единственный в классе Resentoviricetes (Matthijnssens et al., 2022a, 2022b). Представители семейства Sedoreoviridae, включающего 48 видов, поражают млекопитающих, птиц, ракообразных, членистоногих, водоросли и растения (Matthijnssens et al., 2022a). Spinareoviridae включает 58 видов, поражающих млекопитающих, водных животных (млекопитающих, рыб, ракообразных, моллюсков), птиц, рептилий, членистоногих, грибы и растения (Matthijnssens et al., 2022b). Реовирусы Р и W2 были описаны как патогенные для двух видов ракообразных Средиземного моря: краба-плавунца *Macropipus depurator* и травяного краба *Carcinus mediterraneus* (Montanie et al., 1993). Реовирус рыб (PRV — Piscine reovirus) (Sedoreoviridae) или *Orthoreovirus piscine*, был обнаружен у выращиваемого на ферме атлантического лосося с воспалением сердца и скелетных мышц (Palacios et al., 2010), у кумжи *Salmo trutta* (Garseth et al., 2012) и у ряда других видов рыб, обитающих у побережья Северной Европы: золотой корюшки *Argentina silus*, обыкновенной ставриды *Trachurus trachurus*, мойвы *Mallotus villosus* и атлантической сельди *Clupea harengus* (Wiik-Nielsen et al., 2012). За пределами Норвегии *O. piscine* был обнаружен у лососевых в хозяйствах марикультуры у побережья Чили, Канады (Kibenge et al., 2013), Аляски (Marty et al., 2015), Ирландии и Дании (Rodger et al., 2014). Вирусные частицы, подобные вирионам реовирусов, были выделены из двустворчатых моллюсков (Renault, Novoa, 2004).

Получившее печальную известность семейство Coronaviridae (Orthornavirae, Pisuviricota, Pisoniviricetes, Nidovirales, Cornidovirineae — табл. 1) является одним из наиболее детализированных в таксономическом отношении семейств (как и другие семейства порядка Nidovirales), разработанных до уровня подрода и включает 3 подсемейства, 6 родов, 28 подродов и 54 вида. Округлые плейоморфные вирионы (120–160 нм) снабжены характерными булавовидными пепломерами (16–24 нм), которые хорошо видны на электронно-микроскопических фотографиях, за что семейство и получило свое название в 1968 г. Геном коронавирусовых содержит линейную оцРНК(+), уложенную в нуклеокапсид спиральной симметрии (Щелканов

и др., 2020в). Геномная РНК коронавируновых до недавнего времени считалась наиболее протяженной среди РНК-содержащих вирусов; рекордсменом здесь считался коронавирус белухи SW1 (Wh-CoV-SW1 – Beluga whale coronavirus SW1), или *Gammacoronavirus beluga whale SW1*, с результатом 31.5 kb (Woo et al., 2014). Однако, в настоящее время известен нидовирус секреторных клеток планарий (PSCNV – Planarian secretory cell nidovirus), не классифицированный пока до уровня семейства, у которого длина геномной РНК составляет 41.1 kb. Известны 7 представителей Coronaviridae, поражающие человека, при этом 3 из них относятся к числу особо опасных: SARS-CoV, MERS-CoV и SARS-CoV-2 (Щелканов и др., 2020б). Коронавириновые способны вызывать заболевания у морских млекопитающих (например, упомянутый выше *G. beluga whale SW1*) (Woo et al., 2014) и костистых рыб: в 2021 г. сформировано подсемейство Pitovirinae, род *Alphapironavirus* и подрод *Samovirus* с прототипным вирусом чавычи (OTV – *Oncorhynchus tshawytscha* virus, или *Alphapironavirus bona* (Woo et al., 2023).

Порядок Picornavirales (Orthornavirae, Pisuviricota, Pisoniviricetes – табл. 1) включает 8 семейств, половина которых, согласно современным данным (Caliciviridae, Dicistroviridae, Marnaviridae и Picornaviridae), включает морские вирусы. Члены порядка имеют икосаэдрический капсид (25–30 нм) и линейный оцРНК(+)-геном (7.0–15.5 kb) (Щелканов и др., 2015). Семейство Caliciviridae (11 родов, 13 видов) включает два рода (*Minovirus* и *Salovirus*), представители которых заражают рыб (Vinjé et al., 2019). Шестнадцать видов дицистровиридовых объединены в 3 рода и способны заражать членистоногих (в частности, ракообразных), а вирус синдрома Таура (TSV – Taura syndrome virus), или *Aparavirus tauraense* заражает белоногих креветок *Litopenaeus vannamei* (Valles et al., 2017). Семейство Marnaviridae включает 7 родов и 20 видов, заражающих морских фотосинтезирующих одноклеточных эукариот. Некоторые члены семейства известны из метагеномных исследований океанического виروпланктона (Lang et al., 2021). Пикорнавиридовые объединяют 5 подсемейств, 68 родов (включая два рода, не отнесенные к какому-либо подсемейству) и 158 видов. Большинство известных пикорнавирусов инфицируют млекопитающих и

птиц, некоторые из них обнаружены у рептилий, земноводных и рыб (Zell et al., 2017).

Семейство Togaviridae (Orthornavirae, Kitrinoviricota, Alsuviricetes, Martellivirales) включает единственный род *Alphavirus*, насчитывающий 32 вида со сферическими оболочечными вирионами (65–70 нм), имеющими икосаэдрический нуклеокапсид, в который уложен несегментированный оцРНК(+)-геном (9.7–12.0 kb) (Chen et al., 2018). Альфавирусы в подавляющем большинстве представляют собой арбовирусы, связанные с кровососущими комарами (Diptera: Culicidae) (Lvov et al., 2015). Один из альфавирусов – вирус панкреатита лососевых (SPDV – Salmon pancreas disease virus), или *Alphavirus pancreasalmone*, является опасным патогеном диких и искусственно выращиваемых лососевых рыб, вызывая у них болезнь поджелудочной железы и так называемую сонную болезнь (Jansen et al., 2017). Вирус размножается исключительно в организме рыб (в основном лососевых) и переносится, по-видимому, лососевыми вшами (паразитическими веслоногими рачками). В экспериментальных условиях показана прямая передача *A. pancreasalmone* от инфицированных рыб интактным (McLoughlin, Graham, 2007).

Семейство Birnaviridae в настоящее время отнесено к царству Orthornavirae, но другие крупные таксоны для него пока не определены. Это семейство вирусов с дцРНК размером около 6 kbp, икосаэдрические вирионы которых представляют собой безоболочечные однослойные частицы диаметром около 65 нм. Капсид с икосаэдрической геометрией состоит из единственного капсидного белка VP2, сгруппированного в тримеры и образующего выступы длиной около 4 нм. Геном состоит из двух линейных сегментов дцРНК: большого размером 3.1–3.6 kbp (A) и малого размером 2.8–3.3 kbp (B). Два комплекса рибонуклеопротеидов, образованные сегментами генома, связанными с копиями рибонуклеопротеида (VP3) и несколькими молекулами РНК-зависимой РНК-полимеразы (RdRp, VP1), упакованы внутри каждой частицы (Delmas et al., 2019). Одним из наиболее изученных бирнавиридовых является вирус инфекционного панкреонекроза (IPNV – Infections pancreatic necrosis virus), или *Aquabirnavirus salmonidae*, встречающийся

повсеместно, хозяевами которого являются лососевые, а также другие пресноводные и морские рыбы. Вирус передается как вертикально, так и горизонтально (Mutoloki et al., 2016).

Империя (реалм) Ribozuviria, выделенная в 2020 г., является наименее детализированной в таксономическом смысле, что согласуется с небольшим числом включенных в нее вирусов: 15 видов из 8 родов и одного семейства Kolmioviridae (табл. 1). Этот реалм охватывает вирусы-сателлиты особого типа, близкие по схеме функционирования кольцевого оцРНК(–)-генома к вирионам растений, имеющие рибозим (который разрезает мультимерные молекулы РНК при репликации по типу катящегося кольца) с единственным структурным геном (который кодирует нуклеопротеид), использующие репликативный аппарат хозяйской клетки и оболочечные белки хозяйского вируса для формирования вирионов (Lee et al., 2022). Наиболее актуальными рибозивиратами являются 8 вирусов гепатита дельта человека (HDV – Human delta virus), формирующих род *Deltavirus*: *D. italiense* (HDV-1), *D. japanense* (HDV-2), *D. peruense* (HDV-3), *D. taiwanense* (HDV-4), *D. togense* (HDV-5), *D. carense* (HDV-6), *D. cameroonense* (HDV-7) и *D. senegalense* (HDV-8), для которых хозяйским вирусом является вирус гепатита В (Blubervirales: Hepadnaviridae, *Orthohepadnavirus*) или *O. hepatitis B*. В настоящее время род *Deevirus* включает единственный вирус лучеперых рыб 1-го типа (RFFV-1 – Ray-finned fish virus 1), или *D. actinopterygii* (Chang et al., 2019).

Империя (реалм) Varidnaviria, выделенная в 2019 г., охватывает 2 царства, 3 типа, 7 классов, 15 порядков, 25 семейств, 81 род и 299 видов с дцДНК-геномами (табл. 1). Большинство вариднавириатов имеют общие гомологичные АТФазы, участвующие в упаковке геномной ДНК в капсид, и собственные ДНК-зависимые ДНК-полимеразы (DdDp – DNA-dependent DNA-polymerase). К царству Helvetiavirae относятся вирусы, заражающие архей или бактерий, тогда как Bamfordvirae включает несколько семейств, заражающих представителей как про-, так и эукариот (Woo et al., 2021). В классификации ICTV царство Bamfordvirae разделено на два типа: Nucleocytoviricota (который включает все крупные и гигантские ДНК-содержащие

вирусы) и Preplasmiviricota (который включает более мелкие ДНК-содержащие вирусы) (Koonin et al., 2020). Нуклеоцитовирикоты инфицируют только эукариот, тогда как преплазмивирикоты включают вирусы, инфицирующие представителей всех трех вневирусных доменов: Archaea, Bacteria и Eukaryota.

Семейство Phycodnaviridae – единственное в Algavirales (Bamfordvirae, Nucleocytoviricota, Megaviricetes) – включает вирусы эукариотических водорослей: *Chlorovirus* (19 видов), *Coccolithovirus* (1), *Phaeovirus* (9), *Prasinovirus* (2), *Prymnesiovirus* (1) и *Raphidovirus* (1) (Van Etten et al., 2002). Фикоднавиридовые имеют крупные оболочечные вирионы (100–220 нм) с икосаэдрическим капсидом, состоящим из 20 субъединиц T = 3 и 12 T = 5 (всего 5040 молекул МСР), который упаковывает дцДНК-геном (100–560 kbp) (Finke et al., 2017). Фикоднавиридовые, заражая пресноводные или морские водоросли, встречаются в водах всех морей и океанов. Таксономия фикоднавиридовых изначально основывалась на круге хозяев. Хлоровирусы выделяли по их способности заражать пресноводные хлорелла-подобные зеленые водоросли. Кокколитовирусы, примнезиовирусы и рафидовирусы имеют широкий круг хозяев, при этом отдельные вирусы редко пересекают видовой барьер своих хозяев. Феовирусы инфицируют споры или гаметы нитевидных бурых водорослей (McKeown et al., 2017). Филогенетический анализ DdDp позволил установить, что представители Phycodnaviridae более тесно связаны друг с другом по сравнению с другими дцДНК-вирусами и образуют самостоятельную монофилетическую группу (Dunigan et al., 2006).

Порядок Imitervirales (Bamfordvirae, Nucleocytoviricota, Megaviricetes – табл. 1) включает 4 семейства (Allomimiviridae, Mesomimiviridae, Mimiviridae и Schizomimiviridae), представители которых заражают микроскопических одноклеточных простейших, в первую очередь амёб. Имитервиралевые имеют гигантский для Virae размер вириона 600–800 нм, поэтому вирусы этого порядка долгое время ошибочно считали внутриклеточными паразитическими бактериями. Крупные размеры вирионов делают имитервиралевых, во-первых, видимыми в световой микроскоп, а во-вторых, не позволяют

фильтроваться через стандартные для вирусологии 200 нм фильтры. Морфология вириона тоже несколько необычна: икосаэдрический белковый капсид (400500 нм) покрыт слоем волокон длиной 100–200 нм, образующих “опушенную” частицу; нуклеокапсид, содержащий геномную ДНК, окружен липидной оболочкой (которая занимает промежуточное положение между нуклео- и внешним капсидом) (Colson et al., 2017). Геном представлен линейной дцДНК очень большой протяженности (свыше 1100 kbp), в составе которого выявлено около 1000 генов (что больше, чем у многих бактерий). Помимо необычного размера, впервые для вирусов было обнаружено, что геном мимивируса содержит вирусные гомологи многих генов, которые, как считается, характерны для клеточных организмов. Таким образом, Imitervirales представляет наиболее сложные вирусы из описанных в настоящее время (Abergel, Claverie, 2020). С помощью “филогенетического картирования” известных типов ДНК-полимеразы, ключевого фермента, общего для крупных ДНК-вирусов и клеточных организмов, было показано, что морские вирусы, относящиеся к Imitervirales, являются второй по распространенности группой (после морских бактериофагов), в значительной степени доминирующей над другими известными вирусами эукариот. Мимивирусы, вероятно, заражают множество гетеротрофных протистов. Также было обнаружено, что представители имитервиралевых инфицируют различные микроводоросли (гаптофиты и хлорофиты). Имеются косвенные данные (в основном из метагеномных исследований), что мимивиридовые инфицируют многоклеточные организмы, такие как октокораллы и известковые губки (Porifera) (Claverie et al., 2009), а также осетровых (Abergel, Claverie, 2020) и даже млекопитающих (включая человека) (Vincent et al., 2010).

Вирусы из Imitervirales проникают в клетку путем фагоцитоза, который осуществляет сам хозяин. По этой причине эти вирусы не могут быть менее 400 нм, поскольку это предел чувствительности псевдоподий хозяина. После вскрытия капсида внутренняя липидная мембрана сливается с мембраной фагосомы, обеспечивая выход нуклеокапсида в цитоплазму, где образуются новые вирионы на основе собственных репликативных механизмов вируса. В цитоплазме во множестве обнаруживаются

вирусы-сателлиты, которые, как выясняется, представляют собой вирофаги — особую форму сателлитизма, когда вирус-паразит целиком зависит от вируса хозяина, используя его репликативный аппарат и даже распространяясь внутри гигантского хозяйского вириона. Например, вирус Sputnik-сателлит *Mimivirus* (MVDV-Spt — *Mimivirus*-dependent virus Sputnik), или *Sputnikvirus mimivirusdepende* (Lavidaviridae) (Руководство ..., 2013).

Открытие гигантских ДНК-содержащих вирусов, входящих в Imitervirales, поднимает фундаментальную проблему их происхождения. Удивительно, что самые крупные вирусы так долго принимали за бактерии. Однако постепенно накапливается все больше данных о том, что они оказывают значительное экологическое воздействие на морские экосистемы благодаря регулированию планктонных популяций и заражению морских беспозвоночных (Claverie et al., 2009; Vincent et al., 2010; Abergel, Claverie, 2020).

Семейство Iridoviridae (Bamfordvirae, Nucleocytoviricota, Megaviricetes, Pimascovirales — табл. 1) содержит вирусы с крупными икосаэдрическими вирионами (150–200 нм), содержащими линейные дцДНК-геномы (100–220 kbp). Вирионы содержат внутреннюю липидную мембрану, расположенную между нуклео- и внешним капсидами. Представители *Lymphocystivirus* (Alphairidovirinae) заражают рыб, а *Iridovirus* и *Chloriridovirus* (Betairidovirinae) способны инфицировать морских ракообразных (Williams et al., 2016; Chinchar et al., 2017). Имеются сведения об иридовиридо-подобных вирусах у двусторчатых моллюсков (Renault, Novoa, 2004).

Класс Naldaviricetes пока не отнесен к какому-либо типу. Этот класс содержит один порядок (Lefavirales) и одно семейство (Nimaviridae) (табл. 1). Образование нуклеокапсида и сборка интактного вириона происходят в ядре; в цитоплазме происходит только трансляция вирусных белков. Представители Naldaviricetes имеют общий набор уникальных генов, не обнаруженных в других вирусах, включая субъединицы ДНК-полимеразы и РНК-полимеразы, четыре гена фактора поздней экспрессии и гены фактора инфекционности. Эти вирусы включают несколько генов, которые отдаленно связаны с основными генами Nucleocytoviricota (Iranzo

et al., 2016). Nimaviridae включает единственный род *Whispovirus* и один вид — вирус белых пятен ракообразных (WSSV — White spot syndrome virus), или *Whispovirus whitespote*, способный вызывать массовую гибель креветок на фермах. Вирус *W. whitespote* имеет оболочечные вирионы палочковидной формы (70–170 × 240–380 нм) с нитевидным концевым отростком. Стержнеобразные нуклеокапсиды включают кольцевой дцДНК-геном (293 kbp) (Wang et al., 2019). Ранее предполагаемые бакуловиридовые инфекции (характерные для насекомых) ракообразных, в частности, голубых крабов и азиатской тигровой креветки, обитающих на Атлантическом побережье и в Мексиканском заливе, как оказалось, вызваны вирусами из Nudiviridae, близкородственными к Baculoviridae (Harrison et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последней четверти XX века человечество осознало (хотя и не до конца приняло), что наша планета принадлежит микроорганизмам. При этом назывались два прокариотических домена — археи и бактерии. К концу первой четверти века нынешнего постепенно приходит понимание того, что домен Virae, долгое время остававшийся призраком живого, все отчетливее проглядывается в облике биосферы: его представители не только доминируют во всех экологических нишах количественно, но и во многом определяют их функционирование, модулируя все без исключения экологические взаимодействия. Более того, нельзя исключать, что некоторые вирусы представляют собой докембрийскую форму жизни, уступившую планету современной биоте в обмен на ее полный контроль. Но как бы там ни было, ключи к пониманию масштабов и эволюции домена Virae надежно упрятаны в глубинах Мирового океана.

По аналогии с другими сферами Земли принято выделять сферу существования вирусов (виросферу). Разумеется, виросфера не может функционировать в отрыве от биосферы. Однако виросфера не только полностью охватывает биосферу, но и — благодаря наличию в жизненном цикле большинства вирусов стадии вириона — значительно расширяет ее пределы. Глубоко под толщами донных отложений Мирового океана ждут своего часа немыслимые количества

вирионов, на сотни миллионов лет пережившие популяции своих хозяев и всегда готовые в результате естественных геологических процессов подняться на поверхность. И пусть значительная часть этих древних вирусов погибнет, столкнувшись с изменившимися условиями жизни на планете, но и одного успешного вириона будет достаточно, чтобы вызвать очередную биологическую катастрофу (хотя бы на уровне планктонных сообществ, но умеем ли мы сегодня просчитывать долгосрочные последствия эпипланктонотий?). Более того, именно вирусы с наибольшей вероятностью можно обнаружить и за пределами Земли: микроскопические капельки жидкости способны преодолевать притяжение планеты в результате различного рода катаклизмов (тайфунов, извержения вулканов, столкновения Земли с космическими телами) и путешествовать в космическом пространстве, служа своеобразными маяками, сигнализирующими о существовании жизни, за пределами Земли. И кто знает, не встретят ли космические путешественники, дремлющие внутри своих нуклеокапсидов, новых потенциальных хозяев в океанах далеких планет?..

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Дальневосточного федерального университета, Научно-исследовательского института эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристова В.А., Колобухина Л.В., Щелканов М.Ю., Львов Д.К. Экология вируса Крымской-Конго

- геморрагической лихорадки и особенности клиники на территории России и сопредельных стран // *Вопр. вирусологии*. 2001. Т. 46. № 4. С. 7–15.
- Беседнова Н.Н., Андрюков Б.Г., Запорожец Т.С. и др. Оболочечные вирусы – патогенетическая мишень лектинов цианобактерий // *Антибиотики и химиотерапия*. 2022. Т. 67. № 5–6. С. 39–60.
- Какарека Н.Н., Козловская З.Н., Волков Ю.Г. и др. Неповирусы (Picornavirales, Secoviridae, Nepovirus) на юге Дальнего Востока: результаты многолетнего мониторинга // *Юг России: экология, развитие*. 2017. № 4. С. 105–119.
- Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. Теоретическая физика. Гидродинамика. М.: Наука. 1988. Т. 10. 736 с.
- Львов Д.К., Аристова В.А., Бутенко А.М. и др. Вирусы серогруппы Калифорнийского энцефалита и вызываемые ими заболевания: клинико-эпидемиологическая характеристика, географическое распространение, методы вирусологической и серологической диагностики. М.: РАМН. 2003. 41 с.
- Львов Д.К., Ямникова С.С., Федякина И.Т. и др. Экология и эволюция вирусов гриппа в России (1979–2002 гг.) // *Вопр. вирусологии*. 2004. Т. 49. № 3. С. 17–24.
- Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных. Ред. Д.К. Львов. М.: МИА. 2013. 1200 с.
- Щелканов М.Ю. Этиология COVID-19. В кн.: COVID-19: от этиологии до вакцинопрофилактики. М.: ГЭОТАР-Медиа. 2023. С. 11–53.
- Щелканов М.Ю., Дунаева М.Н., Москвина Т.В. и др. Каталог вирусов рукокрылых (2020) // *Юг России: экология, развитие*. 2020а. Т. 15. № 3. С. 6–30.
- Щелканов М.Ю., Еремин В.Ф., Сахурия И.Б. и др. Дегидрогеназная активность инфицированных клеток и биологические свойства различных вариантов ВИЧ-1 // *Биохимия*. 1999. Т. 64. № 4. С. 513–519.
- Щелканов М.Ю., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Толкач В.Ф. Становление фитовирусологии на Дальнем Востоке в контексте развития отечественной вирусологии. Владивосток: Изд-во ДВФУ. 2022. 142 с.
- Щелканов М.Ю., Колобухина Л.В., Бургасова О.А. и др. COVID-19: этиология, клиника, лечение // *Инфекция и иммунитет*. 2020б. Т. 10. № 3. С. 421–445.
- Щелканов М.Ю., Леонова Г.Н., Галкина И.В., Андрюков Б.Г. У истоков концепции природной очаговости // *Здоровье населения и среда обитания*. 2021а. № 5. С. 16–25.
- Щелканов М.Ю., Львов Д.К. Генотипическая структура рода *Influenza A virus* // *Вестн. РАМН*. 2011. № 5. С. 19–23.
- Щелканов М.Ю., Львов Д.К. Новый субтип вируса гриппа А от летучих мышей и новые задачи эколого-вирусологического мониторинга // *Вопр. вирусологии*. 2012. Приложение 1. С. 159–168.
- Щелканов М.Ю., Попова А.Ю., Дедков В.Г. и др. История изучения и современная классификация коронавирусов (Nidovirales: Coronaviridae) // *Инфекция и иммунитет*. 2020в. Т. 10. № 2. С. 221–246.
- Щелканов М.Ю., Суняйкин А.Б., Коваленко Т.С., Львов Д.К. Современная таксономия пикорнавирусов (Picornavirales, Picornaviridae) // *Инфекционные болезни: новости, мнения, обучение*. 2015. № 3. С. 53–64.
- Щелканов М.Ю., Табакаева Т.В., Любченко Е.Н. и др. Рукокрылые: общая характеристика отряда. Владивосток: Изд-во ДВФУ. 2021б. 130 с.
- Щелканов М.Ю., Федякина И.Т., Прошина Е.С. и др. Таксономическая структура Orthomyxoviridae: современное состояние и ближайшие перспективы // *Вестн. РАМН*. 2011. № 5. С. 12–19.
- Щелканов М.Ю., Шульгина М.А., Степаньков А.П. и др. Инфекционная анемия лососевых // *Юг России: экология, развитие*. 2017. Т. 12. № 2. С. 120–134.
- Abergel C., Claverie J.-M. Giant viruses // *Curr. Biol*. 2020. V. 30. P. R1108–R1110.
- Adams M.J., Lefkowitz E.J., King A.M.Q. et al. 50 years of the International Committee on Taxonomy of Viruses: progress and prospects // *Arch. Virol*. 2017. V. 162. P. 1441–1446.
- Adriaenssens E.M. Phage diversity in the human gut microbiome: a taxonomist's perspective // *mSystems*. 2021. V. 6. e0079921. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00799-21>
- Ahlers L.R., Bastos R.G., Hiroyasu A., Goodman A.G. Invertebrate iridescent virus 6, a DNA virus, stimulates a mammalian innate immune response through RIG-I-like receptors // *PLoS One*. 2016. V. 11. e0166088. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166088>
- Ahlgren N.A., Fuchsman C.A., Rocap G., Fuhrman J.A. Discovery of several novel, widespread, and ecologically distinct marine Thaumarchaeota viruses that encode amoC nitrification genes // *ISME J*. 2019. V. 13. P. 618–631. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0289-4>
- Ambalavanan L., Iehata S., Fletcher R. et al. A review of marine viruses in coral ecosystem // *J. Mar. Sci. Eng*. 2021. V. 9. № 7. P. 711. <https://doi.org/10.3390/jmse9070711>
- Anthony S., Epstein J.H., Murray K.A. et al. A strategy to estimate unknown viral diversity in mammals //

- MBio. 2013. V. 4. P. 1–15. <https://doi.org/10.1128/mBio.00598-13>
- Arnold B.J., Huang I-T., Hanage W.P. Horizontal gene transfer and adaptive evolution in bacteria // *Nat. Rev. Microbiol.* 2022. V. 20. P. 206–218.
- Arnold H.P., Zillig W., Ziese U. et al. A novel lipothrixvirus, SIFV, of the extremely thermophilic crenarchaeon *Sulfolobus* // *Virology*. 2000. V. 267. P. 252–266. <https://doi.org/10.1038/s41579-021-00650-4>
- Bagga S., Bouchard M.J. Cell cycle regulation during viral infection // *Cell cycle control: Mechanisms and protocol. Methods Mol. Biol.* Springer. 2014. V. 1170. P. 165–227. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0888-2_10
- Baltimore D. Expression of animal virus genomes // *Bacteriol. Rev.* 1971. V. 35. P. 235–241. <https://doi.org/10.1128/br.35.3.235-241.1971>
- Bar-On Y.M., Milo R. The biomass composition of the oceans: a blueprint of our blue planet // *Cell*. 2019. V. 179. P. 1451–1454. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.11.018>
- Baquero D.P., Liu Y., Wang F. et al. Structure and assembly of archaeal viruses // *Adv. Virus Res.* 2020. V. 108. P. 127–164. <https://doi.org/10.1016/bs.aivir.2020.09.004>
- Bergh Ø., Boutrup T.S., Johansen R. et al. Viral haemorrhagic septicemia virus (VHSV) isolated from Atlantic herring, *Clupea harengus*, causes mortality in bath challenge on juvenile herring // *Viruses*. 2023. V. 15. Art. ID 152. <https://doi.org/10.3390/v15010152>
- Besednova N.N., Andryukov B.G., Zaporozhets T.S. et al. Antiviral effects of polyphenols from marine algae // *Biomedicines*. 2021. V. 9. P. 1–23. <https://doi.org/10.3390/biomedicines9020200>
- Boras J.A., Sala M.M., Vázquez-Domínguez E. et al. Annual changes of bacterial mortality due to viruses and protists in an oligotrophic coastal environment (NW Mediterranean) // *Environ. Microbiol.* 2009. V. 11. P. 1181–1193. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01849.x>
- Børshheim K.Y., Bratbak G., Heldal M. Enumeration and biomass estimation of planktonic bacteria and viruses by transmission electron microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1990. V. 56. P. 352–356. <https://doi.org/10.1128/aem.56.2.352-356.1990>
- Breitbart M. Marine viruses: truth or dare // *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2012. V. 4. P. 425–448. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142805>
- Breitbart M., Bonnain C., Malki K., Sawaya N.A. Phage puppet masters of the marine microbial realm // *Nat. Microbiol.* 2018. V. 3. P. 754–766. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0166-y>
- Breitbart M., Felts B., Kelley S. et al. Diversity and population structure of a near-shore marine-sediment viral community // *Proc. R. Soc. London. B.* 2004. V. 271. P. 565–574. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2628>
- Breitbart M., Salamon P., Andresen B. et al. Genomic analysis of uncultured marine viral communities // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2002. V. 99. P. 14250–14255. <https://doi.org/10.1073/pnas.202488399>
- Brum J.R., Hurwitz B.L., Schofield O. et al. Seasonal time bombs: dominant temperate viruses affect Southern Ocean microbial dynamics // *ISME J.* 2016. V. 10. P. 437–449. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.125>
- Brum J.R., Ignacio-Espinoza J.C., Roux S. et al. Ocean plankton. Patterns and ecological drivers of ocean viral communities // *Science*. 2015. V. 348. № 6237. Art. ID 1261498. <https://doi.org/10.1126/science.1261498>
- Bryson S.J., Thurber A.R., Correa A.M.S. et al. A novel sister clade to the enterobacteria microviruses (family *Microviridae*) identified in methane seep sediments // *Environ. Microbiol.* 2015. V. 17. P. 3708–3721. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12758>
- Cai L., Jørgensen B.B., Suttle C.A. et al. Active and diverse viruses persist in the deep sub-seafloor sediments over thousands of years // *ISME J.* 2019. V. 13. P. 1857–1864. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0397-9>
- Campillo-Balderas J.A., Lazcano A., Becerra A. Viral genome size distribution does not correlate with the antiquity of the host lineages // *Front. Ecol. Evol.* 2015. V. 3. Art. ID 143. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00143>
- Chang W.S., Pettersson J.H., Le Lay C. et al. Novel hepatitis D-like agents in vertebrates and invertebrates // *Virus Evol.* 2019. V. 5. vez021. <https://doi.org/10.1093/ve/vez021>
- Chen R., Mukhopadhyay S., Merits A. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Togaviridae* // *J. Gen. Virol.* 2018. V. 99. P. 761–762. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001072>
- Chiang Y.N., Penadés J.R., Chen J. Genetic transduction by phages and chromosomal islands: the new and noncanonical // *PLoS Pathog.* 2019. V. 15. e1007878. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1007878>
- Chinchar V.G., Hick P., Ince I.A. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Iridoviridae* // *J. Gen. Virol.* 2017. V. 98. P. 890–891. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.000818>
- Claverie J.M., Grzela R., Lartigue A. et al. Mimivirus and Mimiviridae: giant viruses with an increasing number of potential hosts, including corals and sponges // *J. Invertebr. Pathol.* 2009. V. 101. P. 172–180. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2009.03.011>
- Colson P., La Scola B., Levasseur A. et al. Mimivirus: leading the way in the discovery of giant viruses of amoebae // *Nat. Rev. Microbiol.* 2017. V. 15. P. 243–254. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.197>

- Cotmore S.F., Agbandje-McKenna M., Canuti M. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Parvoviridae* // J. Gen. Virol. 2019. V. 100. P. 367–368. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001212>
- Coutinho F.H., Silveira C.B., Gregoracci G.B. et al. Marine viruses discovered via metagenomics shed light on viral strategies throughout the oceans // Nat. Commun. 2017. V. 8. Art. ID 15955. <https://doi.org/10.1038/ncomms15955>
- Cram J., Parada A.E., Fuhrman J.A. Dilution reveals how viral lysis and grazing shape microbial communities // Limnol. Oceanogr. 2016. V. 61. P. 889–905. <https://doi.org/10.1002/lno.10259>
- Dart E., Fuhrman J.A., Ahlgren N. Diverse marine T4-like cyanophage communities are primarily comprised of low-abundance species including species with distinct seasonal, persistent, occasional, or sporadic dynamics // Viruses. 2023. V. 15. Art. 581. <https://doi.org/10.3390/v15020581>
- Danovaro R., Dell'Anno A., Corinaldesi C. et al. Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems // Nature. 2008. V. 454. P. 1084–1087. <https://doi.org/10.1038/nature07268>
- Danovaro R., Dell'Anno A., Corinaldesi C. et al. Virus-mediated archaeal hecatomb in the deep seafloor // Sci. Adv. 2016. V. 2. e1600492. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600492>
- De Lima J.G.S., Teixeira D.G., Freitas T.T. et al. Evolutionary origin of 2A-like sequences in *Totiviridae* genomes // Virus Res. 2019. V. 259. P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2018.10.011>
- Dell'Anno A., Corinaldesi C., Danovaro R. Virus decomposition provides an important contribution to benthic deep-sea ecosystem functioning // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2015. V. 112. P. E2014–E2E19. <https://doi.org/10.1073/pnas.1422234112>
- Delmas B., Attoui H., Ghosh S. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Birnaviridae* // J. Gen. Virol. 2019. V. 100. P. 5–6. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001185>
- DeLong J.P., Van Etten J.L., Al-Ameeli Z. et al. The consumption of viruses returns energy to food chains // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2023. V. 120. e2215000120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2215000120>
- Deng L., Krauss S., Feichtmayer F. et al. Grazing of heterotrophic flagellates on viruses is driven by feeding behavior // Environ. Microbiol. Rep. 2014. V. 6. P. 325–330. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12119>
- Deviatkin A.A., Lukashev A.N., Poleshchuk E.M. et al. The phylodynamics of the rabies viruses in the Russian Federation // PLoS One. 2017. V. 12. e0171855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171855>
- Diaz J.M., Plummer S. Production of extracellular reactive oxygen species by phytoplankton: past and future directions // J. Plankton Res. 2018. V. 40. P. 655–666. <https://doi.org/10.1093/plankt/fby039>
- Dietzgen R.G., Kondo H., Goodin M.M. et al. The family *Rhabdoviridae*: mono- and bipartite negative-sense RNA viruses with diverse genome organization and common evolutionary origins // Virus Res. 2017. V. 227. P. 158–170. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2016.10.010>
- Dion M.B., Oechslin F., Moineau S. Phage diversity, genomics and phylogeny // Nat. Rev. Microbiol. 2020. V. 18. P. 125–138. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0311-5>
- Duda R.L., Teschke C.M. The amazing HK97 fold: versatile results of modest differences // Curr. Opin. Virol. 2019. V. 36. P. 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2019.02.001>
- Dunigan D., Fitzgerald L.A., Van Etten J.L. Phycodnaviruses: a peek at genetic diversity // Virus Res. 2006. V. 117. P. 119–132. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2006.01.024>
- Dyall-Smith M., Palm P., Wanner G. et al. *Halobacterium salinarum* virus ChaoS9, a novel Halovirus related to PhiH1 and PhiCh1 // Genes (Basel). 2019. V. 10. Art. ID 194. <https://doi.org/10.3390/genes10030194>
- Edgerton B., Owens L., Giasson B., De Beer S. Description of a small dsRNA virus from freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus* // Dis. Aquat. Org. 1994. V. 18. P. 63–69. <https://doi.org/10.3354/dao018063>
- Edwards R.A., Rohwer F. Viral metagenomics // Nat. Rev. Microbiol. 2005. V. 3. P. 504–510. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1163>
- Edwards K.F., Steward G.F., Schrisopher C.R. Making sense of virus size and the tradeoffs shaping viral fitness // Ecol. Lett. 2021. V. 24. P. 363–373. <https://doi.org/10.1111/ele.13630>
- Eich C., Biggs T.E.G., Van de Poll W.H. et al. Ecological importance of viral lysis as a loss factor of phytoplankton in the Amundsen Sea // Microorganisms. 2022. V. 10. Art. ID 1967. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10101967>
- Evans C., Brussaard C.P.D. Regional variation in lytic and lysogenic viral infection in the Southern Ocean and its contribution to biogeochemical cycling // Appl. Environ. Microbiol. 2012. V. 78. P. 6741–6748. <https://doi.org/10.1128/AEM.01388-12>
- Finke J.F., Winget D.M., Chan A.M., Suttle C.A. Variation in the genetic repertoire of viruses infecting *Micromonas pusilla* reflects horizontal gene transfer and links to their environmental distribution // Viruses. 2017. V. 9. Art. ID 116. <https://doi.org/10.3390/v9050116>

- Forterre P., Prangishvili D. The major role of viruses in cellular evolution: facts and hypotheses // *Curr. Opin. Virol.* 2013. V. 3. P. 558–565. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2013.06.013>
- Fritsvold C., Mikalsen A.B., Haugland Ø. et al. Characterization of early phases of cardiomyopathy syndrome pathogenesis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) through various diagnostic methods // *J. Fish Dis.* 2022. V. 45. P. 1267–1279. <https://doi.org/10.1111/jfd.13659>
- Garseth Å.H., Fritsvold C., Opheim M. et al. Piscine reovirus (PRV) in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and sea-trout, *Salmo trutta* L., in Norway // *J. Fish Dis.* 2012. V. 36. P. 483–493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2012.01450.x>
- Gatherer D., Depledge D.P., Hartley C.A. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Herpesviridae* 2021 // *J. Gen. Virol.* 2021. V. 102. Art. ID 001673. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001673>
- Gregory A.C., Zayed A.A., Conceição-Neto N. et al. Marine DNA viral macro- and microdiversity from pole to pole // *Cell.* 2019. V. 177. P. 1109–1123. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.03.040>
- Gudenkauf B.M., Eaglesham J.B., Aragundi W., Hewson I. Discovery of urchin-associated densoviruses (family Parvoviridae) in coastal waters of the Big Island, Hawaii // *J. Gen. Virol.* 2014. V. 95. P. 652–658. <https://doi.org/10.1099/vir.0.060780-0>
- Guelin A. Bacteriophages and intestinal bacteria in sea fish and the problem of polluted waters // *Ann. Inst. Pasteur (Paris)*. 1952. V. 83. P. 46–56.
- Gulyaeva A., Garmaeva Z., Kurilshiko A. et al. Diversity and ecology of *Caudoviricetes* phages with genome terminal repeats in fecal metagenomes from four Dutch cohorts // *Viruses*. 2022. V. 14. Art. ID 2305. <https://doi.org/10.3390/v14102305>
- Hara S., Terauchi K., Koike I. Abundance of viruses in marine waters: assessment by epifluorescence and transmission electron microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1991. V. 57. P. 2731–2734. <https://doi.org/10.1128/aem.57.9.2731-2734.1991>
- Häring M., Vestergaard G., Brügger K. et al. Structure and genome organization of AFV2, a novel archaeal lipothrixvirus with unusual terminal and core structures // *J. Bacteriol.* 2005. V. 187. P. 3855–3858. <https://doi.org/10.1128/JB.187.11.3855-3858.2005>
- Harrison R.L., Herniou E.A., Bézier A. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Nudiviridae* // *J. Gen. Virol.* 2020. V. 101. P. 3–4. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001381>
- He T., Jin M., Zhang X. Marine viruses // *Virus infection and tumorigenesis* / Ed. X. Zhang Singapore: Springer Nature. 2019. P. 25–62. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6198-2_2
- Hevroni G., Flores-Urbe J., Bėj O., Philosof A. Seasonal and diel patterns of abundance and activity of viruses in the Red Sea // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2020. V. 117. P. 29738–29747. <https://doi.org/10.1073/pnas.2010783117>
- Hierweger M.M., Koch M.C., Rupp M. et al. Novel Filoviruses, Hantavirus, and Rhabdovirus in freshwater fish, Switzerland, 2017. *Emerging Infect. Dis.* 2021. V. 27. P. 3082–3091. <https://doi.org/10.3201/eid2712.210491>
- Hobbs Z., Abedon S.T. Diversity of phage infection types and associated terminology: the problem with “Lytic or lysogenic” // *FEMS Microbiol. Lett.* 2016. V. 363. fnw047. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnw047>
- Horie M. Identification of a novel filovirus in a common lancehead (*Bothrops atrox* (Linnaeus, 1758)) // *J. Vet. Med. Sci.* 2021. V. 83. P. 1485–1488. <https://doi.org/10.1292/jvms.21-0285>
- Howard-Varona C., Hargreaves K.R., Abedon S.T., Sullivan M.B. Lysogeny in nature: mechanisms, impact and ecology of temperate phages // *ISME J.* 2017. V. 11. P. 1511–1520. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.16>
- Huang P., Zhang X., Ame K.H. et al. Genomic and phylogenetic characterization of a bunya-like virus from the freshwater Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* // *Acta Virol.* 2019. V. 63. P. 433–438. https://doi.org/10.4149/av_2019_410
- Hughes H.R., Adkins S., Alkhovskiy S. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Peribunyaviridae* // *J. Gen. Virol.* 2020. V. 101. P. 1–2. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001365>
- Hurwitz B.L., Brum J.R., Sullivan M.B. Depth-stratified functional and taxonomic niche specialization in the ‘core’ and ‘flexible’ Pacific Ocean virome // *ISME J.* 2015. V. 9. P. 472–484. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.143>
- Iranzo J., Krupovic M., Koonin E.V. The double-stranded DNA virosphere as a modular hierarchical network of gene sharing // *MBio.* 2016. V. 7. e00978-16. <https://doi.org/10.1128/mBio.00978-16>
- Jansen M.D., Jensen B.B., McLoughlin M.F. et al. The epidemiology of pancreas disease in salmonid aquaculture: a summary of the current state of knowledge // *J. Fish Dis.* 2017. V. 40. P. 141–155. <https://doi.org/10.1111/jfd.12478>
- Jin M., Cai L., Ma R. et al. Prevalence of temperate viruses in deep South China Sea and western Pacific Ocean // *Deep-Sea Res. Pt. I.* 2020. V. 166. Art. ID 103403. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103403>

- Jover L.F., Effler T.C., Buchan A. et al. The elemental composition of virus particles: implications for marine biogeochemical cycles // *Nat. Rev. Microbiol.* 2014. V. 12. P. 519–528. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3289>
- Kazlauskas D., Varsani A., Koonin E.V., Krupovic M. Multiple origins of prokaryotic and eukaryotic single-stranded DNA viruses from bacterial and archaeal plasmids // *Nat. Commun.* 2019. V. 10. Art. ID 3425. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11433-0>
- Kibenge M.J.T., Iwamoto T., Wang Y. et al. Whole-genome analysis of piscine reovirus (PRV) shows PRV represents a new genus in family *Reoviridae* and its genome segment S1 sequences group it into two separate sub-genotypes // *Viol. J.* 2013. V. 10. Art. ID 230. <https://doi.org/10.1186/1743-422X-10-230>
- Kraberger S., Austin C., Farkas K. et al. Discovery of novel fish papillomaviruses: from the Antarctic to the commercial fish market // *Virology.* 2022. V. 565. P. 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2021.10.007>
- Koonin E.V., Dolja V.V., Krupovic M. et al. Global organization and proposed megataxonomy of the virus world // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2020. V. 84. e00061-19. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00061-19>
- Koskella B., Meaden S. Understanding bacteriophage specificity in natural microbial communities // *Viruses.* 2013. V. 5. P. 806–823. <https://doi.org/10.3390/v5030806>
- Krupovic M., Dolja V.V., Koonin E.V. The LUCA and its complex virome // *Nat. Rev. Microbiol.* 2020. V. 18. P. 661–670. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0408-x>
- Krupovic M., Kuhn J.S., Wang F. et al. *Adnaviria*: a new realm for archaeal filamentous viruses with linear a-form double-stranded DNA genomes // *J. Virol.* 2021. V. 95. e0067321. <https://doi.org/10.1128/JVI.00673-21>
- Krupovic M., Makarova K.S., Wolf Y.I. et al. Integrated mobile genetic elements in Thaumarchaeota // *Environ. Microbiol.* 2019. V. 21. P. 2056–2078. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14564>
- Krupovic M., Spang A., Gribaldo S. et al. A thaumarchaeal provirus testifies for an ancient association of tailed viruses with archaea // *Biochem. Soc. Trans.* 2011. V. 39. P. 82–88. <https://doi.org/10.1042/BST0390082>
- Krylova N.V., Silchenko A.S., Pott A.B. et al. In vitro anti-Orthohantavirus activity of the high- and low-molecular-weight fractions of fucoidan from the brown alga *Fucus evanescens* // *Mar. Drugs.* 2021. V. 19. Art. ID 577. <https://doi.org/10.3390/md19100577>
- Lang A.S., Vlok M., Culley A.I. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Marnaviridae* 2021 // *J. Gen. Virol.* 2021. V. 102. Art. ID 001633. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001633>
- Lara E., Vaqué D., Sà E.L. et al. Unveiling the role and life strategies of viruses from the surface to the dark ocean // *Sci. Adv.* 2017. V. 3. e1602565. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602565>
- Lee B.D., Koonin E.V. Viroids and viroid-like circular RNAs: Do they descend from primordial replicators? // *Life.* 2022. V. 12. Art. ID 103. <https://doi.org/10.3390/life12010103>
- Lefkowitz E.J., Dempsey D.M., Hendrickson R.C. et al. Virus taxonomy: the database of the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) // *Nucleic Acids Res.* 2018. V. 46. P. D708–D717. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx932>
- Liu Y., Demina T.A., Roux S. et al. Diversity, taxonomy, and evolution of archaeal viruses of the class *Caudoviricetes* // *PLoS Biol.* 2021. V. 19. e3001442. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001442>
- López-Sanmartín M., López-Fernández J.R., Cunha M.E. et al. Ostreid herpesvirus in wild oysters from the Huelva coast (SW Spain) // *Dis. Aquat. Org.* 2016. V. 120. P. 231–240. <https://doi.org/10.3354/dao03031>
- Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Alkhovsky S.V., Deryabin P.G. Zoonotic viruses of Northern Eurasia: Taxonomy and ecology. Academic Press. 2015. 452 p.
- Lycke E., Magnusson S., Lund E. Studies on the nature of the virus inactivating capacity of sea water // *Arch. Gesamte Virusforsch.* 1965. V. 17. P. 409–413. <https://doi.org/10.1007/BF01241195>
- Magnusson S., Hedström C.E., Lycke E. The virus inactivating capacity of sea water // *Acta Pathol. Microbiol. Scand.* 1966. V. 66. P. 551–559. <https://doi.org/10.1111/apm.1966.66.4.551>
- Malathi V.G., Devi P.R. ssDNA viruses: key players in global virome // *VirusDis.* 2019. V. 30. P. 3–12. <https://doi.org/10.1007/s13337-019-00519-4>
- Maness H.T., Nollens H.H., Jensen E.D. et al. Phylogenetic analysis of marine mammal herpesviruses // *Vet. Microbiol.* 2011. V. 149. P. 23–29. <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2010.09.035>
- Mäntynen S., Laanto E., Oksanen H.M. et al. Black box of phage-bacterium interactions: exploring alternative phage infection strategies // *Open Biol.* 2021. V. 11. Art. ID 210188. <https://doi.org/10.1098/rsob.210188>
- Marie D., Brussaard C.P.D., Thyrhaug R. et al. Enumeration of marine viruses in culture and natural samples by flow cytometry // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. P. 45–52. <https://doi.org/10.1128/AEM.65.1.45-52.1999>
- Martinez-Hernandez F., Fornas O., Martinez-Garcia M. Into the dark: exploring the deep ocean with single-virus genomics // *Viruses.* 2022. V. 14. Art. 1589. <https://doi.org/10.3390/v14071589>

- Marty G.D., Morrison D.B., Bidulka J. et al. Piscine reovirus in wild and farmed salmonids in British Columbia, Canada: 1974–2013 // *J. Fish Dis.* 2015. V. 38. P. 713–728. <https://doi.org/10.1111/jfd.12285>
- Masood N., Malik S.S., Raja M.N. et al. Unraveling the epidemiology, geographical distribution, and genomic evolution of potentially lethal coronaviruses (SARS, MERS, and SARS CoV-2) // *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 2020. V. 10. Art. 499. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2020.00499>
- Matthews R.E.F. The history of viral taxonomy // *A critical appraisal of viral taxonomy* / Ed. R.E.F. Matthews. Boca Raton, Florida: CRC Press. 1983. P. 1–35.
- Matthijnssens J., Attoui H., Bányai K. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Sedoreoviridae* 2022 // *J. Gen. Virol.* 2022a. V. 103. Art. ID 001782. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001782>
- Matthijnssens J., Attoui H., Bányai K. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Spinareoviridae* 2022 // *J. Gen. Virol.* 2022b. V. 103. Art. ID 001781. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001781>
- McKeown D.A., Stevens K., Peters A.F. et al. Phaeoviruses discovered in kelp (Laminariales) // *ISME J.* 2017. V. 11. P. 2869–2873. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.130>
- McLoughlin M.F., Graham D.A. Alphavirus infections in salmonids. A review // *J. Fish Dis.* 2007. V. 30. P. 511–531. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2007.00848.x>
- Middelboe M., Brussaard C.P.D. Marine viruses: key players in marine ecosystems // *Viruses.* 2017. V. 9. Art. ID 302. <https://doi.org/10.3390/v9100302>
- Miranda J.A., Culley A.I., Schvarcz C.R., Steward G.F. RNA viruses as major contributors to Antarctic viroplankton // *Environ. Microbiol.* 2016. V. 18. P. 3714–3727. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13291>
- Mizuno C.M., Prajapati B., Lucas-Staat S. et al. Novel haloarchaeal viruses from Lake Retba infecting *Haloferax* and *Halorubrum* species // *Environ. Microbiol.* 2019. V. 21. P. 2129–2147. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14604>
- Moelling K., Broecker F. Viruses and evolution – viruses first? A personal perspective // *Front. Microbiol.* 2019. V. 10. Art. ID 523. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00523>
- Montanie H., Bossy J.-P., Bonami J.-R. Morphological and genomic characterization of two reoviruses (P and W2) pathogenic for marine crustaceans; do they constitute a novel genus of the Reoviridae family? // *J. Gen. Virol.* 1993. V. 74. P. 1555–1561. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-74-8-1555>
- Munson-McGee J.H., Snyder J.C., Young M.J. Archaeal viruses from high-temperature environments // *Genes* (Basel). 2018. V. 9. Art. ID 128. <https://doi.org/10.3390/genes9030128>
- Mutoloki S., Jøssund T.B., Ritchie G. et al. Infectious pancreatic necrosis virus causing clinical and subclinical infections in Atlantic salmon have different genetic fingerprints // *Front. Microbiol.* 2016. V. 7. Art. ID 1393. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01393>
- Noda T. [Orthomyxoviruses // *Uirusu.* 2012. V. 62. P. 219–228. (На яп. яз.) <https://doi.org/10.2222/jsv.62.219>
- Notaro A., Poirot O., Garcin E.D. et al. Giant viruses of the *Megavirinae* subfamily possess biosynthetic pathways to produce rare bacterial-like sugars in a clade-specific manner // *MicroLife.* 2022. V. 3. P. 1–23. <https://doi.org/10.1093/femsm/luqac002>
- Palacios G., Løvoll M., Tengs T. et al. Heart and skeletal muscle inflammation of farmed salmon is associated with infection with a novel reovirus // *PLoS One.* 2010. V. 5. e11487. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011487>
- Payet J.P., Suttle C.A. To kill or not to kill: the balance between lytic and lysogenic viral infections is driven by trophic status // *Limnol. Oceanogr.* 2013. V. 58. P. 465–474. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.2.0465>
- Paul J.H. Prophages in marine bacteria: dangerous molecular time bombs or the key to survival in the seas? // *ISME J.* 2008. V. 2. P. 579–589. <https://doi.org/10.1038/ismej.2008.35>
- Peretti A., FitzGerald P.C., Bliskovsky V. et al. Genome sequence of a fish-associated polyomavirus, black sea bass (*Centropristis striata*) Polyomavirus 1 // *Genome Announce.* 2015. V. 3. e01476–14. <https://doi.org/10.1128/genomeA.01476-14>
- Philosof A., Yutin N., Flores-Urbe J. et al. Novel abundant oceanic viruses of uncultured marine group II Euryarchaeota // *Curr. Biol.* 2017. V. 27. P. 1362–1368. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.052>
- Plissier M. Inactivation in sea water and drinking water of certain enteroviruses // *Arch. Gesamte Virusforsch.* 1963. V. 13. P. 76–81.
- Poorvin L., Rinta-Kanto J.M., Hutchins D.A., Wilhelm S.W. Viral release of iron and its bioavailability to marine plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2004. V. 49. P. 1734–1741. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.5.1734>
- Prado-Alvarez M., García-Fernandez P., Faury N. et al. First detection of OsHV-1 in the cephalopod *Octopus vulgaris*. Is the octopus a dead-end for OsHV-1? // *J. Invertebr. Pathol.* 2021. V. 183. Art. ID 107553. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2021.107553>
- Prangishvili D., Bamford D.H., Forterre P. et al. The enigmatic archaeal virosphere // *Nat. Rev. Microbiol.*

2017. V. 15. P. 724–739. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.125>
- Record N.R., Talmy D., Vage S.* Quantifying tradeoffs for marine viruses // *Front. Mar. Sci.* 2016. V. 3. Art. 251. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00251>
- Ren W., Chen H., Renault T. et al.* Complete genome sequence of acute viral necrosis virus associated with massive mortality outbreaks in the Chinese scallop, *Chlamys farrer* // *Virol. J.* 2013. V. 10. Art. 110. <https://doi.org/10.1186/1743-422X-10-110>
- Renault T., Novoa B.* Viruses infecting bivalve mollusks // *Aquat. Living Resour.* 2004. V. 17. P. 397–409. <https://doi.org/10.1051/alr:2004049>
- Rima B., Balkema-Buschmann A., Dundon W.G. et al.* ICTV Virus Taxonomy Profile: *Paramyxoviridae* // *J. Gen. Virol.* 2019. V. 100. P. 1593–1594. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001328>
- Rodger H.D., McCleary S.J., Ruane N.M.* Clinical cardiomyopathy syndrome in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *J. Fish Dis.* 2014. V. 37. P. 935–939. <https://doi.org/10.1111/jfd.12186>
- Rohwer F., Thurber R.V.* Viruses manipulate the marine environment // *Nature.* 2009. V. 459. P. 207–212. <https://doi.org/10.1038/nature08060>
- Roux S., Brum J.R., Dutilh B.E. et al.* Ecogenomics and potential biogeochemical impacts of globally abundant ocean viruses // *Nature.* 2016. V. 537. P. 689–693. <https://doi.org/10.1038/nature19366>
- Safonova M.V., Shchelkanov M.Yu., Khafizov K.F. et al.* Sequencing and genetic characterization of two strains Paramushir virus obtained from the Tyuleniy Island in the Okhotsk Sea (2015) // *Ticks Tick Borne Dis.* 2019. V. 10. P. 269–279. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2018.11.004>
- Senčilo A., Jacobs-Sera D., Russell D.A. et al.* Snapshot of haloarchaeal tailed virus genomes // *RNA Biol.* 2013. V. 10. P. 803–816. <https://doi.org/10.4161/rna.24045>
- Shchelkanov M.Yu., Yudin A.N., Antonov A.V. et al.* Variability analysis of HIV-1 gp120 V3 region: II. Hierarchy of taxons // *J. Biomol. Struct. Dyn.* 1997. V. 15. P. 231–241.
- Shi M., Lin X.D., Chen X. et al.* The evolutionary history of vertebrate RNA viruses // *Nature.* 2018. V. 556. P. 197–202. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0012-7>
- Shope R.E.* The swine lungworm as a reservoir and intermediate host for swine influenza virus. IV. The demonstration of masked swine influenza virus in lungworm larvae and swine under natural conditions // *J. Exp. Med.* 1943. V. 77. P. 127–138.
- Siddell S.G., Smith D.B., Adriaenssens E. et al.* Virus taxonomy and the role of the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) // *J. Gen. Virol.* 2023. V. 104. Art. ID 01840. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001840>
- Simmonds P., Aiewsakun P.* Virus classification – where do you draw the line? // *Arch. Virol.* 2018. V. 163. P. 2037–2046. <https://doi.org/10.1007/s00705-018-3938-z>
- Spencer R.* A marine bacteriophage // *Nature.* 1955. V. 175. P. 690–691. <https://doi.org/10.1038/175690a0>
- Steward G.F., Culley A.I., Mueller J.A. et al.* Are we missing half of the viruses in the ocean? // *ISME J.* 2013. V. 7. P. 672–679. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.121>
- Suttle C.A., Chan A.M., Cottrell M.T.* Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity // *Nature.* 1990. V. 347. P. 467–469. <https://doi.org/10.1038/347467a0>
- Suttle C.A.* Marine viruses – major players in the global ecosystem // *Nat. Rev. Microbiol.* 2007. V. 5. P. 801–812. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1750>
- Sutton T.D., Hill C.* Gut bacteriophage: current understanding and challenges // *Front. Endocrinol.* 2019. V. 10. Art. 784. <https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00784>
- Thingstad T.F.* Elements of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role of lytic bacterial viruses in aquatic systems // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. P. 1320–1328.
- Thompson L., Zeng Q., Kelly L. et al.* Phage auxiliary metabolic genes and the redirection of cyanobacterial host carbon metabolism // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2011. V. 108. P. E757–E764. <https://doi.org/10.1073/pnas.1102164108>
- Turner D., Kropinski A.M., Adriaenssens E.M.* A roadmap for genome-based phage taxonomy // *Viruses.* 2021. V. 13. Art. ID 506. <https://doi.org/10.3390/v13030506>
- Valles S.M., Chen Y., Firth A.E. et al.* ICTV Virus Taxonomy Profile: *Dicistroviridae* // *J. Gen. Virol.* 2017. V. 98. P. 355–356. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.000756>
- Van Doorslaer K., Chen Z., Bernard H.-U. et al.* Virus Taxonomy Profile: *Papillomaviridae* // *J. Gen. Virol.* 2018. V. 99. P. 989–990. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001105>
- Van Etten J.L., Graves M.V., Müller D.G. et al.* *Phycodnaviridae* – large DNA algal viruses // *Arch. Virol.* 2002. V. 147. P. 1479–1516. <https://doi.org/10.1007/s00705-002-0822-6>
- Van Regenmortel M.H.V.* Classes, taxa and categories in a hierarchical virus classification: a review of current debates of definitions and names of virus species // *Bionomina.* 2016. V. 10. P. 1–21. <https://doi.org/10.11646/bionomina.10.1.1>

- Vincent A., La Scola B., Papazian L. Advances in Mimivirus pathogenicity // *Intervirology*. 2010. V. 53. P. 304–309. <https://doi.org/10.1159/000312915>
- Vinje J., Estes M.K., Esteves P. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Caliciviridae* // *J. Gen. Virol.* 2019. V. 100. P. 1469–1470. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001332>
- Walker P.J., Siddell S.G., Lefkowitz E.J. et al. Changes to virus taxonomy and the International Code of Virus Classification and Nomenclature ratified by the International Committee on Taxonomy of Viruses (2019) // *Arch. Virol.* 2019. V. 164. P. 2417–2429. <https://doi.org/10.1007/s00705-019-04306-w>
- Walker P.J., Siddell S.G., Lefkowitz E.J. et al. Changes to virus taxonomy and the Statutes ratified by the International Committee on Taxonomy of Viruses (2020) // *Arch. Virol.* 2020. V. 165. P. 2737–2748. <https://doi.org/10.1007/s00705-020-04752-x>
- Walker P.J., Siddell S.G., Lefkowitz E.J. et al. Recent changes to virus taxonomy ratified by the International Committee on Taxonomy of Viruses (2022) // *Arch. Virol.* 2022. V. 167. P. 2429–2440. <https://doi.org/10.1007/s00705-022-05516-5>
- Waltzek T.B., Subramaniam K., Leis E. et al. Characterization of a peribunyavirus isolated from largemouth bass (*Micropterus salmoides*) // *Virus Res.* 2019. V. 273. Art. ID 197761. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2019.197761>
- Wang H.-C., Hirono I., Maningas M.B.B. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Nimaviridae* // *J. Gen. Virol.* 2019. V. 100. P. 1053–1054. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001248>
- Weinbauer M.G., Bonilla-Findji O., Chan A.M. et al. *Synechococcus* growth in the ocean may depend on the lysis of heterotrophic bacteria // *J. Plankton Res.* 2011. V. 33. P. 465–476. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr041>
- Weinbauer M.G., Brettar I., Höfle M.G. Lysogeny and virus-induced mortality of bacterioplankton in surface, deep, and anoxic marine waters // *Limnol. Oceanogr.* 2003. V. 48. P. 1457–1465. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.4.1457>
- Weitz J.S., Stock C.A., Wilhelm S.W. et al. A multitrophic model to quantify the effects of marine viruses on microbial food webs and ecosystem processes // *ISME J.* 2015. V. 9. P. 1352–1364. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.220>
- Weitz J.S., Wilhelm S. Ocean viruses and their effects on microbial communities and biogeochemical cycles // *F1000 Biol. Rep.* 2012. V. 4. Art. ID 17. <https://doi.org/10.3410/B4-17>
- Wickner R.B., Ghabrial S.A., Nibert M.L. et al. Family Totiviridae // *Virus taxonomy: Classification and nomenclature of viruses: Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. Tokyo: Elsevier Academic Press. 2011. P. 639–650.
- Wiik-Nielsen C.R., Løvoll M., Sandlund N. et al. First detection of piscine reovirus (PRV) in marine fish species // *Dis. Aquat. Org.* 2012. V. 97. P. 255–258. <https://doi.org/10.3354/dao02425>
- Williams T., Bergoin M., van Oers M.M. Diversity of large DNA viruses of invertebrates // *J. Invertebr. Pathol.* 2016. V. 147. P. 4–22. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2016.08.001>
- Williamson K.E., Fuhrmann J.J., Wommack K.E., Radosevich M. Viruses in soil ecosystems: an unknown quantity within an unexplored territory // *Annu. Rev. Virol.* 2017. V. 4. P. 201–219. <https://doi.org/10.1146/annurev-virology-101416-041639>
- Williamson S.J., Houchin L.A., McDaniel L., Paul J.H. Seasonal variation in lysogeny as depicted by prophage induction in Tampa Bay, Florida // *Appl. Environ. Microbiol.* 2002. V. 68. P. 4307–4314. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.9.4307-4314.2002>
- Wommack K.E., Ravel J., Hill R.T. et al. Population dynamics of Chesapeake Bay virioplankton: total-community analysis by pulsed-field gel electrophoresis // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. P. 231–240. <https://doi.org/10.1128/AEM.65.1.231-240.1999>
- Woo P.C.Y., de Groot R.J., Haagmans B. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Coronaviridae* 2023 // *J. Gen. Virol.* 2023. V. 104. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001843>
- Woo A.C., Gaia M., Guglielmini J. et al. Phylogeny of the Varidnaviria morphogenesis module: congruence and incongruence with the tree of life and viral taxonomy // *Front. Microbiol.* 2021. V. 12. Art. ID 704052. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.704052>
- Woo P.C.Y., Lau S.K.P., Lam C.S.F. et al. Discovery of a novel bottlenose dolphin coronavirus reveals a distinct species of marine mammal coronavirus in *Gammacoronavirus* // *J. Virol.* 2014. V. 88. P. 1318–1331. <https://doi.org/10.1128/JVI.02351-13>
- Xue Q., Liu H., Zhu Z. et al. African swine fever virus regulates host energy and amino acid metabolism to promote viral replication // *J. Virol.* 2022. V. 96. e0191921. <https://doi.org/10.1128/JVI.01919-21>
- Zell R., Delwart E., Gorbalenya A.E. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Picornaviridae* // *J. Gen. Virol.* 2017. V. 98. P. 2421–2422. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.000911>
- Zerbini F.M., Siddell S.G., Mushegian A.R. et al. Differentiating between viruses and virus species

- by writing their names correctly // Arch. Virol. 2022. V. 167. P. 1231–1234. <https://doi.org/10.1007/s00705-021-05323-4>
- Zhang R., Li Y., Yan W., et al. Viral control of biomass and diversity of bacterioplankton in the deep sea // Commun. Biol. 2020. V. 3. Art. 256. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-0974-5>
- Zhang Z., Wu Z., Liu H. et al. Genomic analysis and characterization of phages infecting the marine *Roseobacter* CHAB-I-5 lineage reveal a globally distributed and abundant phage genus // Front. Microbiol. 2023. V. 14. Art. ID 1164101. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1164101>
- Zhang C.L., Xie W., Martin-Cuadrado A.-B., Rodriguez-Valera F. Marine Group II Archaea, potentially important players in the global ocean carbon cycle // Front. Microbiol. 2015. V. 6. Art. 1108. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01108>
- Zhao M., Xu L., Bowers H., Schott E.J. Characterization of two novel toti-like viruses co-infecting the Atlantic blue crab, *Callinectes sapidus*, in its northern range of the United States // Front. Microbiol. 2022. V. 13. Art. ID 855750. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.855750>
- Zhu Y., Shang J., Peng C., Sun Y. Phage family classification under *Caudoviricetes*: a review of current tools using the latest ICTV classification framework // Front. Microbiol. 2022. V. 13. Art. ID 1032186. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1032186>
- Zimmerman A.E., Howard-Varona C., Needham D.M. et al. Metabolic and biogeochemical consequences of viral infection in aquatic ecosystems // Nat. Rev. Microbiol. 2020. V. 18. P. 21–34. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0270-x>

Viruses of the Ocean: On the Shores of the *Aqua Incognita*. Horizons of the Taxonomic Diversity

Yu. S. Khotimchenko^{a, b}, M. Yu. Shchelkanov^{a, b, c}

^a*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*

^b*Far Eastern Federal University, Vladivostok, 690922 Russia*

^c*Somov Research Institute of Epidemiology and Microbiology, Rospotrebnadzor, Vladivostok, 690087 Russia*

In recent years, marine viruses have evolved into a distinct branch of virology, yet they still represent a sort of “dark matter”, and their role and significance in the evolution and functioning of Earth's biosphere remain unclear. The widespread implementation of the primerless sequencing methods in routine laboratory practice has streamlined the development of marine virology from initial observations of virus-like particles in seawater, once deemed exotic, to comprehensive generalizations that reshape our understanding of global problems in the World Ocean. They include the continuous depletion of biological resources and diversity, marine pollution, and global climate change. Nevertheless, in terms of virology, the World Ocean remains a true *aqua incognita*, and marine virology, as a subset of general virology, and marine biology are just at the initial stages of their development, standing on the cusp of new discoveries. Those discoveries have the potential to reveal fundamental processes in the origin and evolution of life on Earth, accelerate the development of novel technologies, and even foster innovative approaches to reshaping the noosphere. The aim of this review is to draw scientific attention to the numerous problematic aspects of viruses in the World Ocean. It covers the main topics such as the current taxonomy of marine viruses, their role in marine ecosystems, the presence of viruses in marine species and related diseases, and the role of marine viruses in the context of global climate change, focusing on unexplored area and outlining directions for future research studies.

Keywords: virology, marine virology, taxonomy of viruses