

Жданов В.М., Львов Д.К., Забережный А.Д.

Место вирусов в биосфере

ФГБУ «НИИ вирусологии им. Д.И. Ивановского» Министерства здравоохранения РФ

В представленном обзоре обобщены современные знания о царстве вирусов и их месте в биосфере. Описаны три гипотезы происхождения вирусов, отмечена экологическая пластичность вирусов.

Ключевые слова: *вирусы, биосфера, распространение вирусов.*

Zhdanov V.M., Lvov D.K., Zaberezhny A.D.

The place of viruses in the biosphere

D.I. Ivanovsky Institute of Virology, Russian Ministry of public health

In the present review, the current knowledge of the kingdom of viruses and their place in the biosphere have been summarized. The three hypotheses about the origin of viruses have been described, ecological flexibility viruses has been marked.

Key words: *viruses, the biosphere, the spread of viruses.*

Вирусы (царство *Virae*) являются облигатными внутриклеточными паразитами, широко распространенными среди позвоночных и беспозвоночных животных, растений, простейших, грибов, бактерий, архей [17, 18]. У вирусов нет обмена веществ, поступление энергии происходит за счёт обмена веществ клетки-хозяина. Несмотря на мелкий размер (20–400 нм), вирусы являются полноценными организмами [1, 2, 8, 10, 13, 14, 17], обладая наследственностью в процессе воспроизведения себе подобных, изменчивостью (генетической и фенотипической), и подвергаясь в ходе эволюции естественному отбору. Изменчивость достигается за счёт генных мутаций, в результате рекомбинации, генетической реассортации, под влиянием среды обитания и во взаимодействии с организмом хозяина, другими вирусами [1, 3, 7, 10].

Все известные вирусы имеют нуклеиновые кислоты, кодирующие информацию о вирусных белках, а также определяющие стратегию репликации. Генетический код для бактерий, грибов, простейших животных, растений и вирусов является универсальным [3,4]. Выявлено важное значение дефектных вирусных частиц в формировании вирусной инфекции, развитии персистенции и других процессах, способствующих сохранению вирусных популяций в природе [5, 6]. Сомнения в трактовке вирусов как организмов возникли в процессе изучения умеренных фагов, онкогенных РНК-содержащих вирусов, у которых цикл репликации включает синтез комплементарной двунитевой ДНК на матрице их геномной РНК и интеграцию ДНК-копии в хромосомы зараженных клеток, в связи с чем вирусный геном становится как бы частью клеточного генома – провирусом. Более того, у рода онковирусов образование ДНК-транскрипта не требуется, поскольку клетки, включая зародышевые, содержат подобные участки онковирусной ДНК – эндогенные онковирусы.

Ещё больше концепцию «вирус – организм», казалось, подрывает рассмотрение вирусосателлитов (например, аденосателлиты с геномом в форме однострессовой ДНК длиной $4-5 \times 10^3$ н.о., не способных репродуцироваться без вирусов помощников – аденовирусов или герпесвирусов) и вириодов [9]. Однако, к 90-х гг. прошлого столетия окончательно сформировалась [13] и была официально принята Международным Комитетом по таксономии вирусов [14, 17, 18, 19] концепция «вирус – организм» и универсальная система таксономии вирусов [19].

Являясь организмами, вирусы подчиняются всем законам экологии [1, 3, 5, 7], в частности – популяционной генетики [6]. Вирусам свойственен определенный круг хозяев, узкий в одних случаях (например, асфарвирусы, коронавирусы) и очень широкий в других (например, вирусы гриппа А, большинство арбовирусов). Таким образом, каждый вирус занимает определенную экологическую нишу. Эволюция вирусов происходит чрезвычайно быстрыми темпами, на порядки выше по сравнению с другими организмами. Существенные изменения в геноме могут происходить молниеносно в случае появления реассортантов у вирусов с сегментированным геномом (как это происходит у вируса гриппа А). На основании проведенных уникальных фундаментальных исследований свойств вирусов, последние выделены в самостоятельное царство *Virae*, отличающееся от других – животных (*Animalia*), растений (*Plantae*), простейших (*Protista*), бактерий (*Monera*), грибов (*Fungi*) [2, 3, 5, 18].

Вирусный геном, в большинстве случаев (но не всегда), заключена в футляр из белковых молекул – капсид, а у более сложных вирусов имеется также внешняя оболочка – суперкапсид, состоящая из белков и липидов. В отличие от всех других организмов, генетический аппарат которых представлен двустрессовой ДНК, у вирусов он может быть представлен как ДНК, так и РНК в однострессовой или двустрессовой, линейной или циркулярной, монопартичной или фрагментарной форме. Однако все это разнообразие генетического аппарата вирусов лишь подчеркивает единство органического мира на Земле, поскольку у всех ДНК-содержащих организмов генетическая информация реализуется через комплементарную ей РНК, а у РНК-содержащих вирусов существует сходный процесс (синтез комплементарных копий на матрице геномной РНК), или вирионная РНК совмещает обе функции хранения и передачи генетической информации. Таким образом, генетический код тождественен для всего органического мира, включая вирусы [5]. У всех организмов имеются ДНК и три вида РНК: информационная, или матричная (мРНК), рибосомальная (рРНК) и транспортная (тРНК). Вместе с тем, тип нуклеиновой кислоты вирусного генома, сам по себе, не дает полного представления о стратегии его репликации, поскольку, например, РНК-содержащие ретровирусы (*Retroviridae*) проходят в инфицированной клетке стадию обратной транскрипции, в процессе которой на вирионной РНК-матрице синтезируется двуцепочечная провирусная ДНК, служащая матрицей для последующего синтеза мРНК. Это не позволяет полностью использовать критерий наличия только одной, находящейся в вирионах, нуклеиновой кислоты для определения природы вируса [3].

Общим признаком для вирусов является отсутствие у них белоксинтезирующих рибосомных систем. Геном вируса после проникновения в чувствительную клетку программирует синтезы вирусных белков и генома, угнетая в той или иной степени деятельность генома инфицированной клетки. Таким образом, вирусы относятся к неклеточным формам жизни, являясь автономными генетическими, способными к эволюции, структурами [3, 5].

Нет резких границ между вирусами и плазмидами – небольшими (с молекулярной массой менее 10^7 Да), циркулярными, реже линейными молекулами ДНК, часто обнаруживаемыми в бактериальных клетках, в свободном виде в цитоплазме или интегрированными в геном клетки-носителя [12].

К вирусам примыкают поражающие растения вириоды – небольшие, с молекулярной массой 120–160 кДа, циркулярные суперспирализованные молекулы РНК. При их размножении в зараженных контактным путем клетках возникает патологический процесс, типичный для вирусных инфекций [9].

Таблица 1.1. Современная таксономия вирусов и их распространение в биосфере.

Семейство или род (отряда)	Геном	Наличие оболочки	Морфологическое строение вириона	Размер вириона	Конфигурация генома	Размер генома (тыс. н.о.)	Хозяин
<i>Myoviridae</i> (<i>Caudovirales</i>)	дцДНК	—	Икосаэдрическая головка с хвостовым отростком	60-145 нм (головка); 80 × 110 нм (головка); 16-20 × 80-455 нм	1 линейный сегмент	31-317	бактерии, археи
<i>Podoviridae</i> (<i>Caudovirales</i>)	дцДНК	—	Икосаэдрическая головка с коротким хвостовым отростком	60-70 нм (головка); 10-20 нм	1 линейный сегмент	16-78	бактерии
<i>Siphoviridae</i> (<i>Caudovirales</i>)	дцДНК	—	Икосаэдрическая головка с хвостовым отростком	40-80 нм (головка); 5-10 × 100-210 нм	1 линейный сегмент	21-134	бактерии, археи
<i>Alloherpesviridae</i> (<i>Herpesvirales</i>)	дцДНК	+	Сферический вирион с икосаэдрическим капсидом	160-300 нм	1 линейный сегмент	134-295	позвоночные
<i>Herpesviridae</i> (<i>Herpesvirales</i>)	дцДНК	+	Сферический вирион с икосаэдрическим капсидом	160-300 нм	1 линейный сегмент	125-241	позвоночные
<i>Malacoherpesviridae</i> (<i>Herpesvirales</i>)	дцДНК	+	Икосаэдрический	160-300 нм	1 линейный сегмент	207	беспозвоночные
<i>Adenoviridae</i>	дцДНК	—	Икосаэдрический	70-90 нм	1 линейный сегмент	26-48	позвоночные
<i>Ampullaviridae</i>	дцДНК	+	В форме бутылки	75 – 4 нм × 230 нм	1 линейный сегмент	24	археи
<i>Ascoviridae</i>	дцДНК	+	Бациллоподобный, овоидальный	130 нм × 200-4 нм	Кольцевой	150-190	беспозвоночные
<i>Asfarviridae</i>	дцДНК	+	Икосаэдрический	200-250 нм	1 линейный сегмент	165-190	позвоночные, беспозвоночные
<i>Baculoviridae</i>	дцДНК	+	Палочковидный	30-6- нм × 250-300 нм	Кольцевой сверхспиральный	80-180	беспозвоночные
<i>Bicaudaviridae</i>	дцДНК	+	В форме лимона с двумя хвостовыми отростками	80 нм × 120-400 нм	Кольцевой	63	археи

<i>Corticoviridae</i>	дцДНК	—	Икосаэдрический	60 нм	Кольцевой сверхспиральный	10	бактерии
<i>Fuselloviridae</i>	дцДНК	+	В форме лимона	55-60 нм × 80-100 нм	Кольцевой сверхспиральный	15-18	археи
<i>Globuloviridae</i>	дцДНК	+	Сферический	70-100 нм	1 линейный сегмент	21-28	археи
<i>Guttaviridae</i>	дцДНК	+	Каплевидный	75-90 нм × 110-185 нм	Кольцевой	20	археи
<i>Iridoviridae</i>	дцДНК	+/-	Икосаэдрический, сферический	120-350 нм	1 линейный сегмент	140-303	позвоночные, беспозвоночные
<i>Lipothrixviridae</i>	дцДНК	+	Нитевидный	24-38 нм × 410-2200 нм	1 линейный сегмент	16-42	археи
<i>Mimiviridae</i>	дцДНК	—	Псевдо- икосаэдрический	750 нм	1 линейный сегмент	1200	простейшие
<i>Nimaviridae</i>	дцДНК	+	Овоидальный, бациллоподобный	120-150 нм × 270- 290 нм	Кольцевой	300	беспозвоночные
<i>Papillomaviridae</i>	дцДНК	—	Икосаэдрический	55 нм	Кольцевой	6.8 – 8.4	позвоночные
<i>Phycodnaviridae</i>	дцДНК	—	Икосаэдрический	110-220 нм	1 линейный сегмент	100-560	водоросли
<i>Plasmaviridae</i>	дцДНК	+	Псевдосферический, плеоморфный	50-125 нм	Кольцевой сверхспиральный		бактерии
<i>Polydnaviridae</i>	дцДНК	+	Удлиненный эллипсоид	34-40 нм × 8-150 нм; 85 нм × 330 нм	Несколько кольцевых сверхспиральных сегментов	Весь геном: 190-600	беспозвоночные
<i>Polyomaviridae</i>	дцДНК	—	Икосаэдрический	40-45 нм	Кольцевой	4.7 – 5.4	позвоночные
<i>Poxviridae</i>	дцДНК	+	Плеоморфный	140- 260 нм × 220 нм × 450 н м	1 линейный сегмент	130-375	позвоночные, беспозвоночные
<i>Rudiviridae</i>	дцДНК	—	Палочковидный	23 нм × 600-900 нм	1 линейный сегмент	25-35	археи
<i>Tectiviridae</i>	дцДНК	—	Икосаэдрический	66 нм	1 линейный сегмент	15	бактерии

Род <i>Rhizidiovirus</i>	дцДНК	—	Икосаэдрический	60 нм	1 линейный сегмент	около 27	простейшие
Род <i>Salterprovirus</i>	дцДНК	+	В форме лимона	44-77 нм	1 линейный сегмент	14.5	археи
<i>Anelloviridae</i>	оцДНК (-)	—	Икосаэдрический	30 нм	Кольцевой	2-4	позвоночные
<i>Circoviridae</i>	оцДНК (-) или (+/-)	—	Икосаэдрический	12-27 нм	Кольцевой	1.7 – 2.3	позвоночные
<i>Geminiviridae</i>	оцДНК (+/-)	—	Икосаэдрический	22 × 38 нм	1 или 2 кольцевых сегмента	2.5 – 3.0 (отдельные сегменты)	растения
<i>Inoviridae</i>	оцДНК (+)	—	Нитевидный (иновирусы) или палочковидный (плектоввирусы)	7 нм × 700-3500 нм; 15 нм × 200-400 нм	Кольцевой	58 – 124; 4.5 – 8.2	бактерии
<i>Microviridae</i>	оцДНК (+)	—	Икосаэдрический	25-27 нм	Кольцевой		бактерии
<i>Nanoviridae</i>	оцДНК (+)	—	Икосаэдрический	18-20 нм	Нановирусы-8; бабувирусы-6 кольцевых сегментов	0.98-1.1 (отдельные сегменты)	растения
<i>Parvoviridae</i>	оцДНК (+/-)	—	Икосаэдрический	21-26 нм	1 линейный сегмент	4-6.3	позвоночные беспозвоночные
<i>Caulimoviridae</i>	дцДНК - ОТ	—	Икосаэдрический, бациллоподобный	50-52 нм; 30 нм × 130-150 нм	Кольцевой, не ковалентно замкнутый	7.2 – 9.2	растения
<i>Hepadnoviridae</i>	дцДНК - ОТ	+	Сферический	42-50 нм	Кольцевой, не ковалентно замкнутый	3-4	позвоночные

<i>Metaviridae</i>	оцРНК – ОТ(+)	+ / —	Внутриклеточные вирусоподобные частицы и внеклеточные оболочечные вирионы	неизвестно	1 линейный сегмент	4-10	грибы, беспозвоночные, растения, позвоночные
<i>Pseudoviridae</i>	оцРНК – ОТ(+)	—	Сферический, икосаэдрический	60-80 нм	1 линейный сегмент	5-9	водоросли, грибы, беспозвоночные, растения, простейшие
<i>Retroviridae</i>	оцРНК – ОТ(+)	+	Сферический	80-100 нм	1 линейный сегмент (димер)	7-13	позвоночные
<i>Birnaviridae</i>	дцРНК	—	Икосаэдрический	65 нм	2 линейных сегмента	3,5; 3	позвоночные беспозвоночные
<i>Chrysoviridae</i>	дцРНК	—	Икосаэдрический	35-40 нм	4 линейных сегмента	3.6; 3.2; 3.0; 2.9	грибы
<i>Cystoviridae</i>	дцРНК	+	Сферический	85 нм	3 линейных сегмента	6.4-7.1; 3.6- 4.7; 2.6-3.2	бактерии
<i>Endornaviridae</i>	дцРНК	нет	Плеоморфные РНК- содержащие везикулы	нет вирионов	1 линейный сегмент	14-18	водоросли, грибы, растения
<i>Partitiviridae</i>	дцРНК	—	Икосаэдрический	30-43 нм	2 линейных сегмента	1.4-2.4 (отдельные сегменты)	грибы, растения
<i>Picobirnaviridae</i>	дцРНК	—	Икосаэдрический	33-37 нм	2 линейных сегмента	2.4-2.6; 1.5-1.9	позвоночные
<i>Reoviridae</i>	дцРНК	—	С выступами (<i>Spinareovirinae</i>) или без (<i>Sedoreovirinae</i>). Капсид икосаэдрической формы	60-85 нм	9-12 линейных сегментов	19-32 (весь геном)	грибы, беспозвоночные, растения, позвоночные, простейшие
<i>Totiviridae</i>	дцРНК	—	Икосаэдрический	33-40 нм	1 линейный сегмент	4-7	грибы, простейшие
<i>Bornaviridae</i> (<i>Mononegavirales</i>)	оцРНК (-)	+	Сферический	90-130 нм	1 линейный сегмент	9	позвоночные

<i>Filoviridae</i> (<i>Mononegavirales</i>)	оцРНК (-)	+	Бациллоподобный, нитевидный	80 нм × 660-800 нм	1 линейный сегмент	19	позвоночные
<i>Paramyxoviridae</i> (<i>Mononegavirales</i>)	оцРНК (-)	+	Сферический, нитевидный, плеоморфный	более 150 нм	1 линейный сегмент	13-19	позвоночные
<i>Rhabdoviridae</i> (<i>Mononegavirales</i>)	оцРНК (-)	+	В форме пули, бациллоподобный	45-100 нм × 100-430 нм	1 линейный сегмент	11-15	позвоночные беспозвоночные, растения
<i>Arenoviridae</i>	оцРНК (+/-)	+	Сферический, плеоморфный	50-300 нм	2 линейных сегмента	7.5-3.5	позвоночные
<i>Bunyaviridae</i>	оцРНК (+/-)	+	Сферический	80-120 нм	3 линейных сегмента	6.4-12.3; 3.9-5.4; 0.96-3.0	позвоночные беспозвоночные, растения
<i>Ophioviridae</i>	оцРНК (-)	—	Нитевидный, спиральный	3 нм × > 760 нм	3 или 4 линейных сегмента	7.6-8.2; 1.6- 1.8; 1.5; 1.4	растения
<i>Orthomyxoviridae</i>	оцРНК (-)	+	Сферический, нитевидный, плеоморфный	80-120 нм	6-8 линейных сегментов	0.7-2.4 (каждый сегмент)	позвоночные беспозвоночные
Род <i>Deltavirus</i>	оцРНК (-)	+	Сферический	36-43 нм	Кольцевой	1.7	позвоночные
Род <i>Emaravirus</i>	оцРНК (-)	+	Сферический	80-100 нм	4 линейных сегмента	7; 2.3; 1.6; 1.4	растения
<i>Tenuivirus</i>	оцРНК (+/-)	—	Нитевидный	3-10 нм × > 100 нм	4-6 линейных сегмента	Весь геном: 17-23	растения, беспозвоночные
<i>Varicosavirus</i>	оцРНК (-)		Палочковидный	18 нм × 320-360 нм	2 линейных сегмента	6.8; 6.1	растения
<i>Arteriviridae</i> (<i>Nidovirales</i>)	оцРНК (+)	+	Сферический, плеоморфный	50-74 нм	1 линейный сегмент	13-16	позвоночные
<i>Coronaviridae</i> (<i>Nidovirales</i>)	оцРНК (+)	+	Сферический, бациллоподобный	120-160 нм; 75-90 нм × 170-200 нм	1 линейный сегмент	26-32	позвоночные
<i>Roniviridae</i> (<i>Nidovirales</i>)	оцРНК (+)	+	Бациллоподобный	40-60 нм × 150-200 нм	1 линейный сегмент	26	беспозвоночные
<i>Dicistroviridae</i> (<i>Picornovirales</i>)	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	30 нм	1 линейный сегмент	8.5; 10	беспозвоночные

<i>Iflaviridae</i> (<i>Picornovirales</i>)	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	26-30 нм	1 линейный сегмент	8.8; 10	беспозвоночные
<i>Marnaviridae</i> (<i>Picornovirales</i>)	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	25 нм	1 линейный сегмент	8.6	водоросли
<i>Picornaviridae</i> (<i>Picornovirales</i>)	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	30 нм	1 линейный сегмент	7 -9	позвоночные
<i>Secoviridae</i> (<i>Picornovirales</i>)	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	25-30 нм	1 или 2 линейных сегмента	один сегм: 9,8-12,5; два сегм: 5.8-8.4; 3.3-7.3	растения
<i>Alphaflexiviridae</i> (<i>Tymovirales</i>)	оцРНК (+)	—	Нитевидный	10-15 нм × 470-800 нм	1 линейный сегмент	6-9	растения, грибы
<i>Betaflexiviridae</i> (<i>Tymovirales</i>)	оцРНК (+)	—	Нитевидный	10-15 нм × 600-1000 нм	1 линейный сегмент	6-9	растения
<i>Gammaflexiviridae</i> (<i>Tymovirales</i>)	оцРНК (+)	—	Нитевидный	13-720 нм	1 линейный сегмент	7	грибы
<i>Tymoviridae</i> (<i>Tymovirales</i>)	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	30 нм	1 линейный сегмент	6-7.5	растения, беспозвоночные
<i>Astroviridae</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	28-30 нм	1 линейный сегмент	6-8	позвоночные
<i>Barnaviridae</i>	оцРНК (+)	—	Бациллоподобный	18-20 нм × 48-53 нм	1 линейный сегмент	4	грибы
<i>Bromoviridae</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический , бациллоподобный	25-30 нм; 18-26 нм × 30- 85 нм	3 линейных сегмента	3,4; 2,8; 2,3	растения
<i>Caliciviridae</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	35-40 нм	1 линейный сегмент	7-8	позвоночные
<i>Closteroviridae</i>	оцРНК (+)	—	Нитевидный	12 нм × 650-2000 нм	1 -3 линейных сегмента	один сегм: 13-19; два сегм: 8-9; три сегм: 8.0; 5.3; 3.9	растения

<i>Flaviviridae</i>	оцРНК (+)	+	Сферический	40-60 нм	1 линейный сегмент	9-13	позвоночные, беспозвоночные
<i>Hepeviridae</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	27-34 нм	1 линейный сегмент	6.6-7.2	позвоночные
<i>Hypoviridae</i>	оцРНК (+)	нет	Плеоморфные РНК-содержащие везикулы	нет вирионов	1 линейный сегмент	9-13	грибы
<i>Leviviridae</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	26 нм	1 линейный сегмент	3.5-4.3	бактерии
<i>Luteoviridae</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	25-30 нм	1 линейный сегмент	5-6	растения
<i>Narnaviridae</i>	оцРНК (+)	нет	Внутриклеточный РНП-комплекс	Нет вирионов	1 линейный сегмент	2-3	грибы
<i>Nodaviridae</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	33 нм	2 линейных сегмента	3.1; 1.4	позвоночные, беспозвоночные
<i>Potyviridae</i>	оцРНК (+)	—	Нитевидный	11-15 нм × 650-900 нм; 11-15 нм × 250-300 нм	1 или 2 линейных сегмента	один сегм: 9.3-10.8; два сегм: 7.3-7.6; 3.5-3.7	растения
<i>Tetraviridae</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	40 нм	1 или 2 линейных сегмента	один сегм: 5.7-6.6; два сегм: 5.3-5.5; 2.5	беспозвоночные
<i>Togaviridae</i>	оцРНК (+)	+	Сферический	60-70 нм	1 линейный сегмент	9.7-11.8	позвоночные, беспозвоночные
<i>Tombusviridae</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	28-35 нм	1 или 2 линейных сегмента	один сегм: 37-4.8; два сегм: 3.8; 1.4	растения

<i>Virgaviridae</i>	оцРНК (+)	—	Палочковидный	18-21 нм × 50-310 нм	1 - 3 линейных сегмента	один сегм: 6.3-6.6; два сегм: 6-7; 1.8-4.5; три сегм: 3.7-6; 3.0-3.6; 2.5-3.2	растения
Род <i>Benyvirus</i>	оцРНК (+)	—	Палочковидный	20 нм × 65-390 нм	4 или 5 линейных сегментов	6.7; 4.6; 1.8; 1.4; 1.3	растения
Род <i>Cilevirus</i>	оцРНК (+)	—	Бациллоподобный	50-55 нм × 120-130 нм	2 линейных сегмента	8.7; 5.0	растения
Род <i>Idaeovirus</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	33 нм	2 линейных сегмента	5.5; 2.2	растения
Род <i>Ourmiavirus</i>	оцРНК (+)	—	Бациллоподобный	18 нм × 30-62 нм	3 линейных сегмента	2.8; 1.1; 0.97	растения
Род <i>Polemovirus</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	34 нм	1 линейный сегмент	4.6	растения
Род <i>Sobemovirus</i>	оцРНК (+)	—	Икосаэдрический	25-30 нм	1 линейный сегмент	4-5	растения
Род <i>Umbravirus</i>	оцРНК (+)	нет	Внутриклеточный РНП-комплекс	нет вирионов	1 линейный сегмент	4.0-4.2	растения
<i>Avsunviroidae</i> (Вироиды)	РНК	—	Без оболочки, палочковидный	< 50 нм	1 кольцевой (некодирующий) сегмент	0.25-0.4	растения
<i>Popsunviroidae</i> (Вироиды)	РНК	—	Без оболочки, палочковидный	< 50 нм	1 кольцевой (некодирующий) сегмент	0.25-0.375	растения
Прионы грибов	нет	нет	Нитевидные тяжи, частицы, агрегаты	варьирует	нет	нет	грибы
Прионы позвоночных	нет	нет	Палочковидный, нитевидные тяжи, частицы, агрегаты	варьирует	нет	нет	позвоночные

Вместе с вирусными инфекциями позвоночных принято рассматривать группу спонгиозных энцефалопатий, вызываемых прионами [11, 16].

Относительно происхождения вирусов существуют три основные гипотезы: 1) вирусы – потомки бактерий или других одноклеточных организмов, появившиеся в результате дегенеративной эволюции; 2) вирусы – потомки древних доклеточных форм жизни, перешедшие к паразитическому способу существования; 3) вирусы – дериваты клеточных генетических автономных структур, сохранивших зависимость от клеток. Более подробно эволюция вируса рассматривается в монографиях [3, 5].

В природе существует в широких масштабах обмен готовыми блоками генетической информации, в том числе, у эволюционно далеких вирусов. В результате такого обмена могут быстро и скачкообразно изменяться наследственные свойства. Новые генетические качества возникают в результате сочетания собственных и интегрированных генов. Увеличение генома за счет неработающих генов может вести к образованию новых генов. В обеспечении этих процессов предполагается существенная роль вирусов и плазмид [20]. Таким образом, вирусы являются важными факторами эволюции органического мира [2, 5]. Разные семейства вирусов неравномерно распределены в органическом мире (табл. 1.1), но в целом распространены среди всех представителей биосферы [19]. Часто известен их вред как возбудителей болезней. Значительно меньше сведений об их роли в переносе генетической информации. Но возможности вирусов значительно выше. Известно о роли умеренных фагов, содержащих гены токсинов, дифтерии, столбняка, ботулизма в выработке их этими бактериями, у которых эти гены отсутствуют. Устойчивость бактерий к антибиотикам, определяемая активностью разрушающих или модифицирующих антибиотик ферментов, закодирована в плазмидах (если их расценивать в качестве вирусов), способных передаваться от бактерий к бактериям. Онкогенные РНК-содержащие вирусы участвуют в клеточной дифференциации и регенерации [2]. Поражая разных представителей органического мира, вирусы способны преодолевать не только видовые, но и барьеры растительного и животного царств, например, передаваемые насекомыми вирусы раневых опухолей растений, являясь факторами генетического обмена в биосфере и эволюции органического мира на Земле [5]. Вирусы являются закономерными продуктами живой материи, участвующими в её эволюции от древнейших примитивных форм до высших растений и животных, включая человека.

На сегодняшний день известен 2 321 вид вирусов, составляющих царство *Virae*. Из них классифицировано 2 284 вида, образующих 349 родов, 19 подсемейств, 87 семейств и 6 отрядов. Ещё 37 видов вирусов остаются неклассифицированными [19]. Вероятно, они лягут в основу новых родов и семейств. Среди классифицированных вирусов не все семейства приписаны к отрядам, не все роды – к семействам. В табл. 1.1 указаны все известные семейства вирусов. Если вирусы не относятся ни к одному из семейств, то указан только род. Таким образом, в табл. 1.1 представлены все основные таксоны, которые распространены среди царств органического мира (надцарств прокариотов и эукариотов).

У прокариотов (ядерный материал сконцентрирован в центральной части клетки, но не отделен от периферической части, нет ядерной оболочки, единичная кольцевидная молекула ДНК, нет хромосомных белков, аппарата митоза и мейоза, ядрышковых организаторов, в ДНК нет повторяющихся последовательностей), включая царство архей (ранее архебактерии, впервые описанные в 1977 г.) (липиды состоят из соединений глицерина и терпенов, мембраны монослойные липидные, клеточная стенка построена из псевдомуреина или из гликопротеидов, или из кислых полисахаридов, ДНК-зависимая РНК-полимераза состоит из 9–11 субъединиц, в тРНК нет риботимидина) [15] и бактерий грамположительных, грамотрицательных, синезеленых (липиды представлены триглицеридами, мембраны двуслойные липопротеидные, клеточная стенка из муреина, ДНК-зависимая РНК-полимераза состоит из 4-х субъединиц и иницирующего фактора, в тРНК присутствует риботимидин).

Надцарство эукариотов (ядро отделено от протоплазмы, есть ядерная оболочка, линейная ДНК вместе с хромосомными белками образует комплекс нуклеопротеидов, есть

митоз и мейоз, репликация ДНК начинается с многих точек), включает царства грибов, животных с подцарствами простейших, многоклеточных беспозвоночных и позвоночных, а также растений. Среди животных известны около 1.5 млн. видов, а среди представителей других царств органического мира около 0.5 млн.. Связь ДНК-содержащих вирусов, в том числе с представителями царства архей, возникших более 3 млрд. лет назад, возможно свидетельствуют об их древнем происхождении. Позже появились бактерии (около 1 млрд. лет назад), давшие впоследствии царства грибов, простейших и ещё позже – животных и растений. С последними двумя царствами особенно тесно связаны РНК-содержащие вирусы, хотя нельзя исключить, что на большое число выделенных вирусов влияла интенсивность работы вирусологов с представителями животных и растений. Во всяком случае, табл. 1.1 свидетельствует об убикивтарности распространения вирусов в биосфере, причём представители некоторых семейств способны поражать клетки хозяев, относящиеся к 2-3 различным царствам: архей и бактерий, грибов, позвоночных и беспозвоночных животных. Это свидетельствует о высокой экологической пластичности вирусов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бернет Ф.М. Вирусы как организмы. – М.: ИЛ, 1947. – 280 с.
2. Жданов В.М. Место вирусов в биосфере // В кн.: Общая и частная вирусология / Ред.: В.М. Жданов, С.Я. Гайдамович. – М.: Медицина, 1982. – Т. 1. – С. 11–24.
3. Жданов В.М. Эволюция вирусов. – М.: Медицина, 1990. – 374 с.
4. Жданов В.М., Гайдамович С.Я. Вирусология. – М.: Медицина, 1966. – 281 с.
5. Жданов В.М., Львов Д.К. Эволюция возбудителей инфекционных болезней. – М.: Медицина, 1984. – 270 с.
6. Цилинский Я.Я., Львов Д.К. Популяционная генетика вирусов позвоночных. – М.: Медицина, 1977. – 192 с.
7. Эндрюс К. Естественная история вирусов. – М.: Мир, 1969. – 312 с.
8. Bishop D.H.L. The genetic basis for describing viruses as species // Intervirology. – 1985. – V. 24. – P. 79–93.
9. Diener T. Viroid processing: a model involving the central conserved region and hairpin // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1986. – V. 83. – P. 58–62.
10. Fenner F. The biology of animal viruses. – NY: Academic Press, 1968. – V. 1. – P. 83–120.
11. Gajdusek D.C. Unconventional viruses and the origin and disappearance of Kuru // Science. – 1977. – V. 197. – P. 943–960.
12. Goldstain R., Sevidy J., Ljungquist E. Propagation of satellite phage P4 as a plasmid // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1982. – V. 79. – P. 515–519.
13. Kingsbury D.W. Biological concepts in virus classification // Intervirology. – 1988. – V. 29. – P. 242–253.
14. Pringle S.R. The universal system of virus taxonomy of the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV), including new proposals ratified since publication of the sixth report in 1995 // Arch. Virol. – 1998. – V. 143. – P. 203–210.
15. Stolt P., Ziller W. Archebacterial bacteriophages // In: Encyclopedia of virology. – London-San-Diego: Academic Press, 1994. – V. 1. – P. 50–58.
16. Transmissible subacute spongiform encephalopathies: prion diseases / Eds.: L. Court, B. Dodet. – Amsterdam: Elsevier, 1996. – P. 197
17. Van Regenmortel M.H.V. From absolute to exquisite specificity reflection on the fussy nature of species specificity and antigenic sites // J. Immunol. Meth. – 1998. – V. 216. – P. 37–48.
18. Van Regenmortel M.H.V. Introduction to the species concept in virus Taxonomy // In: Virus Taxonomy. Seven Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses / Eds.: H.V. Van Regenmortel, C.M. Fauquet, D.H.L. Bishop, et al. – Elsevier Academic Press, 2000. – 1162 p.
19. Virus Taxonomy. Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses / Eds.: Andrew M.Q. King, M.J. Adams, E.B. Carstens, E.J. Lefkowitz – NY: Elsevier Academic Press, 2012. – 1327 p.
20. Zhdanov V.M., Tikhonenko T.I. Viruses as a factor of evolution exchange of genetic information in the biosphere // Adv. Virus. Res. – 1974. – V. 19. – P. 361–394.