

---

## РЕДАКЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ

---

### РЕДАКЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ

DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-344>

© ЛЬВОВ Д.К., АКИМКИН В.Г., ЗАБЕРЕЖНЫЙ А.Д., БОРИСЕВИЧ С.В., АЛЬХОВСКИЙ С.В., 2025



## Таксономия и мегатаксономия вирусов (домен Vira) – текущий статус

Львов Д.К.<sup>1,2✉</sup>, Акимкин В.Г.<sup>2</sup>, Забережный А.Д.<sup>3</sup>, Борисевич С.В.<sup>4</sup>, Альховский С.В.<sup>2,5</sup><sup>1</sup>Институт вирусологии имени Д.И. Ивановского ФГБУ «Национальный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии имени почетного академика Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России, 123098, г. Москва, Россия;<sup>2</sup>ФБУН «Центральный научно-исследовательский институт эпидемиологии» Роспотребнадзора, 111123, г. Москва, Россия;<sup>3</sup>ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт биологический промышленности» Минсельхоза России, 141142, Московская область, г.о. Лосино-Островский, пос. БиокOMBината, Россия;<sup>4</sup>ФГБУ «48 Центральный научно-исследовательский институт» Минобороны России, 141306, Московская область, г-к Сергиев Посад-6, Россия;<sup>5</sup>Медико-биологический университет инноваций и непрерывного образования ФГБУ «Государственный научный центр Российской Федерации – Федеральный медицинский биофизический центр имени А.И. Бурназяна» ФМБА России, 123098, г. Москва, Россия

### Резюме

Спустя 80 лет с момента открытия первого вируса нашим соотечественником Д.И. Ивановским установлено, что все организмы биосферы Земли являются природными хозяевами вирусов. Вирусы, объединенные в неформальный домен Vira, инфицируют все три домена биосферы: археи – *Archaea*, бактерии – *Bacteria*, эукариот – *Eucarya* (водоросли – *Algae*, грибы – *Fungi*, простейшие – *Protozoa*, растения – *Plantae*, беспозвоночные – *Invertebrata*, позвоночные – *Vertebrata*). Процесс формирования популяционных генофондов вирусов в результате взаимодействия с популяционными генофондами их хозяев происходил в условиях меняющейся среды обитания на протяжении 3,5 млрд лет и обеспечил огромное многообразие виросферы. Накопление данных о виросфере Земли, связанное с внедрением технологий массового параллельного секвенирования (NGS), привело к необходимости реконструкции подходов к классификации вирусов и реформированию, начиная с 2018 г., таксономии вирусов с введением новых высших рангов (мегатаксономия). На сентябрь 2025 г. для представителей виросферы Международным комитетом по таксономии вирусов (ICTV) приняты 15 таксономических рангов, основные из которых: надцарство (Realm) – 7, царство (Kingdom) – 11, тип (Phylum) – 22, класс (Class) – 49, отряд (Order) – 93, семейство (Family) – 368, род (Genus) – 3768, вид (Species) – 16 213. Дальнейший прогресс использования метагеномики, метатранскриптомики и глобальной экологии виросферы неминуемо приведет к дальнейшим изменениям в таксономии и мегатаксономии вирусов. Это будет иметь фундаментальное значение в понимании эволюции биосферы и прикладную значимость для разработки новых подходов обеспечения биологической безопасности и минимизации последствий чрезвычайных эпидемических событий, связанных с проблемой новых и возвращающихся (emerging and reemerging) инфекций.

**Ключевые слова:** таксономия вирусов; ICTV; глобальная экология вирусов; домен Vira; виросфера; мегатаксономия

**Для цитирования:** Львов Д.К., Акимкин В.Г., Забережный А.Д., Борисевич С.В., Альховский С.В. Таксономия и мегатаксономия вирусов (домен Vira) – текущий статус. *Вопросы вирусологии*. 2025; 70(5): 401–416. DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-344> EDN: <https://elibrary.ru/atvgps>

**Финансирование.** Авторы заявляют об отсутствии внешнего финансирования при проведении исследования.

**Конфликт интересов.** Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

## EDITORIAL

DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-344>

## Virus taxonomy and megataxonomy (Vira domain) – current status

Dmitry K. Lvov<sup>1,2✉</sup>, Vasily G. Akimkin<sup>2</sup>, Alexei D. Zaberezhny<sup>3</sup>, Sergey V. Borisevich<sup>4</sup>, Sergey V. Alkhovsky<sup>2,5</sup>

<sup>1</sup>D.I. Ivanovsky institute of virology of N.F. Gamaleya national research center on epidemiology and microbiology of Ministry of health of Russian Federation, 123098, Moscow, Russia;

<sup>2</sup>Central Research Institute of Epidemiology of Rospotrebnadzor, 111123, Moscow, Russia;

<sup>3</sup>All-Russian Scientific Research and Technological Institute of Biological Industry, 141142, Moscow Region, Losino-Ostrovsky District, Biocombinat, Russia;

<sup>4</sup>48 Central Scientific Research Institute of the Ministry of Defense of the Russian Federation, 141306, Moscow Region, Sergiev Posad, Russia;

<sup>5</sup>Medical and Biological University of Innovation and Continuing Education of the Federal Medical Biophysical Center named after A.I. Burnazyan FMBA of Russia, 123098, Moscow, Russia

### Abstract

For nearly 80 years since the discovery of the first virus by the Russian scientist D.I. Ivanovsky, it has been recognized that all organisms of Earth's biosphere serve as natural hosts for viruses. Viruses, grouped within the informal domain *Vira*, infect all three domains of cellular life: archaea – *Archaea*, bacteria – *Bacteria*, and eukaryotes – *Eucarya* (algae, fungi, protozoa, plants, invertebrates, and vertebrates). The formation of viral population gene pools through interactions with the gene pools of their hosts has taken place under changing environmental conditions over 3.5 billion years, giving rise to the vast diversity of the virosphere. The accumulation of data on the Earth's virosphere, facilitated by the advent of high-throughput sequencing technologies (NGS), has necessitated a reassessment of approaches to virus classification and, since 2018, has led to a reform of viral taxonomy through the introduction of higher taxonomic ranks (megataxonomy). As of September 2025, the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) recognizes 15 taxonomic ranks for viruses, the most significant being: realm – 7, kingdom – 11, phylum – 23, class – 49, order – 93, family – 368, genus – 3769, and species – 16,215. Ongoing advances in metagenomics, metatranscriptomics, and the global ecology of the virosphere will inevitably drive further changes in viral taxonomy and megataxonomy. These developments are of fundamental importance for understanding the evolution of the biosphere and of practical relevance for developing new strategies to strengthen biological security and to mitigate the consequences of epidemic emergencies associated with emerging and reemerging infections.

**Keywords:** *virus taxonomy; ICTV (International Committee on Taxonomy of Viruses); global virosphere ecology; domain Vira; virosphere; megataxonomy*

**For citation:** Lvov D.K., Akimkin V.G., Zaberezhny A.D., Borisevich S.V., Alkhovsky S.V. Virus taxonomy and megataxonomy (Vira domain) – current status. *Problems of Virology (Voprosy Virusologii)*. 2025; 70(5): 401–416. DOI: <https://doi.org/10.36233/0507-4088-344> EDN: <https://elibrary.ru/atvgps>

**Funding.** This study was not supported by any external sources of funding.

**Conflict of interest.** The authors declare no apparent or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

### Введение

Вирусы представляют собой форму внеклеточной жизни и подчиняются всем законам популяционной генетики, эволюции и экологии. Вирусы определяют как мобильные генетические элементы, кодирующие как минимум один структурный белок вириона (капсида), в который на определенном этапе жизненного цикла вируса упакована вирусная геномная РНК или ДНК. В этом отношении вирусы можно охарактеризовать как капсид-кодирующие организмы, в противоположность клеточным организмам. Все вирусы объединены в отдельный неформальный домен *Vira* наряду с тремя другими (клеточными) доменами биосферы: археи – *Archaea*, бактерии – *Bacteria* (прокариоты – *Prokarya*), эукариоты – *Eukarya*.

Единую систему классификации и номенклатуры вирусов разрабатывает и утверждает международный научный орган – Международный комитет по таксономии вирусов (ICTV, *International Committee on Taxonomy of Viruses*), который действует под эгидой Отделения вирусологии Международного союза микробиологических обществ (IUMS). Комитет определяет таксоны (от царства до вида), устанавливает правила именования, рассматривает предложения по изменениям и публикует официальные отчеты и базы данных по вирусной таксономии на своем официальном сайте: <https://ictv.global>

*Вид вируса* определяют как группу вирусов с единым защищенным генофондом, формирующих монофилетическую группу, которая может быть отделена от других групп (*видов*) на основе принятых параме-

тров, таких как общая эволюционная история (генетическая и фенотипическая схожесть), репликативные свойства, общая экологическая ниша (круг хозяев и переносчиков). Виды обладают единым популяционным генофондом, формирование и эволюция которого происходит в результате взаимодействия с популяционными генофондами хозяина и переносчика в условиях постоянно меняющейся среды обитания [1]. Генетические изменения популяционного генофонда определяют эволюцию вирусов, а в ряде случаев и их хозяев: как прокариот (бактерии, археи), так и эукариот (водоросли, растения, грибы, простейшие, беспозвоночные и позвоночные животные, включая человека).

В последние годы в результате развития технологий массового параллельного секвенирования (next-generation sequencing, NGS) произошел огромный качественный и количественный скачок в области накопления генетических данных и описания новых видов, родов и семейств вирусов. В результате классификация вирусов внутри известных семейств была значительно изменена, а также добавлено множество новых семейств. Введены новые таксономические ранги для объединения семейств в отряды (Order), классы (Class), типы (Phylum), царства (Kingdom) и надцарства (Realm) (табл. 1).

#### Основы антигенной классификации вирусов

Открытие вирусов эукариот (растений) – 1892 г. [2, 3], животных – 1897 г. [4], человека – 1901 г. [5], прокариот (бактерий – 1917 г. [6, 7], архей – 1974 г. [8, 9])

(рисунк) заняло порядка 80 лет. Тогда с накоплением числа выделенных вирусов остро встал вопрос о стандартизации методов их идентификации и классификации. Доступные в то время методы и подходы были основаны на использовании серологических реакций. На основе принятых критериев (4-кратная разница в титре гомологичной иммунной сыворотки, при котором фиксируется положительный результат) была разработана первая система определения родства между вирусами и объединения их в антигенные группы. Первые антигенные группы были описаны для передаваемых комарами и клещами арбовирусов: группы A, B, C, D, которые легли в основу формирования родов и семейств вирусов: *Alphavirus*, *Flavivirus*, и *Bunyavirus* соответственно [10, 11]. В дальнейшем антигенные группы или входили в состав образованных родов и семейств, или формировали собственные. Тем не менее антигенная группа (или серокомплекс) долгое время оставались базовой таксономической единицей внутриродовой классификации вирусов. Антигенная классификация не утратила своего значения и в настоящее время практически полностью совпадает с классификацией вирусов внутри рода на основе филогенетического анализа.

#### Основы таксономии вирусов и работа Международного комитета по таксономии вирусов (ICTV)

С развитием молекулярно-генетических методов и электронной микроскопии таксономия вирусов

**Таблица 1.** Число видов, родов, семейств, отрядов, принятых ICTV к 2005 г.

**Table 1.** The number of species, genera, families, and orders accepted by ICTV by 2005

| Отчет<br>Report     | Ссылка<br>Reference           | Отчет ICTV о работе Международного конгресса по вирусологии, состоявшегося в:<br>Reporting ICTV Proceedings at the International Congress of Virology held in: | Содержание<br>Content                                                                                                                                        |
|---------------------|-------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Первый<br>First     | Wildy (1971)                  | Хельсинки, 1968<br>Helsinki, 1968                                                                                                                              | 43 семейства и группы<br>43 families and groups                                                                                                              |
| Второй<br>Second    | Fenner (1976)                 | Будапешт, 1971, и Мадрид 1975<br>Budapest, 1971, and Madrid, 1975                                                                                              | 47 семейств и групп<br>47 families and groups                                                                                                                |
| Третий<br>Third     | Matthews (1979)               | Гаага, 1978<br>The Hague, 1978                                                                                                                                 | 50 семейств и групп<br>50 families and groups                                                                                                                |
| Четвертый<br>Fourth | Matthews (1982)               | Страсбург, 1981<br>Strasbourg, 1981                                                                                                                            | 54 семейства и группы<br>54 families and groups                                                                                                              |
| Пятый<br>Fifth      | Francki et al. (1991)         | Сендай, 1984, Эдмонтон, 1987, и Берлин 1990<br>Sendai, 1984, Edmonton, 1987, and Berlin, 1990                                                                  | 2420 вирусов, принадлежащих к 73 семействам и группам<br>2420 viruses belonging to 73 families or groups                                                     |
| Шестой<br>Sixth     | Murphy et al. (1995)          | Глазго, 1993<br>Glasgow, 1993                                                                                                                                  | 1 отряд, 50 семейств, 9 подсемейств, 164 рода и более 3600 видов вирусов<br>1 order, 50 families, 9 subfamilies, 164 genera and more than 3600 virus species |
| Седьмой<br>Seventh  | van Regenmortel et al. (2000) | Иерусалим, 1996<br>Jerusalem, 1996                                                                                                                             | 3 отряда, 63 семейства, 9 подсемейств, 240 родов, 1550 видов<br>3 orders, 63 families, 9 subfamilies, 240 genera, 1550 species                               |
| Восьмой<br>Eighth   | Fauquet et al. (2005)         | Сидней, 1999, и Париж, 2002<br>Sydney, 1999, and Paris, 2002                                                                                                   | 3 отряда, 73 семейства, 11 подсемейств, 289 родов и 1898 видов<br>3 orders, 73 families, 11 subfamilies, 289 genera and 1898 species                         |

|                                                                                                                                                                                                        |                                                                                                                                         |                                                                                                                                                    |                                                                                                                                      |                                                                                                                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                                                                                       |                                                        |                                                                   |                                                    |                                                                                                            |                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Дмитрий<br>Иосифович<br>Ивановский<br>(Dmitriy Iosifovich<br>Ivanovsky)<br>1864–1920<br>1892 – вирусы<br>растений,<br>plant-based viruses<br>(табачной<br>мозаики, <i>Tobacco<br/>mosaic virus</i> )   | Фридрих<br>Леффлер<br>(F. Loeffler)<br>1852–1915<br>1897 – вирусы<br>животных<br>animal viruses<br>(ящур,<br>Foot-and-mouth<br>disease) | Вальтер Рид<br>(Walter Reed)<br>1851–1902<br>1901 – вирусы<br>человека<br>human viruses<br>(желтой лихорад-<br>ки, <i>Yellow fever<br/>virus</i> ) | Фредерик Творт<br>(Frederik Twort)<br>1877–1950<br>1915 – вирусы<br>бактерий<br>bacterial viruses<br>(бактериофаг,<br>bacteriophage) | Феликс д'Эрель<br>(Felix d'Herelles)<br>1893–1949<br>1917 – вирусы<br>бактерий<br>bacterial viruses<br>(бактериофаг<br>дизентерийной<br>бациллы, bacterio-<br>phage of dysentery<br>bacillus) | Карл Везе<br>(Carl Woese)<br>1928–2012<br>1977 – описание<br>архей как<br>отдельного домена<br>биосферы, descrip-<br>tion of archaea as a<br>separate domain of<br>the biosphere<br>Терье Торсвик<br>(Terje Torsvik):<br>1974 г. – вирусы<br>архей<br>archaea virus<br>(бактериофаг<br><i>Halobacterium<br/>salinarium</i><br>Bacteriophage<br>of <i>Halobacterium<br/>salinarium</i> ) |
| Эукариоты ( <i>Eucarya</i> )                                                                                                                                                                           |                                                                                                                                         |                                                                                                                                                    | Прокариоты ( <i>Procarya</i> )                                                                                                       |                                                                                                                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Водоросли ( <i>Algae</i> )<br>Грибы ( <i>Fungi</i> )<br>Простейшие ( <i>Protozoa</i> )<br>Растения ( <i>Plantae</i> )<br>Беспозвоночные ( <i>Invertebrates</i> )<br>Позвоночные ( <i>Vertebrates</i> ) |                                                                                                                                         |                                                                                                                                                    | Бактерии ( <i>Bacteria</i> )                                                                                                         |                                                                                                                                                                                               | Археи ( <i>Archaea</i> )                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |

**Рис.** Первооткрыватели вирусов (неформальный домен Vira), инфицирующих представителей всех доменов биосферы Земли.

**Fig.** Virus discoverers (informally the Vira domain), infecting representatives of all domains of Earth's biosphere.

получила возможность помимо антигенных связей опираться и на физико-химические характеристики, такие как морфология вириона, тип нуклеиновой кислоты, наличие или отсутствие липидной оболочки и т.д. Это привело к формированию большого числа «классических» вирусных родов и семейств, которые объединили большинство самых актуальных возбудителей инфекций человека и животных. В этот период возникла необходимость разработки официальных стандартизированных критериев для номенклатуры и классификации вирусов, что в итоге привело к созданию Международного комитета по номенклатуре вирусов (ICNV).

ICNV, который позднее был переименован в International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV), был основан 22 июля 1966 г. в Москве во время 9-го Конгресса Международной ассоциации микробиологических обществ (IUMS) по инициативе Виктора Михайловича Жданова. Временный руководящий комитет, созданный тремя годами ранее, пригласил от каждой страны – члена Национального микробиологического общества представителя-вирусолога. Назначен-

ные представители стали учредительными членами ICTV. Исполнительный комитет (ИК), избранный ими для надзора за деятельностью ICTV, разработал набор правил, которые были одобрены национальными членами на последующем заседании в ходе того же конгресса. Важные решения этих учредительных заседаний заключались в том, что ICTV создаст универсальную систему классификации и номенклатуры вирусов (т.е. одну для всех вирусов независимо от хозяина), что бактериальный кодекс номенклатуры не будет применяться к вирусам и что правило приоритета публикации не будет соблюдаться. Эти принципы установили систему, в которой решения ICTV будут определять как создание, так и наименование таксонов, таким образом отделяя вирусную таксономию от большинства биологической таксономии (ботанической, зоологической и т.д.), поскольку международные коды регулируют только названия, используемые в биологии. На учредительном заседании ICTV также была поставлена задача о движении в направлении внедрении латинизированной биномиальной номенклатуры вирусов.

ИК создал четыре подкомитета на основе классификации по типу хозяина, которого инфицируют вирусы. Члены подкомитетов предложили роды и семейства для известных вирусов насекомых, позвоночных животных, растений и бактерий. Каждый подкомитет, возглавляемый членом ИК, состоял из специалистов, представляющих основную группу вирусов в пределах своей компетенции. Эти специалисты, в свою очередь, возглавляли рабочие группы (Study Group), предлагавшие классификацию и номенклатуру в пределах рассматриваемых семейств. Таксономия, предложенная рабочими группами, обсуждалась соответствующим подкомитетом и ИК и после достижения согласия должна была получить окончательное утверждение от всего состава ICTV. Та же базовая схема сохраняется и по сей день – большинство таксонов и наименований таксонов возникают в предложениях, сделанных специализированными рабочими группами, чья работа координируется и контролируется ИК. Основная работа по выработке таксономических критериев, формирование новых видов и родов, предложения по наименованиям видов (биномиальным, нелатинизированным) и т.д. проводится в соответствующих рабочих группах. Причем эти критерии вырабатываются для каждого отдельного семейства независимо. Рабочие группы принимают решения путем голосования, при этом предложить изменения или дополнения в текущий статус могут не только члены рабочей группы, но и любой вирусолог-специалист (или коллектив специалистов).

Начиная с первого отчета работы ICTV, основными таксономическими рангами, с которыми работали рабочие группы, были род и семейство. Первый отчет по работе ICTV вышел в 1971 г. и включал в себя описание всего 290 вирусов, объединенных в 19 родов, два семейства (*Papovaviridae* и *Picornaviridae*) и 24 группы, которые еще не были таксономически формализованы (табл. 1). Для каждой группы был выбран «типичный представитель» – часто возбудитель инфекции человека, по названию которого группа, род или семейство получали соответствующее название. Также был приведен список вирусов, входящих в группу, с использованием устоявшегося наименования вируса. Необходимо отметить, что речь идет именно о вирусах и их авторских или исторических названиях, поскольку концепция *вида* вируса постепенно вводилась позднее. Для каждой группы также приводился список вирусов, которые, возможно, также являются членами данной группы и в будущем будут включены в нее.

*Концепция вида вирусов.* Введение понятия *вида* вируса происходило постепенно, с последующей эволюцией, и формально было принято ICTV в 1991 г. [12, 13]. В последующих отчетах рабочие группы начали классифицировать разные вирусы по видам, однако само понятие *вида* вируса претерпевало изменения. В отчете 1991 г. вид вируса определялся как «политетическая группа вирусов, составляющая реплицирующуюся линию и занимающая определенную экологическую нишу» [12]. К 2013 г. это понятие

было изменено на следующее определение: «Вид является низшим уровнем таксономической иерархии, утвержденным ICTV. Вид представляет собой монофилетическую группу вирусов, свойства которых могут быть дифференцированы от тех, что принадлежат другим видам, с использованием множества критериев». Или, в более современном варианте, вид – это «монофилетическая группа вирусов, которая может быть отделена от других групп (*видов*) на основе принятых критериев». Для наименования видов введены биномиальные нелатинизированные наименования, где первое слово соответствует наименованию рода, а второе является специализированным, часто сформированным на основе латинизированной транслитерации исторического наименования типового вируса или вызываемой нозологии.

В настоящее время основным критерием детерминация *видов, родов и семейств* является генетическая дистанция между вирусами или группами вирусов, определяемая при попарном сравнении геномных последовательностей. Значения генетической дистанции, которые позволяют дифференцировать вирусы внутри семейств на иерархическом уровне, определяются соответствующими рабочими группами, как правило, с применением специализированных биоинформационных подходов (например DEmARC [14, 15]). Используются нуклеотидные и аминокислотные последовательности консервативных вирусных белков (например белка полимеразы RdRp или нуклеокапсида) где критерием дифференциации может быть установленный порог 90–93% идентичности аминокислотной последовательности. Официально принятые ICTV характеристики родов, семейств, отрядов и более высоких таксономических рангов периодически публикуются в разделе «ICTV Taxonomy Profiles» журнала *Journal of General Virology* (<https://www.microbiologyresearch.org/content/ictv-virus-taxonomy-profiles>)

*Таксономические ранги выше семейства.* Как указывалось выше, основными таксономическими единицами, которыми вначале оперировал ICTV, являлись роды и семейства, с постепенным внедрением самого низкого ранга – вида. Но также проводились попытки объединять семейства в более высокие таксономические ранги – отряды (Orders), на основе общих характерных свойств в стратегии генома, морфологии вириона и наличия филогенетических связей по самым консервативным белкам и мотивам. К 8-му отчету ICTV (2005 г.) были выделены три отряда, объединяющие хвостатые фаги (*Caudovirales*), вирусы с одноклеточным крупным (+)РНК-геномом (*Nidovirales*), вирусы с одноклеточным крупным (–)РНК-геномом (*Mononegavirales*). Вследствие полифилетического происхождения и высокой степени генетической дивергенции установить эволюционные связи на более высоком уровне считалось невозможным. В этой связи особое значение имела классификация Балтимора, предложенная в 1971 г. как попытка объединить вирусы в более крупные группы на основе типа их генома и стратегии репликации. В классификации

Балтимора вирусы были разделены на 7 групп (I–VII) в зависимости от типа их генома (ДНК или РНК, одноцепочечная или двухцепочечная, положительной или отрицательной полярности, наличие обратной транскриптазы и т.д.). Однако важно подчеркнуть, что данная система не отражает эволюционные связи внутри или между группами вирусов. Вирусы, относящиеся к одной группе, могут быть эволюционно не связанными, но использовать сходные механизмы репликации. Таким образом, данная классификация принципиально отличается от таксономии, разрабатываемой ICTV, которая направлена на отображение эволюционных линий разных групп вирусов [16].

### Особенности современной таксономии и мегатаксономии вирусов

В начале второго десятилетия XXI в. с развитием технологии NGS стал накапливаться массив генетических данных, демонстрирующих огромное разнообразие и ubicuitарное распространение вирусов в биосфере. Углубленный анализ эволюционных связей между разными группами вирусов и их коэволюции с клеточной формой жизни изменил оценки значения вирусного мира в становлении и эволюции жизни на Земле [17, 18]. Эти данные потребовали пересмотра ранее принятых критериев таксономии вирусов, опирающихся в том числе на фенотип и экологию вирусов. В этой связи в 2016 г. ICTV утвердил возможность включения в официальную таксономию вирусов, известных исключительно по данным их геномных последовательностей. Согласно этому положению, формирование новых видов и других таксономических единиц может производиться без предварительного определения фенотипических характеристик вируса (спектра хозяев, патогенности), без его выделения в культуре клеток или модельных животных, а также без морфологической визуализации вирионов [19, 20]. В последующем были разработаны и опубликованы принципы, определяющие минимальные стандарты для данных о вирусных геномах. Эти стандарты предусматривают, что вирусы, включаемые в таксономию ICTV, должны быть представлены полными или кодирующими полными геномными последовательностями, которые точно собраны и лишены артефактов (ошибок) секвенирования [21–23]. Принятие такого подхода способствовало значительному расширению официальной таксономии за счет включения большого числа новых таксонов, главным образом на основе данных, полученных в результате масштабных метагеномных исследований [24]. Вместе с тем продолжается дискуссия о целесообразности применения различных критериев для таксономической классификации отдельных групп вирусов. В частности, для вирусов, инфицирующих животных и растения, традиционно сохраняется акцент на биологических свойствах, тогда как для вирусов прокариот в большинстве случаев используются генетические характеристики на уровнях от вида до отряда.

С другой стороны, возможности структурного анализа вирусных белков – сигнатур (Hallmark genes),

таких как тип РНК/ДНК-полимеразы или тип укладки белка нуклеокапсида в вирионе, и даже выявление определенных паттернов в их составе позволили объединить в «супергруппы» вирусы, эволюционная связь между которыми не может быть прослежена путем анализа на основе сравнения генов и геномов [25–27]. Одним из таких характерных для вирусов структурных мотивов является особая укладка в капсидных белках, образованная восьмью антипараллельными  $\beta$ -цепями, организованными в два  $\beta$ -листа, которые плотно упакованы друг к другу. По своему виду с определенного ракурса данная укладка напоминает рулет с джемом (или с желе), вследствие чего данный тип укладки аминокислотной цепи получил широко используемое в настоящее время название «single jelly-roll» (SJR) [28]. Такая архитектура придает капсиду устойчивость и встречается у многих ДНК-вирусов. В вирусных капсидах часто встречается структура, состоящая из двух последовательно соединенных SJR-доменов, в этом случае ее обозначают как двойная «jelly-roll» укладка (double jelly-roll, DJR), которая также служит важным таксономическим признаком.

К 2017 г. на основе большого массива таких работ были сформированы более высокие таксономические ранги (мегатаксономия): *Класс*, *Тун*, *Царство*, *Надцарство* (с промежуточными рангами). В 2018 и 2019 гг. эти изменения были приняты ICTV [29]. Таким образом, в настоящее время классификация вирусов внутри неформального домена *Vira* включает 15 официально признанных ICTV таксономических рангов от вида до надцарства (Realm) (табл. 2 и 3).

Надцарство *Riboviria* объединяет практически все известные РНК-содержащие вирусы, геном которых может быть представлен разными формами РНК: сегментированной или несегментированной одноцепочечной РНК положительной (ss(+)RNA) или отрицательной (ss(–)RNA) полярности, двухцепочечной РНК. К этому надцарству также отнесены вирусы со стадией обратной транскрипции в цикле репликации с РНК- или ДНК-геномом. Все вирусы этой группы кодируют РНК-зависимую РНК-полимеразу (RdRp) или обратную транскриптазу [30].

К надцарству *Monodnaviria* отнесены одноцепочечные ДНК-вирусы (ssDNA), а также мелкие двухцепочечные ДНК-вирусы (dsDNA) с кольцевой формой генома длиной, как правило, 2–10 тыс. пар нуклеотидов. Характерной особенностью представителей надцарства является наличие вирусного гена-сигнатуры, кодирующего эндонуклеазу (HUN), которая запускает репликацию генома по механизму «катящегося кольца» («rolling-circle»). В зависимости от типа вириона (икосаэдрической, филаментозной или плеоморфной формы) и круга хозяев (археи, бактерии, эукариоты) мононавирусы разделены на 4 царства.

Надцарство *Varidnaviria* представлено разнообразными dsDNA вирусами, для которых характерна икосаэдрическая морфология капсида и двойная вертикальная «double jelly-roll» (DJR) укладка в главном капсидном белке (MCP). Вирусы данного надцарства инфицируют представителей всех доменов биосферы [31].

**Таблица 2.** Иерархия домена Vira (таксономические ранги, принятый ICTV<sup>1</sup> для классификации вирусов)**Table 2.** Vira Domain Hierarchy (taxonomic ranks accepted by the ICTV for virus classification)

| Таксономический ранг<br>Taxonomy ranks | Суффикс<br>Suffix | Основные критерии и характеристики<br>Main criteria and characteristics                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Количество<br>(на июль 2025 г.)<br>Number (July 2025) |
|----------------------------------------|-------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|
| Realm<br>(Надцарство)                  | -viria            | Высший таксономический ранг, объединяющий вирусы на основе фундаментальных биологических характеристик, таких как тип нуклеиновой кислоты, тип репликации генома, наличие определенных вирусных генов-сигнатур<br>The highest taxonomic rank that unites viruses based on fundamental biological characteristics such as nucleic acid type, genome replication type, and the presence of certain signature viral genes                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | 7                                                     |
| Kingdom<br>(Царство)                   | -virae            | Мегатаксон, объединяющий <i>Типы</i> на основе общих вирусных генов-сигнатур или их отдельных мотивов на структурном уровне<br>A megataxon that unites <i>Phyla</i> based on shared viral signature genes or their individual motifs at the structural level                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 11                                                    |
| Phylum ( <i>Tun</i> )                  | -viricota         | Мегатаксон, объединяющий <i>Классы</i> на основе общей эволюционной истории, проявляющейся через тип генома и наличие/схожести вирусных генов-сигнатур (viral hallmark genes, VHGs), часто на структурном уровне, таких как РНК-, ДНК-полимеразы, белки капсида и способ их сборки<br>A megataxon, uniting <i>Classes</i> based on a shared evolutionary history manifested thru genome type and the presence/similarity of viral hallmark genes (VHGs), often at a structural level, such as RNA and DNA polymerases, capsid proteins, and their assembly method                                                                                                                                                                                                                           | 22                                                    |
| Class ( <i>Класс</i> )                 | -viricetes        | Объединяет отряды в крупные эволюционные ветви на основе общих высококонсервативных характеристик (репликативный модуль, стратегия генома, характерные структуры капсида). Является промежуточным рангом между «классической» таксономией вирусов и «мегатаксономией»<br>Unites <i>Orders</i> into major evolutionary branches based on shared highly conserved characteristics (replicative module, genome strategy, characteristic capsid structures). It is an intermediate rank between classical virus taxonomy and megataxonomy                                                                                                                                                                                                                                                       | 49                                                    |
| Order ( <i>Отряд</i> )                 | -virales          | Объединяет <i>Семейства</i> на основе общих структурных признаков: схожая форма вириона, сопоставимые размеры и организация генома, схожесть стратегии репликации и экспрессии генома (субгеномные РНК, способ созревания полипротеина, и т.д.). Филогенетическая схожесть по консервативным доменам ключевых белков репликативного комплекса (РНК-, ДНК-полимеразы, репликативные факторы)<br>Groups <i>Families</i> based on common structural features: similar virion shape, comparable size and genome organization, and similarities in replication and genome expression strategy (subgenomic RNAs, polyprotein maturation method, etc.). Phylogenetic similarity in the conserved domains of key proteins of the replication complex (RNA and DNA polymerases, replication factors) | 93                                                    |
| Family<br>(Семейство)                  | -viridae          | Объединяет <i>Роды</i> вирусов со схожей организацией генома (тип, размер, структура) и морфологией вириона. Внутри семейства роды обладают филогенетической близостью при сравнении аминокислотных последовательностей консервативных вирусных белков<br>It unites viral <i>Genera</i> with similar genome organization (type, size, structure) and virion morphology. Within the family, genera exhibit phylogenetic proximity when comparing the amino acid sequences of conserved viral proteins                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 368                                                   |
| Genus ( <i>Род</i> )                   | -virus            | Монофилетическая группа видов, объединенных на основе общей эволюционной истории и выраженной генетической и филогенетической близости<br>A monophyletic group of species united based on a shared evolutionary history and expressed by genetic and phylogenetic proximity                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | 3769                                                  |
| Species ( <i>Вид</i> )                 | —                 | Монофилетическая группа вирусов, отделенная от других групп вирусов внутри рода на основе генетических, биологических, экологических критериев<br>A monophyletic group of viruses, separated from other groups of viruses within the genus based on genetic, biological, and ecological criteria                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 16215                                                 |

<sup>1</sup>International Committee on Taxonomy of Viruses

Надцарство *Duplodnaviria* объединяет dsDNA вирусы, которые кодируют 4 вирусных гена-сигнатуры: главный белок капсида с НК97-подобной укладкой, белок портала, протеазу, необходимую для созревания капсида, и АТФазу-нуклеазу, необходимую для упаковки ДНК в капсид. К этому надцарству принадлежат хвостатые двухцепочечные ДНК-вирусы бактерий и архей (*Caudoviricetes*), которые

рассматриваются как одни из наиболее многочисленных вирусов на Земле, а также вирусы разнообразных одноклеточных эукариот и вирусы герпеса животных [32].

Надцарство *Adnaviria* объединяет вирусы с dsDNA геномом, который упакован в капсид в виде А-формы ДНК (правозакрученная). Аднавирусы найдены только у термофильных архей. Другой особенностью над-

Таблица 3. Надцарства домена Vira

Table 3. Realms of domain Vira

| 1                   | 2                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 3                                 | 4             | 5              | 6              | 7                   | 8                                      | 9                    | 10                  | 11             | 12                  | 13                     | 14                             | 15                        | 16               |
|---------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|---------------|----------------|----------------|---------------------|----------------------------------------|----------------------|---------------------|----------------|---------------------|------------------------|--------------------------------|---------------------------|------------------|
| Надцарство<br>Realm | Тип генома, стратегии репликации<br>Genome type, Replication strategies                                                                                                                                                                                                                                       | Число членов<br>Number of members |               |                |                |                     | Ареал в Биосфере<br>Areal in Biosphere |                      |                     |                |                     |                        |                                |                           |                  |
|                     |                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | Царство<br>Kingdom                | Тип<br>Phylum | Класс<br>Class | Отряд<br>Order | Семейство<br>Family | Архей<br>Archaea                       | Бактерии<br>Bacteria | Водоросли<br>Algae  | Грибы<br>Fungi | Растения<br>Plantae | Простейшие<br>Protozoa | Беспозвоночные<br>Invertebrate | Позвоночные<br>Vertebrate | Человек<br>Human |
|                     |                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |                                   |               |                |                |                     | Прокариоты<br>(Procarya)               |                      | Эукариоты (Eucarya) |                |                     |                        |                                |                           |                  |
| Adnaviria           | dsDNA, линейная ДНК в виде А-формы, главный белок капсида (MCP) имеет структуру (укладку) типа SIRV2<br>dsDNA, linear A-form DNA, the main capsid protein (MCP) has a SIRV2-type structure (fold)                                                                                                             | 1                                 | 1             | 1              | 3              | 6                   | +                                      | –                    | –                   | –              | –                   | –                      | –                              | –                         | –                |
| Singelaviria        | dsDNA, главный (MCP) и минорный (mCP) капсидные протеины имеют укладку по типу single jelly-roll (SJР)<br>dsDNA, the major (MCP) and minor (mCP) capsid proteins have a single jelly-roll (SJР) fold                                                                                                          | 1                                 | 1             | 1              | 1              | 3                   | +                                      | –                    | –                   | –              | –                   | –                      | –                              | –                         | –                |
| Duplodnaviria       | dsDNA, линейная ДНК, главный белок капсида (MCP) имеет структуру (укладку) HK97-подобного типа<br>dsDNA, linear DNA, the main capsid protein (MCP) has an HK97-like structure (fold)                                                                                                                          | 1                                 | 2             | 2              | 12             | 108                 | +                                      | +                    | –                   | +              | –                   | –                      | +                              | +                         | +                |
| Monodnaviria        | ssDNA и dsDNA, кольцевая форма; репликация проходит по типу катящегося кольца (rolling-circle).<br>ssDNA and dsDNA, circular form; replication occurs via a rolling circle mechanism.                                                                                                                         | 4                                 | 7             | 10             | 22             | 35                  | +                                      | +                    | +                   | +              | +                   | –                      | +                              | +                         | +                |
| Varidnaviria        | dsDNA, линейная форма, белки капсида имеют структуру (укладку) по типу вертикального double jelly-roll (DJR)<br>dsDNA, linear form, capsid proteins have a vertical double jelly-roll (DJR) structure (fold)                                                                                                  | 2                                 | 3             | 10             | 18             | 35                  | +                                      | +                    | +                   | –              | +                   | +                      | –                              | +                         | +                |
| Riboviria           | РНК-геном, включая ss(+)RNA, ss(–) RNA, dsRNA, сегментированные и несегментированные формы; также включает ретровирусы и мобильные геномные ретроэлементы<br>RNA genome, including ss(+)RNA, ss(–)RNA, dsRNA, segmented and non-segmented forms; also includes retroviruses and mobile genomic retro-elements | 2                                 | 8             | 24             | 36             | 150                 | –                                      | +                    | +                   | +              | +                   | +                      | +                              | +                         | +                |
| Ribozyviria         | ssRNA в циркулярной форме, при репликации используется самосплайсинг с использованием рибозима<br>ssRNA in a circular form, self-splicing using a ribozyme is used during replication                                                                                                                         | –                                 | –             | –              | –              | 1                   | –                                      | –                    | –                   | –              | –                   | –                      | –                              | +                         | +                |
|                     | Неклассифицированные классы и семейства<br>Unclassified classes and families                                                                                                                                                                                                                                  |                                   |               |                | 1              | 1                   | 30                                     |                      |                     |                |                     |                        |                                |                           |                  |



царства является уникальная  $\alpha$ -спиральная структура (укладка) главного белка капсида [33].

Надцарство *Ribozyviria* включает единственное семейство – *Kolmioviridae*. К этому семейству принадлежат вирусы гепатита D человека (1–8 генотипы, род *Deltavirus*) и родственные ему вирусы, инфицирующие позвоночных и беспозвоночных животных. Эти вирусы являются виридоподобными кольцевыми РНК-репликационными, кодирующими нуклеокапсидный белок ( $\delta$ -антиген). Подобно вириодам, рибозивирисы используют клеточные транскрипционные механизмы для репликации генома и зависят от других вирусов для формирования инфекционных оболочечных частиц (например, от вируса гепатита В) [34, 35].

Надцарство *Singelaviria* объединяет вирусы архей и бактерий с ДНК-геномом (dsDNA) в линейной или кольцевой форме. Вирусы, входящие в надцарство, кодируют два главных белка капсида (MCP и mCP), оба из которых характеризуются «jelly-roll» укладкой (SJR), а также АТФазу, необходимую для упаковки ДНК в нуклеокапсид.

#### Таксономия вирусов, инфицирующих человека и позвоночных животных

Вирусы, инфицирующие человека и позвоночных животных, входят в состав не менее 45 семейств и 25 отрядов и представлены всеми типами РНК- и ДНК-геномов (табл. 4). Большая часть вирусов человека и позвоночных животных являются РНК-содержащими вирусами (*Riboviria*) (31 семейство, 15 отрядов). Изменения в таксономии вирусов человека и позвоночных животных в последние годы были в основном связаны с реорганизацией «классических» семейств путем повышения их ранга до отрядов и классов с соответствующим пересмотром статуса и расширением числа входящих в них родов и видов.

Вирусы с ss(–)RNA-геномом объединены в тип *Negarnaviricota* (*Riboviria*: *Orthornavirae*). Внутри *Negarnaviricota* сформированы 4 класса на основе типа геномной РНК. Вирусы с одноцепочечным не-сегментированным РНК-геномом отнесены к классу *Monjiviricetes*, к которому принадлежит отряд *Mononegavirales*, включающий важные семейства патогенных вирусов (*Paramyxoviridae*, *Pneumoviridae*, *Filoviridae*, *Rhabdoviridae* и др.). Вирусы с сегментированным ss(–)RNA-геномом (2–3 сегмента) отнесены к классу *Bunyaviricetes*, включающий отряды *Elliovirales* и *Hareavirales*. В отряд *Elliovirales* вошли в качестве самостоятельных семейств хантавирусы (*Hantaviridae*) и ортобуньявирусы (*Peribunyaviridae*). В отряд *Hareavirales* вошли аренавирусы (*Arenaviridae*), флебовирусы (*Phenuiviridae*) и наировирусы (*Nairoviridae*). Таким образом, современное таксономическое положение таких важных патогенов, как возбудители геморрагической лихорадки с почечным синдромом (вирус Хантаан) и Крымской-Конго геморрагической лихорадки, следующее: *Bunyaviricetes*: *Elliovirales*: *Hantaviridae*: *Mammantavirinae*: *Orthohantavirus*: *Orthohantavirus hantaanense* и *Bunyaviricetes*: *Hareavirales*: *Nairoviridae*: *Orthonairovirus*

*haemorrhagiae*, соответственно. Вирусы с сегментированным ss(–)RNA-геномом (6–10 сегментов) отнесены к классу *Insthoviricetes*, включая семейство *Orthomyxoviridae* (отряд *Articulavirales*), к которому принадлежат вирусы гриппа А (*Alphainfluenzavirus influenzae*) и В [36–38].

Вирусы с ss(+)RNA-геномом отнесены к двум типам – *Kirtinoviricota* и *Pisuviricota*. *Kirtinoviricota* включает важные семейства патогенных вирусов *Flaviviridae* (класс *Flasuviricetes*, отряд *Amarillovirales*) и *Togaviridae* (класс *Alsuviricetes*, отряд *Martellivirales*). Таким образом, таксономическое положение важного патогена – вируса гепатита С – следующее: *Flasuviricetes*: *Amarillovirales*: *Flaviviridae*: *Hepacivirus*: *Hepacivirus hominis*. На основе семейства *Hepeviridae* организован отряд *Hepelivirales* (*Kirtinoviricota*: *Alsuviricetes*), в который также вошло семейство *Matonaviridae*, к которому принадлежит вирус краснухи (*Alsuviricetes*: *Hepelivirales*: *Matonaviridae*: *Rubivirus*: *Rubivirus rubellae*).

Вирусы с сегментированным dsRNA-геномом отнесены к типу *Duplornaviricota*, классу *Resentoviricetes*, отряду *Reovirales*, которые был сформирован на основе семейства *Reoviridae* с повышением ранга входящих в него подсемейств до семейств *Sedoreoviridae* и *Spinareoviridae* и реорганизацией числа и структуры входящих в них родов и видов. Семейство *Sedoreoviridae* включает возбудителей кишечных инфекций – ротавирусы (*Reovirales*: *Sedoreoviridae*: *Rotavirus*) и род орбивирусов (*Reovirales*: *Sedoreoviridae*: *Orbivirus*) – арбовирусов, в который входят возбудители заболеваний животных (вирус болезни синего языка (*Orbivirus caerulinguae*) и эпизоотической геморрагической болезни (*Orbivirus ruminantium*) и человека (вирусы группы лихорадки Кемерово *Orbivirus magninsulae*).

Несколько приведенных выше примеров демонстрируют принципы, по которым, начиная с 2018 г., таксономия вирусов была расширена и дополнена как введением биномиальных наименований видов, так и формированием более высоких таксономических рангов. Информация по принятым и ратифицированным ICTV изменениям в таксономии различных групп периодически публикуются в разделе «ICTV Virus Taxonomy Summaries» в журнале *Journal of General Virology* (<https://www.microbiologyresearch.org/content/ictv-virus-taxonomy-summaries>).

#### Заключение

Последние достижения в области метагеномики и метатранскриптомики существенно расширили знания о разнообразии вирусов и их роли в эволюции жизни. Можно с уверенностью утверждать, что вирусы являются наиболее многочисленными и разнообразными представителями жизни на Земле. Общее число вирусных частиц, существующих на Земле в любое время, оценивается в  $\sim 10^{30}$ – $10^{31}$  [39, 40]. Таксономия вирусов динамично развивается более 50 лет и сегодня представляет собой реконструкцию эволюции основных групп вирусов от видов и родов до эво-

Таблица 4. Мегатаксономия патогенных для позвоночных вирусов и их ареал среди домена Эукариотов  
Table 4. Megataxonomy of pathogenic for vertebrates viruses and their areal among domen Eucarya

| Вирусы (Viruses)      |                      |                     |                    |                  | Ареал в биосфере (Эукариоты)<br>Areal in Biosphere (Eucarya)      |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|-----------------------|----------------------|---------------------|--------------------|------------------|-------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|--------------|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|--|--|--|
| Надцарство<br>(Realm) | Царство<br>(Kingdom) | Тип<br>(Phylum)     | Класс<br>(Class)   | Отряд<br>(Order) | Семейство<br>(Family)                                             | Тип<br>генома<br>(Type of<br>genome) | 8            | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 |  |  |  |
| 1                     | 2                    | 3                   | 4                  | 5                | 6                                                                 | 7                                    | 8            | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  |                                                                   |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
| Adnaviria             | Zilligvirae          | Taleaviricota       | Tokiviricetes      | Ligamenvirales   | 6 семейств<br>вирусов архей<br>6 families<br>of archaeal viruses  |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    | Maximovirales    |                                                                   |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    | Primavirales     |                                                                   |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
| Singelaviria          | Helvetiavirae        | Dividoviricota      | Laserviricetes     | Halopanivirales  | 3 семейства<br>вирусов архей<br>3 families<br>of archaeal viruses |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  |                                                                   |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
| Duplodnaviria         | Heunggongvirae       | Peploviricota       | Herviviricetes     | Herpesvirales    | Alloherpesviridae                                                 | dsDNA                                |              |   |    |    |    | x  |    |    | x  |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  | Malacoherpesviridae                                               |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
| Monodnaviria          | Shotokuvirae         | Commensaviricota    | Cardeaviricetes    | Sanitavirales    | Anelloviridae                                                     |                                      |              |   |    |    |    |    | x  |    |    | x  | x  | x  |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    | Sepolyvirales    | Polyomaviridae                                                    |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    | Zurhausenvirales | Papillomaviridae                                                  |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      | Cressdnaviricota    | Arfviricetes       | Piccovirales     | Parvoviridae                                                      |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    | Cirlivirales     | Circoviridae                                                      |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  | Cycloviridae                                                      |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  | Endolinaviridae                                                   |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
| Varidnaviria          | Bamfordvirae         | Nucleocyotoviricota | Pokkesviricetes    | Recrevirales     | Vilyaviridae                                                      | ssDNA                                |              | x |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  | Redondoviridae                                                    |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  | Asfarviridae                                                      |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    | Chitovirales     | Poxviridae                                                        |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  | Pimascovirales                                                    |                                      | Iridoviridae |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
| Riboviria             | Orthornavirae        | Duplomaviricota     | Pharingeaviricetes | Rowavirales      | Adenoviridae                                                      | dsDNA                                |              |   |    |    | x  |    | x  | x  | x  | x  | x  | x  |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    | Reovirales       | Sedoreoviridae                                                    |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    | Mindivirales     | Spinareoviridae                                                   |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  | Cystoviridae<br>(bacteriophages)                                  | dsRNA<br>сегм.<br>(segmented)        | x            |   |    | x  | x  | x  |    | x  | x  | x  | x  |    |  |  |  |
|                       |                      |                     |                    |                  |                                                                   |                                      |              |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |  |  |  |

Продолжение таблицы см. на стр. 411.

| Вирусы (Viruses)      |                      |                 |                  |                    | Ареал в биосфере (Эукариоты)<br>Areal in Biosphere (Eucarya) |                                      |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|-----------------------|----------------------|-----------------|------------------|--------------------|--------------------------------------------------------------|--------------------------------------|------------------|--------------------------|----------------------|---------------------|-------------------------------|--------------------------|------------------------------|---------------------------|--------------|--------------|-----------------------------|-----------------|----|
| Надцарство<br>(Realm) | Царство<br>(Kingdom) | Тип<br>(Phylum) | Класс<br>(Class) | Отряд<br>(Order)   | Семейство<br>(Family)                                        | Тип<br>генома<br>(Type of<br>genome) | Грибы<br>(Fungi) | Простейшие<br>(Protozoa) | Водоросли<br>(Algae) | Растения<br>(Plant) | Членистоногие<br>(Arthropoda) | Мягкотелые<br>(molluscs) | Пресмыкающиеся<br>(Reptilia) | Земноводные<br>(Amphibia) | Рыбы (Ichti) | Птицы (Aves) | Млекопитающие<br>(Mammalia) | Человек (Human) |    |
|                       | 1                    | 2               | 3                | 4                  | 5                                                            | 6                                    | 7                | 8                        | 9                    | 10                  | 11                            | 12                       | 13                           | 14                        | 15           | 16           | 17                          | 18              | 19 |
|                       |                      |                 |                  |                    | <i>Hepelivirales</i>                                         | <i>Alphatetraviridae</i>             | <i>ss(+)/RNA</i> |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Benyviridae</i>                   |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Heperviridae</i>                  |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Matonaviridae</i>                 |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Mycodaphnaviridae</i>             |                  | x                        |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Bromoviridae</i>                  |                  |                          |                      |                     |                               | x                        |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Closteroviridae</i>               |                  |                          |                      |                     |                               | x                        |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Endornaviridae</i>                |                  |                          |                      |                     |                               | x                        |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Kitaviridae</i>                   |                  |                          |                      |                     |                               | x                        |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Mayoviridae</i>                   |                  |                          |                      |                     |                               | x                        |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Togaviridae</i>                   |                  |                          |                      |                     |                               | x                        |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Virgaviridae</i>                  |                  |                          |                      |                     |                               | x                        |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    | <i>Flaviviridae</i>                                          |                                      |                  |                          |                      | x                   |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    | <i>Amarillovirales</i><br><i>Mononegavirales</i>             | <i>Artoviridae</i>                   | <i>ss(-)RNA</i>  |                          |                      |                     | x                             | x                        |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Bornaviridae</i>                  |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Filoviridae</i>                   |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Lispiviridae</i>                  |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Mymonaviridae</i>                 |                  | x                        |                      |                     |                               | x                        | x                            |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Nyamiviridae</i>                  |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Paramyxoviridae</i>               |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Pneumoviridae</i>                 |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Rhabdoviridae</i>                 |                  |                          |                      |                     |                               | x                        | x                            |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  |                    |                                                              | <i>Surviridae</i>                    |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |              |              |                             |                 |    |
|                       |                      |                 |                  | <i>Ximoviridae</i> |                                                              |                                      |                  |                          |                      |                     |                               | x                        |                              |                           |              |              |                             |                 |    |

Продолжение таблицы см. на стр. 412.

| Вирусы (Viruses)   |                   |                |                |                    |                    |                                                                 | Ареал в биосфере (Эукариоты)<br>Areal in Biosphere (Eucarya) |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|--------------------|-------------------|----------------|----------------|--------------------|--------------------|-----------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|-----------------------|-------------------|------------------|----------------------------|-----------------------|---------------------------|------------------------|---------------|--------------|--------------------------|-----------------|---|---|---|---|---|
| Надцарство (Realm) | Царство (Kingdom) | Тип (Phylum)   | Класс (Class)  | Отряд (Order)      | Семейство (Family) | Тип генома (Type of genome)                                     | Грибы (Fungi)                                                | Простейшие (Protozoa) | Водоросли (Algae) | Растения (Plant) | Членистоногие (Arthropoda) | Мягкотелые (molluscs) | Пресмыкающиеся (Reptilia) | Земноводные (Amphibia) | Рыбы (Ichtha) | Птицы (Aves) | Млекопитающие (Mammalia) | Человек (Human) |   |   |   |   |   |
| 1                  | 2                 | 3              | 4              | 5                  | 6                  | 7                                                               | 8                                                            | 9                     | 10                | 11               | 12                         | 13                    | 14                        | 15                     | 16            | 17           | 18                       | 19              |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                | Bunyaviricetes | Elliovirales       | Culiviridae        | ss(-)RNA сегм. (segmented)                                      |                                                              |                       |                   |                  | x                          |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Fimoviridae        |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  | x                          | x                     |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Hantaviridae       |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       | x                         |                        | x             |              | x                        |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Peribunyaviridae   |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  | x                          |                       |                           |                        | x             | x            | x                        |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Phasmaviridae      |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Tospoviridae       |                                                                 |                                                              |                       |                   | x                | x                          |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Tulasviridae       |                                                                 | x                                                            |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                | Harenavirales      | Arenaviridae       |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  | x                          |                       | x                         |                        | x             |              |                          | x               |   | x |   | x |   |
|                    |                   |                |                |                    | Discoviridae       |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            | x                     |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Konkoviridae       |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       | x                         |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Leishbuviridae     |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       | x                         |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Mypoviridae        |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               | x            |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Nairoviridae       |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               | x            |                          |                 |   | x | x |   | x |
|                    |                   |                |                |                    | Phenuiviridae      |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            | x                     |                           |                        | x             | x            |                          |                 |   | x | x | x |   |
|                    |                   |                |                |                    | Tosoviridae        |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    | Wupedeviridae      |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               | x            |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                | Annooviridae   |                    |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        | x             |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                | Inshoviricetes | Articulavirales    | Orthomyxoviridae   |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       | x                         |                        |               |              |                          | x               | x | x | x |   |   |
|                    | Amalgaviridae     |                |                |                    |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  | x                          |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    | Pisuviricota      | Duploviricetes | Durnavirales   | Curvulaviridae     |                    |                                                                 |                                                              | x                     |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                | Fusariviridae      |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                | Hypoviridae        |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                | Partitiviridae     |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       | x                         |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                | Picobimaviridae    |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   | x                | x                          |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                | Soropartitiviridae |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           | x                      |               | x            |                          | x               | x | x |   |   |   |
|                    |                   |                |                | Pisoniviricetes    | Nidovirales        | Abyssoviridae (плоские черви, планарии) (flatworms, planarians) |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    |                    | Arteriviridae                                                   |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   | x |   |
|                    |                   |                |                |                    |                    | Cremegaviridae                                                  |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    |                    | Gresnaviridae                                                   |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    |                    | Olifoviridae                                                    |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    |                    | Coronaviridae                                                   |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   | x |
|                    |                   |                |                |                    |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |
|                    |                   |                |                |                    |                    |                                                                 |                                                              |                       |                   |                  |                            |                       |                           |                        |               |              |                          |                 |   |   |   |   |   |

| Вирусы (Viruses)      |                      |                       |                        |                      |                                                                                                  | Ареал в биосфере (Эукариоты)<br>Areal in Biosphere (Eucarya) |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|-----------------------|----------------------|-----------------------|------------------------|----------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|------------------|--------------------------|----------------------|---------------------|-------------------------------|--------------------------|------------------------------|---------------------------|----------------|--------------|-----------------------------|-----------------|
| Надцарство<br>(Realm) | Царство<br>(Kingdom) | Тип<br>(Phylum)       | Класс<br>(Class)       | Отряд<br>(Order)     | Семейство<br>(Family)                                                                            | Тип<br>генома<br>(Type of<br>genome)                         | Грибы<br>(Fungi) | Простейшие<br>(Protozoa) | Водоросли<br>(Algae) | Растения<br>(Plant) | Членистоногие<br>(Arthropoda) | Мягкотелые<br>(molluscs) | Пресмыкающиеся<br>(Reptilia) | Земноводные<br>(Amphibia) | Рыбы (Ichthia) | Птицы (Aves) | Млекопитающие<br>(Mammalia) | Человек (Human) |
| 1                     | 2                    | 3                     | 4                      | 5                    | 6                                                                                                | 7                                                            | 8                | 9                        | 10                   | 11                  | 12                            | 13                       | 14                           | 15                        | 16             | 17           | 18                          | 19              |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Medioniviridae</i><br>(морские хордовые -<br>туникиаты)<br>(marine chordates -<br>tunicates)  |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Mesoniviridae</i>                                                                             |                                                              |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Mononiviridae</i><br>(планарии)                                                               |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Nanghoshaviridae</i>                                                                          |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           | x              |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Nanhypoviridae</i>                                                                            |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           | x              |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Euroniviridae</i>                                                                             |                                                              |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Roniviridae</i>                                                                               |                                                              |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Tobamoviridae</i>                                                                             |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          | x                            |                           | x              | x            | x                           | x               |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Caliciviridae</i>                                                                             |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           | x              | x            | x                           | x               |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Dicistroviridae</i>                                                                           |                                                              |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Iflaviridae</i>                                                                               |                                                              |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Marnaviridae</i>                                                                              |                                                              |                  | x                        |                      |                     |                               |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Noraviridae</i>                                                                               |                                                              |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Picomaviridae</i>                                                                             |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              | x                         | x              | x            | x                           | x               |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Polycipiviridae</i>                                                                           |                                                              |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Secoviridae</i>                                                                               |                                                              |                  |                          |                      | x                   | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Soliniviridae</i>                                                                             |                                                              |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       | <i>Stelpaviricetes</i> | <i>Stellavirales</i> | <i>Astroviridae</i>                                                                              | dsDNA-RT                                                     |                  |                          |                      |                     |                               |                          | x                            | x                         | x              | x            | x                           | x               |
|                       | <i>Paramavirae</i>   | <i>Arteriviricota</i> | <i>Reptraviricetes</i> | <i>Blubervirales</i> | <i>Hepadnaviridae</i>                                                                            |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          | x                            | x                         |                | x            | x                           | x               |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Belpaoviridae</i><br>(ретроэлементы)<br>(retroelements)                                       |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Caulimoviridae</i>                                                                            |                                                              | x                |                          |                      | x                   | x                             |                          | x                            | x                         | x              | x            | x                           | x               |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Metaviridae</i><br>(LTR-<br>ретроэлементы<br>эукариот)<br>LTR-retroelements of<br>eucaryotes) | ssRNA-RT                                                     |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Pseudoviridae</i>                                                                             |                                                              | x                |                          |                      | x                   |                               |                          | x                            | x                         | x              | x            | x                           | x               |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Retroviridae</i>                                                                              |                                                              | x                |                          |                      | x                   |                               |                          | x                            | x                         | x              | x            | x                           | x               |
|                       |                      |                       |                        |                      | <i>Kolmioviridae</i>                                                                             | циркулярная<br>ss(-)RNA<br>(circular)                        |                  |                          |                      |                     | x                             |                          |                              |                           |                |              |                             | x               |
| <i>Ribozyviria</i>    |                      |                       |                        |                      |                                                                                                  |                                                              |                  |                          |                      |                     |                               |                          |                              |                           |                |              |                             |                 |

люционных группы самых высоких рангов. Очевидно фундаментальное значение таксономии вирусов как в теоретическом, так и в прикладном качестве на фоне убиквитарного распространения вирусов на земле среди всех представителей трех доменов (*Archaea*, *Bacteria*, *Eucarya*) биосферы. Все организмы на Земле являются хозяевами разнообразных вирусов. Дальнейший прогресс в изучении виросферы будет достигаться с использованием подходов мегатаксономии и глобальной экологии вирусов

К настоящему времени домен *Vira* включает 7 надцарств (realm) вирусов, которые сформированы на основе фундаментальных биологических свойств вирусов, таких как тип репликация генома и тип белков, формирующих вирусный капсид. И если основные критерии формирования видов, родов, семейств и отрядов можно рассматривать как окончательно сформированные, продолжающиеся исследования показывают, что структура мегатаксономических рангов может быть пересмотрена [41].

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Львов Д.К., Гулюкин М.И., Забережный А.Д., Гулюкин А.М. Формирование популяционного генофонда потенциально угрожающих биобезопасности зоонозных вирусов. *Вопросы вирусологии*. 2020; 65(5): 243–58. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-5-1> <https://elibrary.ru/kprmam>
2. Iwanowski D. Über die Mosaikkrankheit der Tabakspflanze. *Bulletin Scientifique Publié Par l'Académie Impériale Des Sciences de Saint-Petersbourg*. 1892; 35: 67–70.
3. Ивановский Д.И. Мозаичная болезнь табака. *Труды Варшавского Университета*. 1892; 6: 49–72.
4. Loeffler F., Frosch P. Summarischer Bericht über die Ergebnisse der Untersuchungen der Commission zur Erforschung der Maul- und Klauenseuche. *Dtsch. Med. Wochenschr.* 1897; 23(39): 617. <https://doi.org/10.1055/S-0029-1205172>
5. Reed W. Recent researches concerning the etiology, propagation, and prevention of yellow fever, by the United States Army Commission. *J. Hyg. (Lond.)*. 1902; 2(2): 101–19. <https://doi.org/10.1017/s0022172400001856>
6. d'Hérèlles F. An invisible microbe that is antagonistic to the dysentery bacillus. *Comptes Rendus*. 1917; 165: 373–5. (in French)
7. Twort F.W. An investigation on the nature of ultra-microscopic viruses. *Lancet*. 1915; 186(4814): 1241–3. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(01\)20383-3](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(01)20383-3)
8. Torsvik T., Dundas I.D. Bacteriophage of *Halobacterium salinarum*. *Nature*. 1974; 248: 680–1. <https://doi.org/10.1038/248680A0>
9. Woese C.R., Fox G.E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1977; 74(11): 5088–90. <https://doi.org/10.1073/PNAS.74.11.5088>
10. Casals J., Whitman L. Group C, a new serological group of hitherto undescribed arthropod-borne viruses. *Immunological studies. Am. J. Trop. Med. Hyg.* 1961; 10: 250–8. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.1961.10.250>
11. Casals J. New developments in the classification of arthropod-borne animal viruses. *Ann. Microbiol.* 1963; 11: 13.
12. Van Regenmortel M.H.V. Applying the species concept to plant viruses. *Arch. Virol.* 1989; 104(1-2): 1–17. <https://doi.org/10.1007/BF01313804>
13. Pringle C.R. The 20<sup>th</sup> meeting of the executive committee of the international committee on virus taxonomy. *Arch. Virol.* 1991; 119: 303–4. <https://doi.org/10.1007/BF01310680>
14. Lauber C., Gorbalenya A.E. Toward genetics-based virus taxonomy: comparative analysis of a genetics-based classification and the taxonomy of picornaviruses. *J. Virol.* 2012; 86(7): 3905–15. <https://doi.org/10.1128/jvi.07174-11>
15. Lauber C., Gorbalenya A.E. Partitioning the genetic diversity of a virus family: approach and evaluation through a case study of picornaviruses. *J. Virol.* 2012; 86(7): 3890–904. <https://doi.org/10.1128/JVI.07173-11>
16. Koonin E.V., Krupovic M., Agol V.I. The Baltimore classification of viruses 50 years later: how does it stand in the light of virus evolution? *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2021; 85(3): e0005321. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00053-21>
17. Koonin E.V., Dolja V.V. Virus world as an evolutionary network of viruses and capsidless selfish elements. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2014; 78(2): 278–303. <https://doi.org/10.1128/mmbr.00049-13>
18. Koonin E.V., Dolja V.V., Krupovic M. Origins and evolution of viruses of eukaryotes: The ultimate modularity. *Virology*. 2015; 479–480: 2–25. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2015.02.039>
19. Simmonds P., Adams M.J., Benk M., Breitbart M., Brister J.R., Carstens E.B., et al. Consensus statement: Virus taxonomy in the age of metagenomics. *Nat. Rev. Microbiol.* 2017; 15(3): 161–8. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.177>
20. Simmonds P., Adriaenssens E.M., Murilo Zerbini F., Abrescia N.G.A., Aiewsakun P., Alfenas-Zerbini P., et al. Four principles to establish a universal virus taxonomy. *PLoS Biol.* 2023; 21(2): e3001922. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001922>
21. Roux S., Adriaenssens E.M., Dutilh B.E., Koonin E.V., Kropinski A.M., Krupovic M., et al. Minimum Information about an Uncultivated Virus Genome (MIUViG). *Nat. Biotechnol.* 2018; 37(1): 29–37. <https://doi.org/10.1038/nbt.4306>
22. Dutilh B.E., Varsani A., Tong Y., Simmonds P., Sabanadzovic S., Rubino L., et al. Perspective on taxonomic classification of uncultivated viruses. *Curr. Opin. Virol.* 2021; 51: 207–15. <https://doi.org/10.1016/J.COVIRO.2021.10.011>
23. Mayne R., Simmonds P., Smith D.B., Adriaenssens E.M., Lefkowitz E.J., Oksanen H.M., et al. Virus taxonomy proposal summaries: a searchable and citable resource to disseminate virus taxonomy advances. *J. Gen. Virol.* 2025; 106(7): 002079. <https://doi.org/10.1099/JGV.0.002079>
24. Shi M., Lin X.D., Tian J.H., Chen L.J., Chen X., Li C.X., et al. Redefining the invertebrate RNA virosphere. *Nature*. 2016; 540(7634): 539–43. <https://doi.org/10.1038/nature20167>
25. Gorbalenya A.E., Pringle F.M., Zeddam J.L., Luke B.T., Cameron C.E., Kalkmakoff J., et al. The palm subdomain-based active site is internally permuted in viral RNA-dependent RNA polymerases of an ancient lineage. *J. Mol. Biol.* 2002; 324(1): 47–62. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(02\)01033-1](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(02)01033-1)
26. Iyer L.M., Aravind L., Koonin E.V. Common origin of four diverse families of large eukaryotic DNA viruses. *J. Virol.* 2001; 75(23): 11720–34. <https://doi.org/10.1128/jvi.75.23.11720-11734.2001>
27. Koonin E.V., Dolja V.V., Krupovic M., Varsani A., Wolf Y.I., Yutin N., et al. Global organization and proposed megataxonomy of the virus world. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2020; 84(2): e00061-19. <https://doi.org/10.1128/mmbr.00061-19>
28. Richardson J.S. The anatomy and taxonomy of protein structure. *Adv. Protein Chem.* 1981; 34: 167–339. [https://doi.org/10.1016/s0065-3233\(08\)60520-3](https://doi.org/10.1016/s0065-3233(08)60520-3)
29. Gorbalenya A.E., Krupovic M., Mushegian A., Kropinski A.M., Siddell S.G., Varsani A., et al. The new scope of virus taxonomy: partitioning the virosphere into 15 hierarchical ranks. *Nat. Microbiol.* 2020; 5(5): 668–74. <https://doi.org/10.1038/s41564-020-0709-x>
30. Wolf Y.I., Kazlauskas D., Iranzo J., Lucia-Sanz A., Kuhn J.H., Krupovic M., et al. Origins and evolution of the global RNA virome. *mBio*. 2018; 9(6): e02329-18. <https://doi.org/10.1128/mbio.02329-18>
31. Queiroz V.F., Carvalho J.V.R.P., de Souza F.G., Lima M.T., Santos J.D., Rocha K.L.S., et al. Analysis of the genomic features and evolutionary history of pithovirus-like isolates reveals two major divergent groups of viruses. *J. Virol.* 2023; 97(7): e0041123. <https://doi.org/10.1128/jvi.00411-23>
32. Liu Y., Demina T.A., Roux S., Aiewsakun P., Kazlauskas D., Simmonds P., et al. Diversity, taxonomy, and evolution of archaeal viruses of the class Caudoviricetes. *PLoS Biol.* 2021; 19(11): e3001442. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PBIO.3001442>
33. Krupovic M., Kuhn J.H., Wang F., Baquero D.P., Dolja V.V., Egelman E.H., et al. Adnaviria: a new realm for archaeal filamentous viruses with linear a-form double-stranded DNA genomes. *J. Virol.* 2021; 95(15): e0067321. <https://doi.org/10.1128/jvi.00673-21>
34. Chang W.S., Pettersson J.H.O., Le Lay C., Shi M., Lo N., Wille M., et al. Novel hepatitis D-like agents in vertebrates and invertebrates. *Virus Evol.* 2019; 5(2): vez021. <https://doi.org/10.1093/ve/vez021>

35. Khalfi P., Kennedy P.T., Majzoub K., Asselah T. Hepatitis D virus: Improving virological knowledge to develop new treatments. *Antiviral Res.* 2023; 209: 105461. <https://doi.org/10.1016/j.antiviral.2022.105461>
36. Maes P., Alkhovsky S.V., Bao Y., Beer M., Birkhead M., Briese T., et al. Taxonomy of the family Arenaviridae and the order Bunyavirales: update 2018. *Arch. Virol.* 2018; 163(8): 2295–310. <https://doi.org/10.1007/s00705-018-3843-5>
37. Kuhn J.H., Adkins S., Alkhovsky S.V., An W., Avšič-Županc T., Ayllón M.A., et al. Annual (2024) taxonomic update of RNA-directed RNA polymerase-encoding negative-sense RNA viruses (realm Riboviria: kingdom Orthornavirae: phylum Negarnaviricota). *J. Gen. Virol.* 2025; 106(6): 002077. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.002077>
38. Kuhn J.H., Adkins S., Alkhovsky S.V., Avšič-Županc T., Ayllón M.A., Bahl J., et al. 2022 taxonomic update of phylum Negarnaviricota (Riboviria: Orthornavirae), including the large orders Bunyavirales and Mononegavirales. *Arch. Virol.* 2022; 167(12): 2857–906. <https://doi.org/10.1007/s00705-022-05546-z>
39. Mushegian A.R. Are there 10<sup>31</sup> virus particles on earth, or more, or fewer? *J. Bacteriol.* 2020; 202(9): e00052-20. <https://doi.org/10.1128/jb.00052-20>
40. López-García P., Gutiérrez-Preciado A., Krupovic M., Ciobanu M., Deschamps P., Jardillier L., et al. Metagenome-derived virus-microbe ratios across ecosystems. *ISME J.* 2023; 17(10): 1552–63. <https://doi.org/10.1038/s41396-023-01431-y>
41. Koonin E.V., Kuhn J.H., Dolja V.V., Krupovic M. Megataxonomy and global ecology of the virosphere. *ISME J.* 2024; 18(1): wrad042. <https://doi.org/10.1093/ismejo/wrad042>
15. Lauber C., Gorbalenya A.E. Partitioning the genetic diversity of a virus family: approach and evaluation through a case study of picornaviruses. *J. Virol.* 2012; 86(7): 3890–904. <https://doi.org/10.1128/JVI.07173-11>
16. Koonin E.V., Krupovic M., Agol V.I. The Baltimore classification of viruses 50 years later: how does it stand in the light of virus evolution? *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2021; 85(3): e0005321. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00053-21>
17. Koonin E.V., Dolja V.V. Virus world as an evolutionary network of viruses and capsidless selfish elements. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2014; 78(2): 278–303. <https://doi.org/10.1128/mmbr.00049-13>
18. Koonin E.V., Dolja V.V., Krupovic M. Origins and evolution of viruses of eukaryotes: The ultimate modularity. *Virology.* 2015; 479–480: 2–25. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2015.02.039>
19. Simmonds P., Adams M.J., Benk M., Breitbart M., Brister J.R., Carstens E.B., et al. Consensus statement: Virus taxonomy in the age of metagenomics. *Nat. Rev. Microbiol.* 2017; 15(3): 161–8. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.177>
20. Simmonds P., Adriaenssens E.M., Murilo Zerbini F., Abrescia N.G.A., Aiewsakun P., Alfenas-Zerbini P., et al. Four principles to establish a universal virus taxonomy. *PLoS Biol.* 2023; 21(2): e3001922. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001922>
21. Roux S., Adriaenssens E.M., Dutilh B.E., Koonin E.V., Kropinski A.M., Krupovic M., et al. Minimum Information about an Uncultivated Virus Genome (MIUViG). *Nat. Biotechnol.* 2018; 37(1): 29–37. <https://doi.org/10.1038/nbt.4306>
22. Dutilh B.E., Varsani A., Tong Y., Simmonds P., Sabanadzovic S., Rubino L., et al. Perspective on taxonomic classification of uncultivated viruses. *Curr. Opin. Virol.* 2021; 51: 207–15. <https://doi.org/10.1016/J.COVIRO.2021.10.011>
23. Mayne R., Simmonds P., Smith D.B., Adriaenssens E.M., Lefkowitz E.J., Oksanen H.M., et al. Virus taxonomy proposal summaries: a searchable and citable resource to disseminate virus taxonomy advances. *J. Gen. Virol.* 2025; 106(7): 002079. <https://doi.org/10.1099/JGV.0.002079>
24. Shi M., Lin X.D., Tian J.H., Chen L.J., Chen X., Li C.X., et al. Redefining the invertebrate RNA virosphere. *Nature.* 2016; 540(7634): 539–43. <https://doi.org/10.1038/nature20167>
25. Gorbalenya A.E., Pringle F.M., Zeddam J.L., Luke B.T., Cameron C.E., Kalmakoff J., et al. The palm subdomain-based active site is internally permuted in viral RNA-dependent RNA polymerases of an ancient lineage. *J. Mol. Biol.* 2002; 324(1): 47–62. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(02\)01033-1](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(02)01033-1)
26. Iyer L.M., Aravind L., Koonin E.V. Common origin of four diverse families of large eukaryotic DNA viruses. *J. Virol.* 2001; 75(23): 11720–34. <https://doi.org/10.1128/jvi.75.23.11720-11734.2001>
27. Koonin E.V., Dolja V.V., Krupovic M., Varsani A., Wolf Y.I., Yutin N., et al. Global organization and proposed megataxonomy of the virus world. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2020; 84(2): e00061-19. <https://doi.org/10.1128/mmbr.00061-19>
28. Richardson J.S. The anatomy and taxonomy of protein structure. *Adv. Protein Chem.* 1981; 34: 167–339. [https://doi.org/10.1016/s0065-3233\(08\)60520-3](https://doi.org/10.1016/s0065-3233(08)60520-3)
29. Gorbalenya A.E., Krupovic M., Mushegian A., Kropinski A.M., Siddell S.G., Varsani A., et al. The new scope of virus taxonomy: partitioning the virosphere into 15 hierarchical ranks. *Nat. Microbiol.* 2020; 5(5): 668–74. <https://doi.org/10.1038/s41564-020-0709-x>
30. Wolf Y.I., Kazlauskas D., Iranzo J., Lucia-Sanz A., Kuhn J.H., Krupovic M., et al. Origins and evolution of the global RNA virome. *mBio.* 2018; 9(6): e02329-18. <https://doi.org/10.1128/mbio.02329-18>
31. Queiroz V.F., Carvalho J.V.R.P., de Souza F.G., Lima M.T., Santos J.D., Rocha K.L.S., et al. Analysis of the genomic features and evolutionary history of pithovirus-like isolates reveals two major divergent groups of viruses. *J. Virol.* 2023; 97(7): e0041123. <https://doi.org/10.1128/jvi.00411-23>
32. Liu Y., Demina T.A., Roux S., Aiewsakun P., Kazlauskas D., Simmonds P., et al. Diversity, taxonomy, and evolution of archaeal viruses of the class Caudoviricetes. *PLoS Biol.* 2021; 19(11): e3001442. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PBIO.3001442>
33. Krupovic M., Kuhn J.H., Wang F., Baquero D.P., Dolja V.V., Egelman E.H., et al. Adnaviria: a new realm for archaeal filamentous viruses with linear a-form double-stranded DNA genomes. *J. Virol.* 2021; 95(15): e0067321. <https://doi.org/10.1128/jvi.00673-21>

## REFERENCES

1. Lvov D.K., Gulyukin M.I., Zaberezhniy A.D., Gulyukin A.M. Formation of population gene pools of zoonotic viruses, potentially threatening biosafety. *Voprosy virusologii.* 2020; 65(5): 243–58. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-2020-65-5-1> <https://elibrary.ru/kprmmam> (in Russian)
2. Iwanowski D. Über die Mosaikkrankheit der Tabakspflanze. *Bulletin Scientifique Publié Par L'Académie Impériale Des Sciences de Saint-Petersbourg.* 1892; 35: 67–70.
3. Ivanovskii D.I. Mosaic tobacco disease. *Trudy Varshavskogo Universiteta.* 1892; 6: 49–72. (in Russian)
4. Loeffler F., Frosch P. Summarischer Bericht über die Ergebnisse der Untersuchungen der Commission zur Erforschung der Maul- und Klauenseuche. *Dtsch. Med. Wochenschr.* 1897; 23(39): 617. <https://doi.org/10.1055/S-0029-1205172>
5. Reed W. Recent researches concerning the etiology, propagation, and prevention of yellow fever, by the United States Army Commission. *J. Hyg. (Lond.)* 1902; 2(2): 101–19. <https://doi.org/10.1017/s0022172400001856>
6. d'Hérèlles F. An invisible microbe that is antagonistic to the dysentery bacillus. *Comptes Rendus.* 1917; 165: 373–5. (in French)
7. Twort F.W. An investigation on the nature of ultra-microscopic viruses. *Lancet.* 1915; 186(4814): 1241–3. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(01\)20383-3](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(01)20383-3)
8. Torsvik T., Dundas I.D. Bacteriophage of Halobacterium salinarum. *Nature.* 1974; 248: 680–1. <https://doi.org/10.1038/248680A0>
9. Woese C.R., Fox G.E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1977; 74(11): 5088–90. <https://doi.org/10.1073/PNAS.74.11.5088>
10. Casals J., Whitman L. Group C, a new serological group of hitherto undescribed arthropod-borne viruses. Immunological studies. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 1961; 10: 250–8. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.1961.10.250>
11. Casals J. New developments in the classification of arthropod-borne animal viruses. *Ann. Microbiol.* 1963; 11: 13.
12. Van Regenmortel M.H.V. Applying the species concept to plant viruses. *Arch. Virol.* 1989; 104(1-2): 1–17. <https://doi.org/10.1007/BF01313804>
13. Pringle C.R. The 20<sup>th</sup> meeting of the executive committee of the international committee on virus taxonomy. *Arch. Virol.* 1991; 119: 303–4. <https://doi.org/10.1007/BF01310680>
14. Lauber C., Gorbalenya A.E. Toward genetics-based virus taxonomy: comparative analysis of a genetics-based classification and the taxonomy of picornaviruses. *J. Virol.* 2012; 86(7): 3905–15. <https://doi.org/10.1128/jvi.07174-11>

34. Chang W.S., Pettersson J.H.O., Le Lay C., Shi M., Lo N., Wille M., et al. Novel hepatitis D-like agents in vertebrates and invertebrates. *Virus Evol.* 2019; 5(2): vez021. <https://doi.org/10.1093/ve/vez021>
35. Khalfi P., Kennedy P.T., Majzoub K., Asselah T. Hepatitis D virus: Improving virological knowledge to develop new treatments. *Antiviral Res.* 2023; 209: 105461. <https://doi.org/10.1016/j.antiviral.2022.105461>
36. Maes P., Alkhovsky S.V., Bao Y., Beer M., Birkhead M., Briese T., et al. Taxonomy of the family Arenaviridae and the order Bunyavirales: update 2018. *Arch. Virol.* 2018; 163(8): 2295–310. <https://doi.org/10.1007/s00705-018-3843-5>
37. Kuhn J.H., Adkins S., Alkhovsky S.V., An W., Avšič-Županc T., Ayllón M.A., et al. Annual (2024) taxonomic update of RNA-directed RNA polymerase-encoding negative-sense RNA viruses (realm Riboviria: kingdom Orthornavirae: phylum Negarnaviricota). *J. Gen. Virol.* 2025; 106(6): 002077. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.002077>
38. Kuhn J.H., Adkins S., Alkhovsky S.V., Avšič-Županc T., Ayllón M.A., Bahl J., et al. 2022 taxonomic update of phylum Negarnaviricota (Riboviria: Orthornavirae), including the large orders Bunyavirales and Mononegavirales. *Arch. Virol.* 2022; 167(12): 2857–906. <https://doi.org/10.1007/s00705-022-05546-z>
39. Mushegian A.R. Are there  $10^{31}$  virus particles on earth, or more, or fewer? *J. Bacteriol.* 2020; 202(9): e00052-20. <https://doi.org/10.1128/jb.00052-20>
40. López-García P., Gutiérrez-Preciado A., Krupovic M., Ciobanu M., Deschamps P., Jardillier L., et al. Metagenome-derived virus-microbe ratios across ecosystems. *ISME J.* 2023; 17(10): 1552–63. <https://doi.org/10.1038/s41396-023-01431-y>
41. Koonin E.V., Kuhn J.H., Dolja V.V., Krupovic M. Megataxonomy and global ecology of the virosphere. *ISME J.* 2024; 18(1): wrad042. <https://doi.org/10.1093/ismejo/wrad042>

**Информация об авторах:**

**Львов Дмитрий Константинович** — д-р мед. наук, профессор, академик РАН, главный научный сотрудник Института вирусологии им. Д.И. Иванковского ФГБУ «НИЦЭМ им. Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России, Москва, Россия. E-mail: [dk\\_lvov@mail.ru](mailto:dk_lvov@mail.ru); <https://orcid.org/0000-0001-8176-6582>

**Акимкин Василий Геннадьевич** — д-р мед. наук, профессор, академик РАН, директор ФБУН «ЦНИИ Эпидемиологии» Роспотребнадзора, Москва, Россия. E-mail: [crie@pcr.ru](mailto:crie@pcr.ru); <https://orcid.org/0000-0001-8139-0247>

**Забережный Алексей Дмитриевич** — д-р биол. наук, профессор, академик РАН, директор ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт биологический промышленности» Минсельхоза России, Московская область, г.о. Лосино-Островский, пос. Биокombината, Россия. E-mail: [zaberezhny@mail.ru](mailto:zaberezhny@mail.ru); <https://orcid.org/0000-0001-7635-2596>

**Борисевич Сергей Владимирович** — д-р биол. наук, профессор, академик РАН, начальник ФГБУ «48 ЦНИИ» Минобороны России, Сергиев Посад, Россия. E-mail: [48cnii@mail.ru](mailto:48cnii@mail.ru); <https://orcid.org/0000-0002-6742-3919>

**Альховский Сергей Владимирович** — д-р биол. наук, член-корреспондент РАН, советник директора по научной работе в области природно-очаговых и новых инфекций ФБУН «ЦНИИ Эпидемиологии» Роспотребнадзора, Москва, Россия. E-mail: [salkh@ya.ru](mailto:salkh@ya.ru); [alkhovsky@cmd.su](mailto:alkhovsky@cmd.su); <https://orcid.org/0000-0001-6913-5841>

**Участие авторов:** Львов Д.К. — критический анализ данных, синтез данных, написание статьи; Акимкин В.Г. — анализ данных, написание статьи; Забережный А.Д. — анализ данных, написание статьи; Борисевич С.В. — анализ данных, написание статьи; Альховский С.В. — критический анализ данных, синтез данных, написание статьи.

Поступила 02.09.2025  
Принята в печать 16.10.2025  
Опубликована 30.10.2025

**Information about the authors:**

**Dmitry K. Lvov** — RAS Full Member, Professor, Dr. Sci. (Medicine), Chief Researcher, D.I. Ivanovsky institute of virology of N.F. Gamaleya national research center on epidemiology and microbiology of Ministry of health of Russian Federation, Moscow, Russia. E-mail: [dk\\_lvov@mail.ru](mailto:dk_lvov@mail.ru); <https://orcid.org/0000-0001-8176-6582>

**Vasily G. Akimkin** — RAS Full Member, Professor, Dr. Sci. (Medicine), Director, Central Research Institute for Epidemiology of the Federal Service for Surveillance of Consumer Rights Protection and Human Wellbeing, Moscow, Russia. E-mail: [crie@pcr.ru](mailto:crie@pcr.ru); <https://orcid.org/0000-0001-8139-0247>

**Alexei D. Zaberezhny** — RAS Full Member, Professor, Dr. Sci. (Biology), Director of All-Russian Research and Technological Institute of Biological Industry of Ministry of Agriculture, Losino-Ostrovsky district, Biokombinat settlement, Moscow region, Russia. E-mail: [zaberezhny@mail.ru](mailto:zaberezhny@mail.ru); <https://orcid.org/0000-0001-7635-2596>

**Sergey V. Borisevich** — RAS Full Member, Professor, Dr. Sci. (Biology), Head of Central Scientific Research Institute No. 48 of the Ministry of Defence, Sergiev Posad, Russia. E-mail: [48cnii@mail.ru](mailto:48cnii@mail.ru); <https://orcid.org/0000-0002-6742-3919>

**Sergey V. Alkhovsky** — corresponding member of RAS, Dr. Sci. (Biology), Advisor to the Director for Research in the Field of Natural Focal and Emerging Infections, Central Research Institute for Epidemiology of the Federal Service for Surveillance of Consumer Rights Protection and Human Wellbeing, Moscow, Russia. E-mail: [salkh@ya.ru](mailto:salkh@ya.ru); [alkhovsky@cmd.su](mailto:alkhovsky@cmd.su); <https://orcid.org/0000-0001-6913-5841>

**Contribution:** Lvov D.K. — critical data analysis, data synthesis, article writing; Akimkin V.G. — data analysis, article writing; Zaberezhny A.D. — data analysis, article writing; Borisevich S.V. — data analysis, article writing; Alkhovsky S.V. — critical data analysis, data synthesis, article writing.

Received 02 September 2025  
Accepted 16 October 2025  
Published 30 October 2025