

ISSN 0134-3475

Том 50, Номер 1

Январь - Февраль 2024



# БИОЛОГИЯ МОРЯ



НАУКА

— 1727 —

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 50, номер 1, 2024

---

---

## Обзор

- Вирусы океана: на берегах *Aqua incognita*. Горизонты таксономического разнообразия  
Ю. С. Хотимченко, М. Ю. Щелканов 3
- 

## Оригинальные статьи

- Сравнительная оценка содержания ряда тяжелых металлов в мягких тканях *Mytilus trossulus* A. Gould, 1850, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae) и их гибридных форм из бухты Миносок залив Петра Великого (Японское море)  
В. Я. Кавун 42
- Гематологические показатели скорпены *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 в условиях экспериментальной гипотермии *in vivo*  
Ю. А. Силкин, Е. Н. Силкина, М. Ю. Силкин, В. Е. Василец 51
- Многолетние изменения в сезонной и межгодовой динамике численности икры массовых видов пелагофильных рыб в Гданьской впадине Балтийского моря  
Е. М. Карасева, Е. Е. Ежова 62
- Новый для морей России вид диатомовой водоросли *Thalassiosira tealata* Takano, 1980 (Bacillariophyta)  
М. А. Шульгина, Д. И. Качур 70
- 

## Краткие сообщения

- Распространение *Dasya hutchinsiae* Harvey, 1833 (Ceramiales, Rhodophyta) в Северном Причерноморье  
С. Е. Садогурский, Т. В. Белич, С. А. Садогурская 79
- 

- Информация и правила для авторов 85
- 
-

# Contents

---

---

Volume 50, No 1, 2024

---

---

## Review

- Viruses of the Ocean: On the Shores of the *Aqua Incognita*. Horizons of the Taxonomic Diversity  
*Yu. S. Khotimchenko, M. Yu. Shchelkanov* 3
- 

## Original papers

- A Comparative Assessment of the Content of a Number of Heavy Metals in the Soft Tissues of *Mytilus trossulus* A. Gould, 1850, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae) and Their Hybrid Forms From Minonosok Bay of Peter the Great Bay (Sea of Japan)  
*V. Ya. Kavun* 42
- Hematological Parameters of Black Scorpionfish *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 under Experimental Hypothermia *in vivo*  
*Yu. A. Silkin, E. N. Silkina, M. Yu. Silkin, V. E. Vasilets* 51
- Long-Term Changes in the Seasonal and Interannual Dynamics of the Abundance of Eggs of Common Pelagophilic Fish Species in the Gdansk Deep of the Baltic Sea  
*E. M. Karaseva, E. E. Ezhova* 62
- Thalassiosira tealata* Takano, 1980 (Bacillariophyta), a Species of Diatoms New to the Seas of Russia  
*M. A. Shulgina, D. I. Kachur* 70
- 

## Brief notes

- Distribution of *Dasya hutchinsiae* Harvey, 1833 (Ceramiaceae, Rhodophyta) in the Northern Black Sea Region  
*S. Ye. Sadogurskiy, T. V. Belich, S. A. Sadogurskaya* 79
- 

- Information and rules for authors 85
- 
-

УДК 578.8

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

© 2024 г. Ю. С. Хотимченко<sup>1, 2, \*</sup> (ORCID: 0000-0002-6979-1934),  
М. Ю. Щелканов<sup>1, 2, 3</sup> (ORCID: 0000-0001-8610-7623)

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

<sup>2</sup>Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, 690922 Россия

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

\*e-mail: yukhotimchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 31.08.2023 г.

После доработки 12.10.2023 г.

Принята к публикации 13.10.2023 г.

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

**Ключевые слова:** вирусология, морская вирусология, таксономия вирусов

**DOI:** 10.31857/S0134347524010018

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### *Метагеномные исследования морских вирусов*

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

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

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

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

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

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

#### *Трофика мирового океана и морские вирусы*

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



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

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

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

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

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

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

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

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

#### *Таксономия морских вирусов*

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Order	Family	Genus	Species	Count 1	Count 2	Count 3	Count 4
Juravirales	Nitrososphaeriales	<i>Nitrososphaeria</i>	YSH_922147 (NPh-YSH_922147 – Nitrososphaeria phage)	2	4	4	4
			YSH_922147 (Yangangviridae, <i>Mathaucavirus</i> )	2	4	4	4
Kirjokansivirales	<i>Haloferacales</i>	<i>Haloferacalesvirus californicus</i>	Вирус <i>Haloarcula californiae</i> 7-го типа (HRTV-7 – <i>Haloarcula californiae</i> tailed virus 7) (Hafunaviridae, <i>Haloferacalesvirus</i> )	4	7	7	7
			Вирус Poseidoniales YSH_150918 (PSDV- (PSDV- Poseidoniales virus YSH_150918) (Aoguangviridae, <i>Aobingvirus</i> )	1	1	1	1
Methanobavirales	<i>Methanobacterium</i>	<i>Methanobacterium psiM2</i>	Вирус <i>Methanobacterium psiM2</i> (MBV-psiM2 – <i>Methanobacterium psiM2</i> ) (Leisingerviridae, <i>Psimunavirus</i> )	2	2	2	2
			Вирус Кукулькан GBV302 (KKNV-GBV302 – Кукулькан virus GBV302) (Ekchuahviridae, <i>Kukulkanvirus</i> )	2	2	2	3

Таблица 1. Продолжение

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

<i>Duoripapillomavirus 1</i>				
Zurhausen-virales	1	53	133	Папиллома- вирус морской свиньи 4 го типа ( <i>Phocovirus 4</i> ) (Papillomavirus 4) (Papillomaviridae, <i>Duoripapillomavirus</i> )
Quintoviricetes	1	28	175	Бокапарвовирус ластоногих 1 го типа (BPV-1 – Pinniped boaparvovirus 1) (Parvoviridae, <i>Boaparvovirus</i> )
Cressdn- viricota	1	7	22	Вирус диатомо- вых водорослей <i>Chaetoceros 1</i> -го типа (ChD-1 – <i>Chaetoceros</i> diatodnavirus 1) (Bacilladnaviridae, <i>Diatodnavirus</i> )
Arfviricetes	1	14	167	Цирковирус клю- ворылых китов (BWCV – Beaked whale circovirus) (Circoviridae, <i>Circovirus</i> )
Repensi- viricetes	2	12	84	Не описаны
	3	5	17	Не описаны
	1	1	2	Не описаны
	1	4	5	Не описаны
	1	5	6	Не описаны
	2	24	757	Не описаны
				<i>Circovirus whale</i>



Таблица 1. Продолжение

Riboviria	Orthornavirae	Saleviricota	Huolimaviricetes	Haloruvirales	1	3	16	Археофаг <i>Halogeometricum</i> HGPV-1 (HGPV-1 – <i>Halogeometricum</i> virus HGPV-1) (Pleolipoviridae, <i>Betapleolipovirus</i> )	<i>Betapleolipovirus</i> <i>HGPV1</i>
		Duplornaviricota	Chrymotiviricetes	Ghabrivirales	5	10	66	Вирус миокардита рыб (PMSV – piscine myocarditis virus) (Totiviridae, не классифицирован до рода)	Пока отсутствует
			Resentoviricetes	Reovirales	2	15	97	Реовирус рыб (PRV – piscine reovirus) (Sedoreoviridae, <i>Orthoreovirus</i> )	<i>Orthoreovirus</i> <i>piscine</i>
			Vidaviricetes	Mindivirales	1	1	7	Бактериофаг <i>Pseudomonas phiNN</i> (PPh-phiNN – <i>Pseudomonas</i> phage phiNN) (Cystoviridae, <i>Cystovirus</i> )	<i>Cystovirus</i> <i>phiNN</i>
		Kitrinoviricota	Alsuviricetes	Hepelivirales	4	9	27	Гепевирус рыб А-типа (PHV-A – <i>Pisicherevirus</i> A) (Heperviridae, <i>Pisicherevirus</i> )	<i>Pisicherevirus</i> <i>heenan</i>
				Martellivirales	7	28	232	Вирус панкреатита лососевых (SPDV – Salmon pancreas disease virus) (Togaviridae, <i>Alphavirus</i> )	<i>Alphavirus</i> <i>pancreasalmone</i>
			Flasuviricetes	Tymovirales	5	28	257	Не описаны	
				Amarillovirales	1	4	97	Не описаны	

												<i>Betanodavirus akaarae</i>
	Massaviricetes	Nodamuvirales	2	3	11		(RGNNV – Redspotted grouper nervous necrosis virus) (Nodaviridae, <i>Betanodavirus</i> )					
Lenarviricota	Tolucaviricetes	Tolivirales	2	19	97		Не описаны					
	Amabiliviricetes	Wolframvirales	1	1	2		Не описаны					
	Howeltoviricetes	Сруппавиралес	1	4	105		Не описаны					
	Leviviricetes	Norzivirales	4	271	426		Бактериофаг донного ила SRR5467091_9 (BSPh- SRR5467091_9 – Bottom silt bacteriophage SRR5467091_9) (Solspiviridae, <i>Oekfovirus</i> )					<i>Oekfovirus luttvicinum</i>
		Timlovirales	2	148	447		Бактериофаг донного ила SRR5467090_11 (BSPh- SRR5467090_11 – Bottom silt bacteriophage SRR5467090_11) (Steitzviridae, <i>Widsokivirus</i> )					<i>Widsokivirus pelovivens</i>
		<i>incertae sedis</i>		9	9		Бактериофаг донного ила SRR7976300_2 (BSPh- SRR7976300_2 – Bottom silt bacteriophage SRR7976300_2) ( <i>Chimpavirus</i> )					<i>Chimpavirus luticola</i>

Таблица 1. Продолжение

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

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

Таблица 1. Продолжение

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

<i>incertae sedis</i>	1	1	1	2	<i>Medusavirus medusae</i>
					Гигантский вирус <i>Acanthamoeba castellanii</i> (GVAC – Giant virus of <i>Acanthamoeba castellanii</i> ) (Mamonoviridae, <i>Medusavirus</i> )
Pokkesviricetes	1	1	1	1	Не описаны
					<i>Salmonpoxvirus gille</i>
	1	22	83		Вирус оспы жабр лосося (SGPV – Salmon gillpox virus) (Poxviridae, <i>Salmonpoxvirus</i> )
Ainoaviricetes	1	1	1	1	<i>Finnlakevirus FLiP</i>
					Вирус флаво-бактерий FLiP (FBV-FLiP – <i>Flavobacterium virus FLiP</i> ) (Finnlakeviridae, <i>Finnlakevirus</i> )
Maveriviricetes	1	2	3		<i>Sputnikvirus mimivirusdepende</i>
					Вирус Sputnik-ка-теллит <i>Mimivirus</i> (MVDV-Spt – Mimivirus-dependent virus Sputnik) (Lavidaviridae, <i>Sputnikvirus</i> )
Polintoviricetes	1	2	2	2	Не описаны
Tectiliviricetes	1	1	2	2	<i>Delusorivirus cascadiense</i>
					Вирус глубоководных архей Lokiarhaacia SkuldV3 (DSLVS SkuldV3 – Deep sea Lokiarhaacia virus SkuldV3) (Skuldviridae, <i>Delusorivirus</i> )
Belfryvirales	1	1	2		Не описаны

Preplasmiviricota

Таблица 1. Окончание

Соуоравирусалес	1	2	3	Вирус Метанопхaгaлес РВV266 (MPV-РВV266 – Methanophagales virus РВV266) (Chaacviridae, <i>Antichaacvirus</i> )	<i>Antichaacvirus pescaderoense</i>
Каламавирусалес	1	5	12	Фaг <i>Bacillus Sole</i> (BPhS – <i>Bacillus phage Sole</i> ) (Tectiviridae, <i>Betatectivirus</i> )	<i>Betatectivirus sole</i>
Роуавирусалес	1	6	87	Мастаденовирус дельфина В-типа (DMAAV-B – Dolphin mastadenovirus В) (Adenoviridae, <i>Mastadenovirus</i> )	<i>Mastadenovirus dolphine</i>
Винавирусалес	1	1	2	Фaг <i>Pseudoalteromonas PM2</i> (PPH-M2 – <i>Pseudoalteromonas phage PM2</i> ) (Corticoviridae, <i>Corticovirus</i> )	<i>Corticovirus PM2</i>
<i>incertae sedis</i>	1	2	5	Фaг <i>Vibrio cyclitrophicus</i> viph1249a (VCPH-viph1249a – <i>Vibrio cyclitrophicus phage viph1249a</i> ) (Autolykiviridae, <i>Livvievirus</i> )	<i>Livvievirus viph1249a</i>
<i>incertae sedis</i>	1	1	1	Вирус Пампу-ля (PMPV – <i>Pampulha virus</i> ) (Yaraviridae, <i>Yaravirus</i> )	<i>Yaravirus brasiliense</i>
<i>incertae sedis</i>					
<i>incertae sedis</i>					

<i>Alphasphaerolipovirus HCIV1</i>	Археофаг <i>Haloarcula californiae</i> HCIV1 (НСРФ-НСIV1 – <i>Haloarcula californiae</i> phage HCIV1) (Sphaerolipoviridae, <i>Alphasphaerolipovirus</i> )	9	3	3	3	Halopanivirales	Laserviricetes	Dividoviricota	Helvetiavirae	<i>incertae sedis</i>	6
<i>Gammanudivirus cameanadis</i>	Вирус европейского зеленого краба (СаMV – <i>Carcinus maenas</i> virus) (Nudiviridae, <i>Gammanudivirus</i> )	112	10	3	3	Lefavirales	Naldaviricetes	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	10
<i>Whispovirus whitespote</i>	Вирус белых пятен ракообразных (WSSV – White spot syndrome virus) (Nimaviridae, <i>Whispovirus</i> )	1	1	1	1	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	17
<i>Lambdatorquevirus phoc15</i>	Торкутеновирус калифорнийских морских львов (TTZV-1 – Torque teno Zalophus virus 1) (Anelloviridae, <i>Lambdatorquevirus</i> )	505	81	22	263	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>	40
	60/83 (72%)	11273	2815	72	72						72



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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

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

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

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

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

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

- Forterre P., Prangishvili D. The major role of viruses in cellular evolution: facts and hypotheses // *Curr. Opin. Virol.* 2013. V. 3. P. 558–565. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2013.06.013>
- Fritsvold C., Mikalsen A.B., Haugland Ø. et al. Characterization of early phases of cardiomyopathy syndrome pathogenesis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) through various diagnostic methods // *J. Fish Dis.* 2022. V. 45. P. 1267–1279. <https://doi.org/10.1111/jfd.13659>
- Garseth Å.H., Fritsvold C., Opheim M. et al. Piscine reovirus (PRV) in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and sea-trout, *Salmo trutta* L., in Norway // *J. Fish Dis.* 2012. V. 36. P. 483–493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2012.01450.x>
- Gatherer D., Depledge D.P., Hartley C.A. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Herpesviridae* 2021 // *J. Gen. Virol.* 2021. V. 102. Art. ID 001673. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001673>
- Gregory A.C., Zayed A.A., Conceição-Neto N. et al. Marine DNA viral macro- and microdiversity from pole to pole // *Cell.* 2019. V. 177. P. 1109–1123. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.03.040>
- Gudenkauf B.M., Eaglesham J.B., Aragundi W., Hewson I. Discovery of urchin-associated densoviruses (family Parvoviridae) in coastal waters of the Big Island, Hawaii // *J. Gen. Virol.* 2014. V. 95. P. 652–658. <https://doi.org/10.1099/vir.0.060780-0>
- Guelin A. Bacteriophages and intestinal bacteria in sea fish and the problem of polluted waters // *Ann. Inst. Pasteur (Paris)*. 1952. V. 83. P. 46–56.
- Gulyaeva A., Garmaeva Z., Kurilshiko A. et al. Diversity and ecology of *Caudoviricetes* phages with genome terminal repeats in fecal metagenomes from four Dutch cohorts // *Viruses*. 2022. V. 14. Art. ID 2305. <https://doi.org/10.3390/v14102305>
- Hara S., Terauchi K., Koike I. Abundance of viruses in marine waters: assessment by epifluorescence and transmission electron microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1991. V. 57. P. 2731–2734. <https://doi.org/10.1128/aem.57.9.2731-2734.1991>
- Håring M., Vestergaard G., Brügger K. et al. Structure and genome organization of AFV2, a novel archaeal lipothrixvirus with unusual terminal and core structures // *J. Bacteriol.* 2005. V. 187. P. 3855–3858. <https://doi.org/10.1128/JB.187.11.3855-3858.2005>
- Harrison R.L., Herniou E.A., Bézier A. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Nudiviridae* // *J. Gen. Virol.* 2020. V. 101. P. 3–4. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001381>
- He T., Jin M., Zhang X. Marine viruses // *Virus infection and tumorigenesis* / Ed. X. Zhang Singapore: Springer Nature. 2019. P. 25–62. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-6198-2\\_2](https://doi.org/10.1007/978-981-13-6198-2_2)
- Hevroni G., Flores-Urbe J., Běj O., Philosof A. Seasonal and diel patterns of abundance and activity of viruses in the Red Sea // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2020. V. 117. P. 29738–29747. <https://doi.org/10.1073/pnas.2010783117>
- Hierweger M.M., Koch M.C., Rupp M. et al. Novel Filoviruses, Hantavirus, and Rhabdovirus in freshwater fish, Switzerland, 2017. *Emerging Infect. Dis.* 2021. V. 27. P. 3082–3091. <https://doi.org/10.3201/eid2712.210491>
- Hobbs Z., Abedon S.T. Diversity of phage infection types and associated terminology: the problem with “Lytic or lysogenic” // *FEMS Microbiol. Lett.* 2016. V. 363. fnw047. <https://doi.org/10.1093/femsle/fnw047>
- Horie M. Identification of a novel filovirus in a common lancehead (*Bothrops atrox* (Linnaeus, 1758)) // *J. Vet. Med. Sci.* 2021. V. 83. P. 1485–1488. <https://doi.org/10.1292/jvms.21-0285>
- Howard-Varona C., Hargreaves K.R., Abedon S.T., Sullivan M.B. Lysogeny in nature: mechanisms, impact and ecology of temperate phages // *ISME J.* 2017. V. 11. P. 1511–1520. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.16>
- Huang P., Zhang X., Ame K.H. et al. Genomic and phylogenetic characterization of a bunya-like virus from the freshwater Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* // *Acta Virol.* 2019. V. 63. P. 433–438. [https://doi.org/10.4149/av\\_2019\\_410](https://doi.org/10.4149/av_2019_410)
- Hughes H.R., Adkins S., Alkhovskiy S. et al. ICTV Virus Taxonomy Profile: *Peribunyaviridae* // *J. Gen. Virol.* 2020. V. 101. P. 1–2. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001365>
- Hurwitz B.L., Brum J.R., Sullivan M.B. Depth-stratified functional and taxonomic niche specialization in the ‘core’ and ‘flexible’ Pacific Ocean virome // *ISME J.* 2015. V. 9. P. 472–484. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.143>
- Iranzo J., Krupovic M., Koonin E.V. The double-stranded DNA virosphere as a modular hierarchical network of gene sharing // *MBio.* 2016. V. 7. e00978-16. <https://doi.org/10.1128/mBio.00978-16>
- Jansen M.D., Jensen B.B., McLoughlin M.F. et al. The epidemiology of pancreas disease in salmonid aquaculture: a summary of the current state of knowledge // *J. Fish Dis.* 2017. V. 40. P. 141–155. <https://doi.org/10.1111/jfd.12478>
- Jin M., Cai L., Ma R. et al. Prevalence of temperate viruses in deep South China Sea and western Pacific Ocean // *Deep-Sea Res. Pt. I.* 2020. V. 166. Art. ID 103403. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103403>

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

- Marty G.D., Morrison D.B., Bidulka J. et al.* Piscine reovirus in wild and farmed salmonids in British Columbia, Canada: 1974–2013 // *J. Fish Dis.* 2015. V. 38. P. 713–728. <https://doi.org/10.1111/jfd.12285>
- Masood N., Malik S.S., Raja M.N. et al.* Unraveling the epidemiology, geographical distribution, and genomic evolution of potentially lethal coronaviruses (SARS, MERS, and SARS CoV-2) // *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 2020. V. 10. Art. 499. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2020.00499>
- Matthews R.E.F.* The history of viral taxonomy // *A critical appraisal of viral taxonomy* / Ed. R.E.F. Matthews. Boca Raton, Florida: CRC Press. 1983. P. 1–35.
- Matthijnssens J., Attoui H., Bányai K. et al.* ICTV Virus Taxonomy Profile: *Sedoreoviridae* 2022 // *J. Gen. Virol.* 2022a. V. 103. Art. ID 001782. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001782>
- Matthijnssens J., Attoui H., Bányai K. et al.* ICTV Virus Taxonomy Profile: *Spinareoviridae* 2022 // *J. Gen. Virol.* 2022b. V. 103. Art. ID 001781. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.001781>
- McKeown D.A., Stevens K., Peters A.F. et al.* Phaeoviruses discovered in kelp (Laminariales) // *ISME J.* 2017. V. 11. P. 2869–2873. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.130>
- McLoughlin M.F., Graham D.A.* Alphavirus infections in salmonids. A review // *J. Fish Dis.* 2007. V. 30. P. 511–531. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2007.00848.x>
- Middelboe M., Brussaard C.P.D.* Marine viruses: key players in marine ecosystems // *Viruses.* 2017. V. 9. Art. ID 302. <https://doi.org/10.3390/v9100302>
- Miranda J.A., Culley A.I., Schvarcz C.R., Steward G.F.* RNA viruses as major contributors to Antarctic viroplankton // *Environ. Microbiol.* 2016. V. 18. P. 3714–3727. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13291>
- Mizuno C.M., Prajapati B., Lucas-Staat S. et al.* Novel haloarchaeal viruses from Lake Retba infecting *Haloferax* and *Halorubrum* species // *Environ. Microbiol.* 2019. V. 21. P. 2129–2147. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14604>
- Moelling K., Broecker F.* Viruses and evolution – viruses first? A personal perspective // *Front. Microbiol.* 2019. V. 10. Art. ID 523. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00523>
- Montanie H., Bossy J.-P., Bonami J.-R.* Morphological and genomic characterization of two reoviruses (P and W2) pathogenic for marine crustaceans; do they constitute a novel genus of the Reoviridae family? // *J. Gen. Virol.* 1993. V. 74. P. 1555–1561. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-74-8-1555>
- Munson-McGee J.H., Snyder J.C., Young M.J.* Archaeal viruses from high-temperature environments // *Genes* (Basel). 2018. V. 9. Art. ID 128. <https://doi.org/10.3390/genes9030128>
- Mutoloki S., Jøssund T.B., Ritchie G. et al.* Infectious pancreatic necrosis virus causing clinical and subclinical infections in Atlantic salmon have different genetic fingerprints // *Front. Microbiol.* 2016. V. 7. Art. ID 1393. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01393>
- Noda T.* [Orthomyxoviruses // *Uirusu.* 2012. V. 62. P. 219–228. (На яп. яз.) <https://doi.org/10.2222/jsv.62.219>
- Notaro A., Poirot O., Garcin E.D. et al.* Giant viruses of the *Megavirinae* subfamily possess biosynthetic pathways to produce rare bacterial-like sugars in a clade-specific manner // *MicroLife.* 2022. V. 3. P. 1–23. <https://doi.org/10.1093/femsml/uqac002>
- Palacios G., Løvoll M., Tengs T. et al.* Heart and skeletal muscle inflammation of farmed salmon is associated with infection with a novel reovirus // *PLoS One.* 2010. V. 5. e11487. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011487>
- Payet J.P., Suttle C.A.* To kill or not to kill: the balance between lytic and lysogenic viral infections is driven by trophic status // *Limnol. Oceanogr.* 2013. V. 58. P. 465–474. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.2.0465>
- Paul J.H.* Prophages in marine bacteria: dangerous molecular time bombs or the key to survival in the seas? // *ISME J.* 2008. V. 2. P. 579–589. <https://doi.org/10.1038/ismej.2008.35>
- Peretti A., FitzGerald P.C., Bliskovsky V. et al.* Genome sequence of a fish-associated polyomavirus, black sea bass (*Centropristis striata*) Polyomavirus 1 // *Genome Announce.* 2015. V. 3. e01476-14. <https://doi.org/10.1128/genomeA.01476-14>
- Philosof A., Yutin N., Flores-Uribe J. et al.* Novel abundant oceanic viruses of uncultured marine group II Euryarchaeota // *Curr. Biol.* 2017. V. 27. P. 1362–1368. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.052>
- Plissier M.* Inactivation in sea water and drinking water of certain enteroviruses // *Arch. Gesamte Virusforsch.* 1963. V. 13. P. 76–81.
- Poorvin L., Rinta-Kanto J.M., Hutchins D.A., Wilhelm S.W.* Viral release of iron and its bioavailability to marine plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2004. V. 49. P. 1734–1741. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.5.1734>
- Prado-Alvarez M., García-Fernandez P., Faury N. et al.* First detection of OsHV-1 in the cephalopod *Octopus vulgaris*. Is the octopus a dead-end for OsHV-1? // *J. Invertebr. Pathol.* 2021. V. 183. Art. ID 107553. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2021.107553>
- Prangishvili D., Bamford D.H., Forterre P. et al.* The enigmatic archaeal virosphere // *Nat. Rev. Microbiol.*

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



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

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

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

Yu. S. Khotimchenko<sup>a, b</sup>, M. Yu. Shchelkanov<sup>a, b, c</sup>

<sup>a</sup>Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia

<sup>b</sup>Far Eastern Federal University, Vladivostok, 690922 Russia

<sup>c</sup>Somov Research Institute of Epidemiology and Microbiology, Rospotrebnadzor, Vladivostok, 690087 Russia

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

**Keywords:** virology, marine virology, taxonomy of viruses

УДК 577.47:170.49

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА СОДЕРЖАНИЯ РЯДА ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В МЯГКИХ ТКАНЯХ *MYTILUS TROSSULUS* A. GOULD, 1850, *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAMARCK, 1819 (BIVALVIA: MYTILIDAE) И ИХ ГИБРИДНЫХ ФОРМ ИЗ БУХТЫ МИНОНОСОК ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2024 г. В. Я. Кавун<sup>1,\*</sup> (ORCID: 0000-0003-4739-4951)

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

\*e-mail: vkavun11@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2023 г.

После доработки 05.09.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

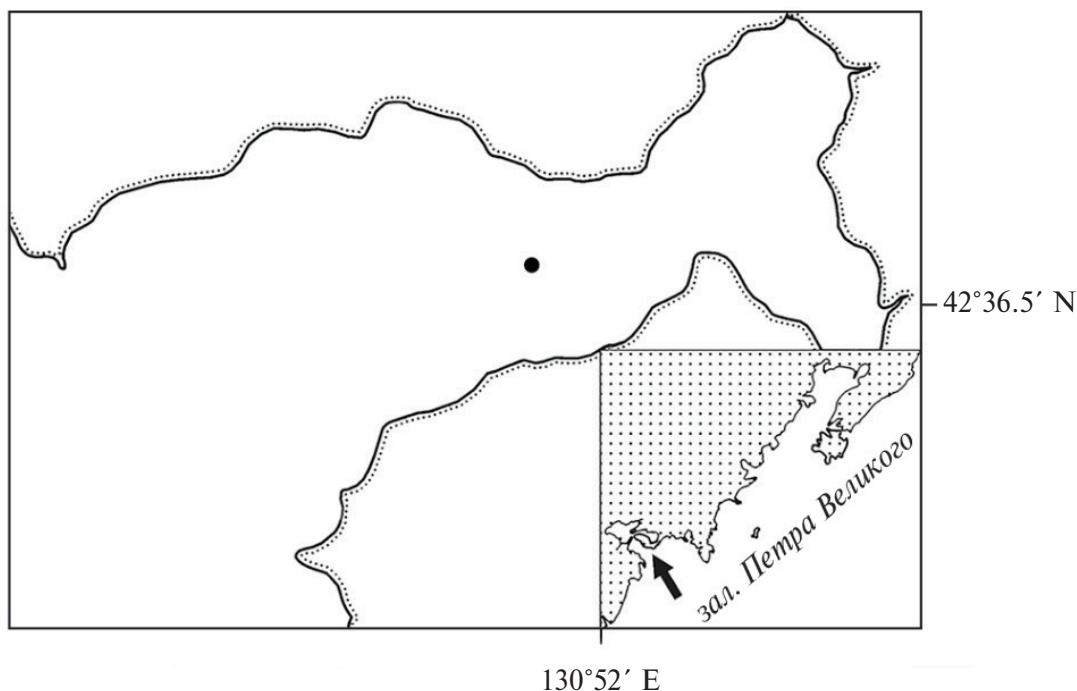
Проведена сравнительная оценка содержания Fe, Zn, Cu, Cd, Mn, Pb и Ni в мягких тканях двустворчатых моллюсков *Mytilus trossulus*, *M. galloprovincialis* и их гибридных форм из б. Миноносок зал. Петра Великого (Японское море). Достоверных различий в накоплении Fe и Cd в тканях всех исследованных групп моллюсков не выявлено. Показано, что гибридные формы этих видов имели более интенсивный рост, и на этом фоне накапливали в своих мягких тканях достоверно меньшие концентрации таких металлов, как Cu, Mn, Pb и Ni, по сравнению с родительскими видами. Выявлена достоверная отрицательная корреляционная связь между накоплением этих металлов в тканях моллюсков и длиной, массой их раковин и мягких тканей в целом. *M. trossulus*, имевшая достоверно меньшую массу створок и мягких тканей, отличалась от *M. galloprovincialis* накоплением достоверно больших концентраций Zn, для которого не обнаружено связи его содержания от всех исследованных размерно-весовых характеристик. Проведенное тестирование не выявило значимой зависимости накопления всех исследованных металлов, за исключением Pb, в тканях моллюсков от их индекса кондиции. Полученные результаты указывают на необходимость учета вышеперечисленных особенностей микроэлементного состава мягких тканей исследованных видов, при использовании их в мониторинге загрязнения среды тяжелыми металлами.

**Ключевые слова:** Японское море, зал. Петра Великого, *Mytilus trossulus*, *Mytilus galloprovincialis*, гибридные формы, тяжелые металлы, мониторинг

DOI: 10.31857/S0134347524010027

Мониторинг загрязнения водных экосистем металлами по их содержанию в тканях массовых видов моллюсков и водорослей широко применяется и в мире (Шулькин, Кавун, 2018; Phillips, 1976; Goldberg et al., 1983; Rainbow, Phillips, 1993; Azizi et al., 2018), и в прибрежных водах морей РФ, в том числе в зал. Петра Великого (Христофорова, 1989; Шулькин, Кавун, 2023). Тихоокеанская мидия *Mytilus trossulus* — основной массовый вид, который используется в качестве организма-монитора для контроля над содержанием тяжелых металлов в прибрежных

водах северо-западной части Тихого океана (Христофорова, Кавун, 1988; Кавун и др., 1989; Христофорова и др., 1993; Kavun et al., 2002). Однако в последние три десятилетия значительно расширился ареал средиземноморской мидии *M. galloprovincialis* в этой части Пацифики. Новые данные свидетельствуют о продолжении инвазии *M. galloprovincialis* в зал. Петра Великого и сопредельные воды. Более того, показано, что граница ареала *M. galloprovincialis* пролегает севернее районов, документированных ранее в генетических исследованиях, достигая заливов Ольги и



**Рис. 1.** Карта-схема района проведения работ в б. Миноносок зал. Петра Великого. Черный кружок – место отбора проб моллюсков.

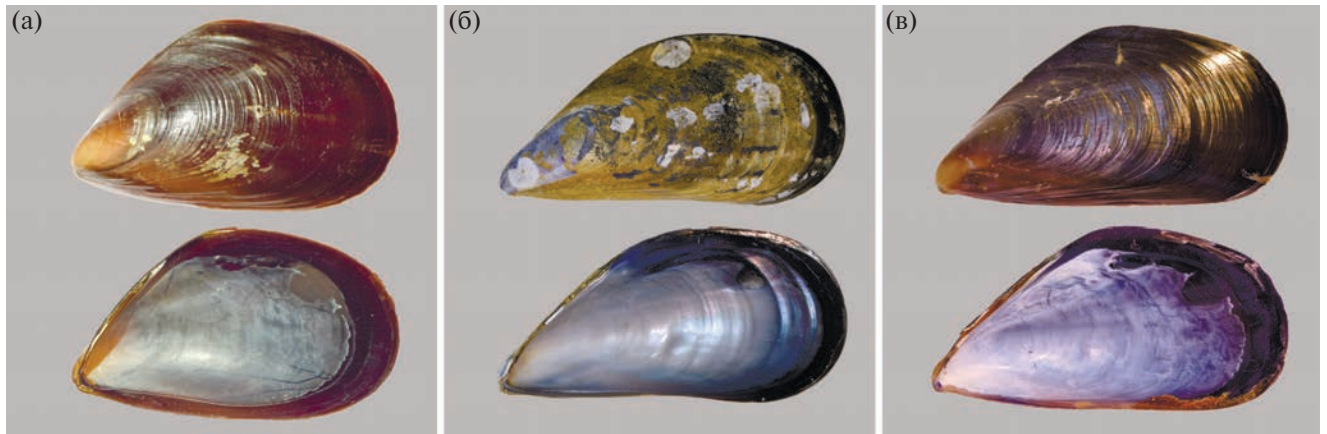
Владимира, о-ва Монерон (юго-западный Сахалин) (Ivanova, Lutaenko, 1998), а с тихоокеанской стороны Южных Курильских о-вов – о-ва Кунашир (Лутаенко, Колпаков, 2016).

В большинстве современных работ *M. edulis*, *M. trossulus* и *M. galloprovincialis* рассматриваются как отдельные виды. Тем не менее, высказываются мнения о том, что только *M. trossulus* является видом, а остальные следует рассматривать в ранге подвидов (Kartavtsev et al., 2005), но это утверждение может быть отнесено только к исследуемому региону. Причиной большинства таксономических споров в данной группе видов является генетическая и морфологическая близость трех номинально признаваемых видов таксона. Осложняет ситуацию также то, что особи этих видов имеют зоны симпатрии и дают гибридные формы друг с другом в различных районах Мирового океана (Скурихина и др., 2001; Heath et al., 1995; Inoue et al., 1997; Kartavtsev et al., 2005). В частности, в зал. Петра Великого Японского моря образована гибридная зона *M. trossulus* и *M. galloprovincialis* (Скурихина и др., 2001; Hilbish et al., 2002; Kartavtsev et al., 2005, 2018). На основании

генетико-биохимических методов выявлено преобладание в поселениях мидий особей местного вида *M. trossulus* (Kartavtsev et al., 2005, 2018). Однако в поселениях зал. Посыета не только выявлена значительная доля вида-интродуцента *M. galloprovincialis*, но и показан довольно значительный рост доли гибридов этих двух видов (Шепель, 2010; Картавцев и др., 2014). В составе южноприморской малакофауны этот вид чаще встречался в форме гибридов с *M. trossulus* (Ivanova, Lutaenko, 1998).

В связи с вышеперечисленным встает вопрос о возможной видоспецифичности микроэлементного состава мягких тканей этих двух видов и их гибридных форм. Однако данный важный аспект при использовании этих видов в мониторинге тяжелых металлов в прибрежных водах северо-западной части Тихого океана до сих пор не изучался.

Цель данного исследования – сравнительная оценка содержания ряда тяжелых металлов в тканях *M. trossulus* и *M. galloprovincialis* и их гибридных



**Рис. 2.** Образцы раковин исследованных моллюсков: а – *Mytilus trossulus* (L = 32.9 мм), б – *M. galloprovincialis* (L = 35.9 мм), в – гибридные формы (L = 52.3 мм).

форм из общего района обитания в б. Миноносек зал. Петра Великого Японского моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особь мидий *Mytilus trossulus* и *M. galloprovincialis*, а также их гибридных форм были собраны 20 октября 2019 г. из обрастания канатов заброшенной коллекторной установки для выращивания гребешка в б. Миноносек зал. Петра Великого (42°36'57" С 130°51'84" В) (рис. 1).

Определение отобранных мидий и их гибридных форм проводили по морфологическим признакам (Кепель, Озолинш, 1992; Золотарев, 2002). У *M. trossulus* призматический слой проходит под всем лигаментом полосой, доходящей до вершины раковины. Нижний край раковины округлый. Отпечаток заднего ретрактора примыкает к кайме (рис. 2а).

У *M. galloprovincialis* призматический слой не заходит под лигамент. Нижний край раковины угловат. Отпечаток заднего ретрактора отделен

от каймы светлой полоской перламутрового слоя (рис. 2б). У гибридных форм призматический слой заходит под лигамент частично (примерно до середины). Отпечаток заднего ретрактора может примыкать или отставать от каймы в зависимости от степени гибридизации (рис. 2в).

Годовалых моллюсков отбирали с глубины 2–3 м по 25 экз. для каждой группы. Гонады всех отловленных особей находились в постнерестовом состоянии. У каждого отобранного экземпляра взвешиванием определяли массу сырой (WW, г) и сухой ткани целиком (DW, г), а также массу створок (SW, г). Кроме того, штангенциркулем измеряли длину створки (L) моллюсков (L, мм) (табл. 1).

Кондиционный индекс рассчитывали по следующей формуле:  $CI = \frac{WW}{SW} \times 100$ , где CI – индекс кондиции, %; WW – масса сырой ткани; SW – масса створок моллюсков (Davenport, Chen, 1987).

Для микроэлементного анализа 25 отобранных мидий объединяли в пять проб по 5 экз. в каждой, которые далее анализировали как отдельные.

**Таблица 1.** Размерно-весовые характеристики *Mytilus trossulus*, *M. galloprovincialis* и их гибридных форм (n = 25)

Объект	L, мм	SW, г	DW, г	CI, %
<i>Mytilus trossulus</i>	32.6 ± 5.81	0.77 ± 0.19*	0.12 ± 0.03*	66 ± 15*
<i>M. galloprovincialis</i>	35.9 ± 7.32*	1.69 ± 0.84*	0.22 ± 0.07*	52 ± 12
Гибридные формы	54.0 ± 3.53*	4.67 ± 0.74*	0.44 ± 0.06*	37 ± 4*

\* Достоверно различающиеся значения (при  $p = 0.05$ ).

Примечание. Условные обозначения: L – длина створок, SW – масса створок, DW – сухая масса ткани целиком, CI – индекс кондиции.

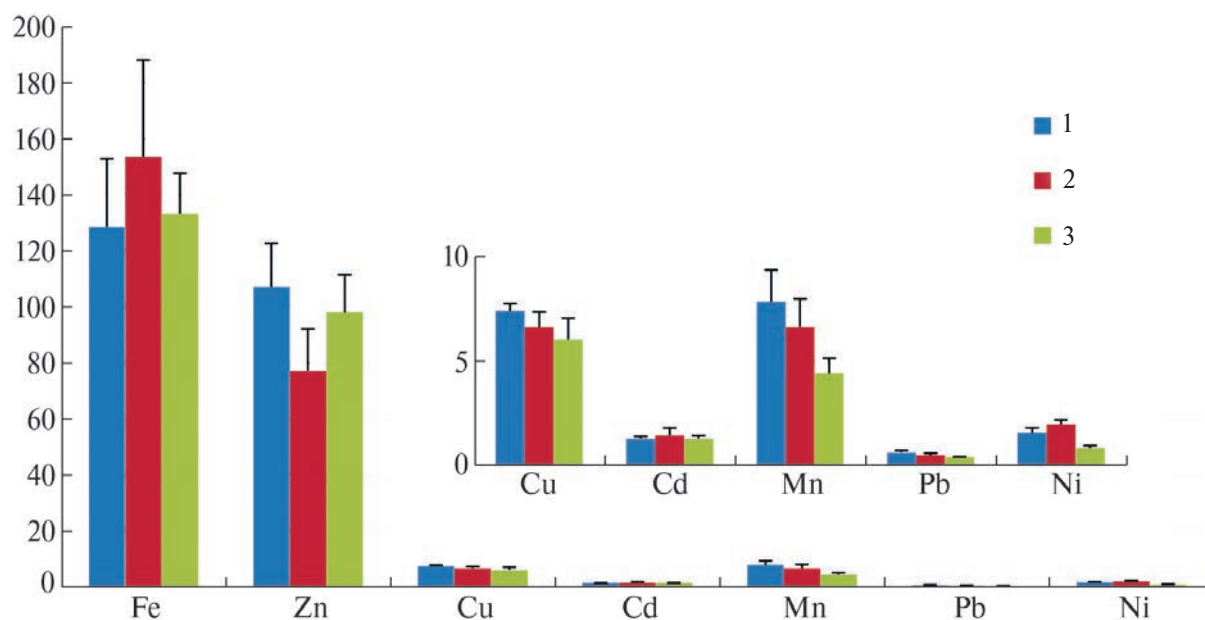


Рис. 3. Средние концентрации металлов (мкг/г сух. массы) в мягких тканях целиком (n = 5): 1 – *Mytilus trossulus*, 2 – *M. galloprovincialis*, 3 – гибридные формы.

Мягкие ткани мидий сушили при температуре 85 °С до постоянной массы, затем гомогенизировали, растирая в агатовой ступке. Навеску 0.5 г минерализовали концентрированной азотной кислотой в микроволновой установке Mars-6 и переводили в раствор 1М HNO<sub>3</sub>. Определение количества металлов проводили методом атомно-абсорбционной спектроскопии (ААС)

на приборе Shimadzu 6800 с пламенной и электротермической атомизацией в лаборатории геохимии ТИГ ДВО РАН (Центр коллективного пользования ЦЛЭДГИС). Правильность анализа контролировали регулярным разложением холостых проб и анализом стандартного образца тканей мидий ERM-CE278k. Воспроизводимость стандарта составляла 103–112%.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Пирсона для исследованных металлов в тканях *Mytilus trossulus*, *M. galloprovincialis* и их гибридных форм, а также размерно-весовых характеристик их раковин и тканей

Переменная	Fe	Zn	Cu	Cd	Mn	Pb	Ni	CI	L	SW	DW
Fe	1.00										
Zn	-0.18	1.00									
Cu	0.15	-0.07	1.00								
Cd	0.50	0.08	0.35	1.00							
Mn	0.33	0.48	<b>0.60</b>	0.25	1.00						
Pb	0.18	-0.38	<b>0.65</b>	0.14	<b>0.71</b>	1.00					
Ni	0.48	0.29	0.41	0.32	<b>0.71</b>	0.45	1.00				
CI	-0.42	-0.01	0.31	-0.15	0.39	<b>0.67</b>	0.29	1.00			
L	-0.20	-0.10	<b>-0.66</b>	-0.14	<b>-0.89</b>	<b>-0.74</b>	<b>-0.81</b>	<b>-0.60</b>	1.00		
SW	-0.13	-0.06	<b>-0.67</b>	-0.19	<b>-0.84</b>	<b>-0.79</b>	<b>-0.77</b>	<b>-0.70</b>	<b>0.98</b>	1.00	
DW	-0.24	0.10	<b>-0.77</b>	-0.25	<b>-0.85</b>	<b>-0.77</b>	<b>-0.79</b>	-0.54	<b>0.96</b>	<b>0.96</b>	1.00

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые значения с вероятностью  $p < 0.05$ . Условные обозначения: CI – индекс кондиции, %; L – длина створок, мм; SW – масса створок, г; DW – сухая масса ткани целиком, г.

**Таблица 3.** Нагрузки факторов, полученных методом главных компонент и вращением квартимакс при анализе концентраций металлов и размерно-весовых характеристик раковин и тканей исследованных моллюсков

Переменная	Факторы		
	1	2	3
Fe	0.266983	<b>0.785573</b>	-0.314144
Zn	0.103628	-0.623205	<b>-0.711903</b>
Cu	<b>0.751892</b>	0.020716	-0.235082
Cd	0.287001	0.591851	-0.482020
Mn	<b>0.896058</b>	0.095808	-0.006966
Pb	<b>0.841085</b>	-0.300286	-0.316525
Ni	<b>0.784890</b>	0.431095	0.341271
CI	0.600295	-0.656396	0.200120
L	<b>-0.967138</b>	0.020807	-0.188901
SW	<b>-0.975722</b>	0.111549	-0.126044
DW	<b>-0.975726</b>	-0.021275	-0.052820
Объясняемая дисперсия	6.055911	2.085603	1.204211
Доля объясняемой дисперсии	0.550537	0.189600	0.109474

Примечание. Жирным шрифтом выделены нагрузки, превышающие 0.7 (50% и более дисперсии переменной объясняется данным фактором). Условные обозначения: CI – индекс кондиции, %; L – длина створок, мм; SW – масса створок, г; DW – сухая масса ткани целиком, г.

Средние концентрации металлов в тканях мидий исследованных видов и их гибридных форм сравнивали по непараметрическому критерию Манна-Уитни. Статистические параметры (среднее, стандартное отклонение, коэффициенты корреляции) результатов анализа определяли в программе Excel. Тест на нормальность распределения данных проводили по критерию Шапиро-Уилка,  $p < 0.05$ . Факторный анализ был проведен с использованием программы STATISTICA 6.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные по размерно-весовым характеристикам исследованных видов моллюсков и их гибридных форм представлены в табл. 1.

Максимальными показателями этих характеристик обладали гибридные формы, которые достоверно отличались длиной и массой раковины, а также массой сухих тканей целиком от своих родительских видов. Кондиционный индекс, напротив, был достоверно меньшим у гибридных форм по сравнению с двумя исследованными видами моллюсков.

Данные по содержанию исследованных металлов в мягких тканях целиком двух видов мидий и их гибридных форм приведены на рис. 3.

Достоверных различий в накоплении Fe и Cd в тканях всех исследованных групп моллюсков не выявлено. Что касается различий в содержании Zn, то этот металл в достоверно меньших количествах накапливался в тканях средиземноморской мидии *Mytilus galloprovincialis*, по сравнению с тихоокеанской *M. trossulus* и гибридными формами. Средние концентрации Cu, Mn, Pb и Ni в тканях двух исследованных видов мидий не имели достоверных различий, но их содержание в мягких тканях гибридных форм отличалось достоверно более низкими уровнями, по сравнению с родительскими видами (рис. 3).

Для изучения взаимосвязи между накоплением исследованных металлов и размерно-весовыми характеристиками створок и тканей моллюсков был проведен корреляционный анализ. Коэффициент корреляции Пирсона был рассчитан с использованием простого линейного регрессионного анализа. В целом, коэффициенты более 0.60 были статистически значимыми с вероятностью  $p < 0.05$  (табл. 2).

Для Fe, Zn и Cd не выявлено достоверных связей между исследованными параметрами. Содержание Cu положительно значимо коррелировало с уровнями концентрации Mn и Pb, и отрицательно со всеми исследованными размерно-весовыми характеристиками. Уровень накопления Mn в тканях моллюсков также положительно коррелировал с содержанием в них Cu, Pb и Ni, и отрицательно со всеми исследованными размерно-весовыми характеристиками (табл. 2). Длина, масса створок и сухая масса тканей целиком закономерно положительно коррелировали между собой с самыми высокими коэффициентами (0.96 и 0.98) и отрицательно с индексом кондиции. Тестирование не показало значимой зависимости накопления всех исследованных металлов, за исключением Pb, от индекса кондиции (табл. 2).

Факторный анализ выявил три значимых фактора варимакс (с собственным значением больше 1), которые объясняли 84.8% общей дисперсии всех исследованных параметров. Самый значительный фактор (1), объясняющий 55% общей дисперсии, имел высокие значения нагрузки (более 0.7) с четырьмя металлами (Cu, Mn, Pb и Ni) и всеми размерно-весовыми характеристиками, за исключением индекса кондиции. Вторым по важности фактор (2), объясняющий 18.9% общей дисперсии, имел высокий коэффициент корреляции с Fe. Фактор (3), объясняющий 10.9% общей дисперсии, имел тесную связь только с Zn (табл. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В б. Миносок максимальное развитие гонад у мидий наблюдается в мае, когда гонадный индекс достигает 32–48%. Нерест начинается в мае при температуре воды на поверхности 9–11 °С и продолжается до августа. Посленерестовая стадия наступает в сентябре. Личинки в планктоне появляются в первой декаде июня при температуре воды 12–15 °С. Период развития от момента оплодотворения до стадии оседания в зал. Посъета в среднем составляет 30 сут. К концу сентября оседание на субстрат завершается. Темпы линейного роста и массы тела мидий подвержены сезонным колебаниям. С ноября по апрель рост замедленный и прекращается при температуре воды ниже 7 °С. Кратковременное снижение темпов роста отмечается в сентябре, в период после нереста.

Наиболее интенсивно моллюски растут весной и летом. Наибольшей скоростью роста отличаются молодые мидии. Если в августе средний размер раковины у них 2–4 мм, то в сентябре уже 6–7 мм, в октябре 14–15 мм, к ноябрю молодые особи достигают размеров 21–24 мм, а к весне первого года жизни средний размер раковины достигает 40–55 мм (Шепель, 1986).

Полученные нами данные о размерно-весовых характеристиках исследованных видов моллюсков и их гибридных форм (табл. 2) хорошо согласуются с ранее полученными экспериментальными результатами по выращиванию гибридных форм этих мидий, отобранных в зал. Посъета (Шепель, 2010). Этим автором в эксперименте было показано, что гибридные формы исследованных видов имели более интенсивный рост как мягких тканей, так и раковины. Далее по этим показателям следовала средиземноморская мидия *Mytilus galloprovincialis*, а минимальная интенсивность роста была характерна для тихоокеанской мидии *M. trossulus*. Однако по индексу кондиции именно *M. trossulus* имела максимальные показатели, прежде всего, за счет крайне низкого значения массы раковины (табл. 1). При использовании мидий в качестве организмов-мониторов именно индексу кондиции уделяется важное внимание (Azizi et al., 2018). Но проведенная нами проверка не выявила значимой зависимости накопления в тканях моллюсков всех исследованных металлов (за исключением Pb) от этого показателя.

Одним из основных факторов, определяющих биоаккумуляцию металлов и скорость их экскреции, является интенсивность роста моллюсков, которая, как правило, видоспецифична (Wang, Fisher, 1997; Cubadda et al., 2001; Azizi et al., 2018). По литературным данным у моллюсков рода *Mytilus* наиболее распространенной является отрицательная связь содержания металлов с массой их тела или отсутствие такого рода связи для отдельных металлов (Riget et al., 1996; Wang, Fisher, 1997; Mubiana et al., 2006). Принято считать, что снижение концентрации металла у более крупных особей частично вызвано эффектом разбавления из-за неравномерной скорости роста, по сравнению с накоплением металла (Кавун, 1994; Newman, 1995).

Выявленные нами достоверно более низкие уровни содержания Cu, Mn, Pb и Ni в мягких



тканях гибридных форм, несомненно, являются следствием их более интенсивного роста, что подтверждается результатами корреляционного и факторного анализов (табл. 2 и 3). Эти данные, как и отсутствие подобной связи для других исследованных металлов, хорошо согласуются с результатами работ других авторов. Интенсивный рост гибридных форм проявляется уже на стадии личинки, что и обеспечивает их более раннее оседание на субстрат (Шепель, 2010). Поэтому гибридные формы, осевшие раньше родительских видов на субстрат, и опережали их в росте. Бесспорно, этим фактом обусловлена значительная достоверная разница в интенсивности роста исследованных нами одновозрастных групп моллюсков. Достоверные различия накопления Zn в тканях двух исследованных видов мидий можно признать видоспецифичными. Отсутствие связи между накоплением этого металла и размерно-весовыми характеристиками, а также результаты факторного анализа (выделение Zn в отдельную группу) позволяют нам сделать такого рода заключение. Очевидно, более низкие уровни содержания цинка в тканях *M. galloprovincialis* (77 мкг/г сух. массы) являются результатом контроля над его накоплением в организме. Дополнительным аргументом для такого вывода являются наши неопубликованные данные о подобных различиях в накоплении цинка в тканях этих двух видов мидий из прибрежных вод о-ва Большой Пелис, отобранных на одной станции в 2019 г. (198 и 75 мкг/г сух. массы соответственно). Такого рода строгая регуляция Zn выявлена в тканях разных видов моллюсков (Подгурская, Кавун, 2012; George et al., 1978; Medas et al., 2018; Kavun, Podgurskaya, 2023), но до сих пор причины и механизмы контроля над содержанием этого металла в организме моллюсков не исследованы. Вероятно, содержание Zn в мягких тканях *M. galloprovincialis* также регулируется на уровне 80 мкг/г сух. массы. Однако для проверки факта строгого регулирования накопления Zn в тканях средиземноморской мидии *M. galloprovincialis* требуется дополнительное исследование и в других совместных районах обитания этих видов.

Таким образом, проведенная сравнительная оценка содержания Fe, Zn, Cu, Cd, Mn, Pb и Ni в мягких тканях двустворчатых моллюсков *M. trossulus*, *M. galloprovincialis* и их гибридных форм

из б. Миноносок зал. Петра Великого (Японское море) показала, что последние имели более интенсивный рост и на этом фоне накапливали достоверно меньшие концентрации Cu, Mn, Pb и Ni по сравнению с родительскими видами. Выявлена достоверная отрицательная корреляционная связь между накоплением этих металлов в тканях моллюсков и длиной и массой их раковин. *M. trossulus*, имевшая достоверно меньшую длину и массу створок, отличалась от *M. galloprovincialis* накоплением достоверно больших концентраций Zn. При этом не обнаружено связи его содержания со всеми исследованными размерно-весовыми характеристиками. Проведенное тестирование не выявило значимой зависимости накопления всех исследованных металлов (за исключением Pb) от индекса кондиции у всех исследованных групп моллюсков. Полученные результаты указывают на необходимость учета особенностей микроэлементного состава мягких тканей моллюсков при использовании их в мониторинге загрязнения среды тяжелыми металлами.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит сотрудников ННЦМБ ДВО РАН Е.Б. Лебедева и А.А. Кепеля за отбор проб моллюсков и их видовое определение, а также за помощь, оказанную при оформлении рукописи к печати. Автор выражает искреннюю признательность руководителю ЦКП ЦЛЭДГИС ТИГ ДВО РАН д-ру геогр. наук В.М. Шулькину и вед. инженеру Лаборатории геохимии Г.А. Власовой за помощь в проведении анализа проб моллюсков на содержание в них тяжелых металлов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского в рамках темы гос. задания № 1021062912499-0 “Динамика морских экосистем, адаптации морских организмов и сообществ к изменениям среды обитания”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все экспериментальные процедуры с животными, необходимые для проведения данного исследования, были одобрены комиссией по биомедицинской этике Национального научного центра морской биологии ДВО РАН (выписка из заседания комиссии № 2-201123 от 20 ноября 2023 г.).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Золотарев В.Н.* Морфологические различия мидий группы *Mytilus edulis* // Вісник Житомирського університету. 2002. Вип. 10. Біологічні науки. С. 5–8.
- Кавун В.Я.* Возрастная динамика микроэлементного состава тканей долгоживущих митилид *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* // Биол. моря. 1994. Т. 20. № 1. С. 62–67.
- Кавун В.Я., Христофорова Н.К., Шулькин В.М.* Микроэлементный состав тканей мидии съедобной из прибрежных вод Камчатки и северных Курил // Экология. 1989. № 3. С. 53–58.
- Картавец Ю.Ф., Католикова М.В., Шарина С.Н. и др.* Популяционно-генетическое исследование зоны гибридизации *Mytilus trossulus* Gould, 1850 и инвазивного вида *M. galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2014. Т. 40. № 3. С. 220–228.
- Кепель А.А., Озолини А.В.* Морфометрический анализ мидий рода *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) морей СССР // Зоол. журн. 1992. Т. 71. № 9. С. 33–40.
- Лутаенко К.А., Колпаков Е.В.* Расширение ареала инвазивной мидии *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia: Mytilidae) в Японском море // Бюллетень 104 Дальневосточного малакологического общества. 2016. Т. 20. № 1. С. 57–76.
- Подгурская О.В., Кавун В.Я.* Оценка адаптационно-защитного потенциала двустворчатых моллюсков *Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758) и *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) в условиях повышенного содержания тяжелых металлов в среде // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 2. С. 174–182.
- Скурихина Л.А., Картавец Ю.Ф., Чичвархин А.Ю., Панькова М.В.* Исследование двух видов мидий *Mytilus trossulus* и *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia, Mytilidae) и их гибридов в заливе Петра Великого Японского моря с помощью ПЦР-маркеров // Генетика. 2001. Т. 37. № 12. С. 1717–1720.
- Христофорова Н.К., Кавун В.Я.* Мониторинг состояния вод дальневосточных морей по мидиям-обрастателям навигационных буев // Докл. АН СССР. 1988. Т. 300. № 5. С. 1274–1276.
- Христофорова Н.К.* Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжелыми металлами. Л.: Наука, 1989. 192 с.
- Христофорова Н.К., Шулькин В.М., Кавун В.Я., Чернова Е.Н.* Тяжелые металлы в промысловых и культивируемых моллюсках залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука, 1993. 296 с.
- Шепель Н.А.* Биологические основы культивирования мидии съедобной в Южном Приморье // Биол. моря. 1986. № 4. С. 14–21.
- Шепель Н.А.* Рост гибридных форм мидий и методы воспроизводства их в Приморье // Вопр. рыболовства. 2010. Т. 11. № 1. С. 132–147.
- Шулькин В.М., Кавун В.Я.* Концентрация металлов в тканях митилиды *Septifer bilocularis* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia) как возможный индикатор качества вод коралловых рифов у побережья Вьетнама // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 1. С. 58–65.
- Шулькин В.М., Кавун В.Я.* Долговременный мониторинг загрязнения прибрежной акватории Уссурийского залива металлами на примере “зеленых” устриц *Magallana gigas* (= *Crassostrea gigas*) (Thunberg, 1793) // Биол. моря. 2023. Т. 49. № 2. С. 105–113.
- Azizi G., Akodad M., Baghour M. et al.* The use of *Mytilus* spp. Mussels as bioindicators of heavy metal pollution in the coastal environment. A review // J. Mater. Environ. Sci. 2018. № 9. V. 4. P. 1170–1181.
- Cubadda F., Conti M.E., Campanella L.* Size-dependent concentrations of trace metals in four Mediterranean gastropods // Chemosphere. 2001. V. 45. P. 561–569.
- Davenport J., Chen X.* A comparison of methods for the assessment of condition in the mussel (*Mytilus edulis* L.) // J. Moll. Stud. 1987. V. 53. P. 293–297.
- George S.G., Piris B.J.S., Cheyne A.R. et al.* Detoxification of metals by marine bivalves: An ultrastructural study of the compartmentation of Cu and Zn in the oyster *Ostrea edulis* // Mar. Biol. 1978. V. 45. P. 147–156.
- Goldberg E.D., Koide M., Hodge V. et al.* US Mussel Watch: 1977–1978 results on trace metals and radionuclides // Estuar. Coast. Shelf. Sci. 1983. V. 16. P. 69–93.
- Heath D.A., Rawson P.D., Hilbish T.J.* PCR-based nuclear markers identify alien blue mussel (*Mytilus* spp.) genotypes on the west coast of Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. P. 2621–2627.
- Hilbish T.J., Carson E.W., Plante J.R. et al.* Distribution of *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, and their hybrids in open-coast populations of mussels in southwestern England // Mar. Biol. 2002. V. 140. P. 137–142.
- Inoue K., Odo S., Nakao S. et al.* A possible hybrid zone in the *Mytilus edulis* complex in Japan revealed by PCR markers // Mar. Biol. 1997. 128. V. 1. P. 91–95.

- Ivanova M.B., Lutaenko K.B.* On the distribution of *Mytilus galloprovincialis* Lamark, 1819 (Bivalvia, Mytilidae) in Russian Far Eastern seas // Bull. Inst. Malacology. 1998. V. 3. № 5. P. 67–71.
- Kartavtsev Y.Ph., Chichvarkhin A.Y., Kijima A. et al.* Allozyme and morphometric analysis of two common mussel species of *Mytilus* genus (Mollusca, Mytilidae) in Korea, Japan and Russia waters // Korean J. Genet. 2005. V. 27. № 4. P. 289–306.
- Kartavtsev Y.P., Masalkova N.A., Katolikova M.V.* Genetic and morphometric variability in settlements of two mussel species (*Mytilus* ex. gr. *Edulis*), *Mytilus trossulus* and *Mytilus galloprovincialis*, in the northwestern Sea of Japan // J. Shell. Res. 2018. V. 37. № 1. P. 103–119.
- Kavun V.Ya., Podgurskaya O.V.* Spatial variation of cadmium concentration in the bivalve *Begonia semiorbiculata* (Linnaeus, 1758) from coastal coral reefs of Vietnam // Mar. Poll. Bull. 2023. V. 191. 114837.
- Kavun V.Ya., Shulkin V.M., Khristoforova N.K.* Metal accumulation in mussels of the Kuril Islands, north-west Pacific Ocean // Mar. Environ. Res. 2002. V. 53. № 3. P. 219–226.
- Medas D., Carlomagno I., Meneghini C. et al.* Zinc incorporation in marine bivalve shells grown in mine-polluted seabed sediments: a case study in the Malfidano mining area (SW Sardinia, Italy) // Environ. Sci. Pollut. Res. 2018. V. 25. P. 36645–36660.
- Mubiana V.K., Vercauteren K., Blus R.* The influence of body size, condition index and tidal exposure on the variability in metal bioaccumulation in *Mytilus edulis* // Environ. Pollut. 2006. V. 144. P. 272–279.
- Newman M.C.* Quantitative methods in aquatic ecotoxicology // CRC Press. 1995. P. 94–98.
- Phillips D.J.H.* The common mussel *Mytilus edulis* as an indicator of pollution by zinc, cadmium, lead and copper: effects of environmental variables on uptake of metals. // Mar. Biol. 1976. V. 38. P. 59–69.
- Rainbow P.S., Phillips D.J.H.* Cosmopolitan biomonitors of trace metals // Mar. Poll. Bull. 1993. V. 26. P. 593–601.
- Riget F., Johansen P., Asmund G.* Influence of length on element concentrations in blue mussels *Mytilus edulis* // Mar. Pollut. Bull. 1996. V. 32. P. 745–751.
- Wang W.-X., Fisher N.S.* Modeling the influence of body size on trace element accumulation in the mussel *Mytilus edulis* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. V. 161. P. 103–115.

## A Comparative Assessment of Content of a Number of Heavy Metals in Soft Tissues of *Mytilus trossulus* A. Gould, 1850, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae) and Their Hybrid Forms From Minonosok Bay of Peter the Great Bay (Sea of Japan)

V. Ya. Kavun<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*

A comparative assessment of the content of Fe, Zn, Cu, Cd, Mn, Pb, and Ni in the soft tissues of bivalve mollusks *Mytilus trossulus*, *M. galloprovincialis* and their hybrid forms from Minonosok Bay of Peter the Great Bay (Sea of Japan) has been made. No significant differences in the accumulation of Fe and Cd in the tissues of all studied groups of mollusks were found. It has been shown that the hybrid forms of these species had more intensive growth, and against this background, they accumulated significantly lower concentrations of such metals as Cu, Mn, Pb and Ni in their soft tissues compared to the parental species. A significant negative correlation has been found between the accumulation of these metals in the tissues of mollusks and the length and weight of their shells and whole soft tissues. *M. trossulus*, which had a significantly lower weight of valves and soft tissues, differed from *M. galloprovincialis* in the accumulation of significantly higher concentrations of Zn, for which no relationship has been found between its content and all the studied size and weight characteristics. The conducted testing has not revealed any significant dependence of the accumulation of all studied metals, with the exception of Pb, in the tissues of mollusks on their condition index. The results obtained indicate the need to take into account the above features of the trace metal composition of the soft tissues of the studied species, when using them in monitoring environmental pollution with heavy metals.

**Keywords:** Sea of Japan, Peter the Great Bay, *Mytilus trossulus*, *M. galloprovincialis*, hybrid forms, heavy metals, monitoring

УДК 597.556.31:574.24:591.11

## ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СКОРПЕНЫ *SCORPAENA PORCUS* LINNAEUS, 1758 В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГИПОТЕРМИИ *IN VIVO*

© 2024 г. Ю. А. Силкин<sup>1</sup>, \* (ORCID:0000-0002-1916-8327),  
Е. Н. Силкина<sup>1</sup> (ORCID: 0000-0003-2059-1015), М. Ю. Силкин<sup>1</sup>  
(ORCID:0000-0001-7499-0375), В. Е. Василец<sup>1</sup> (ORCID:0009-0005-4690-4122)

<sup>1</sup>Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского ФИЦ ИнБЮМ, Феодосия, 298187 Россия  
\*e-mail: ysilkin@mail.ru

Поступила в редакцию 18.05.2023 г.

После доработки 28.09.2023 г.

Принята к публикации 01.10.2023 г.

Исследованы линейные размеры эритроцитов, их ядер, количество клеток и гемоглобина в крови скорпены *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 в осенне-зимний период, при температуре воды 17, 13, 8 и 4°C. Результаты показали высокое и относительно равное содержание гемоглобина и количество эритроцитов в крови скорпены при 17 и 13°C. Однако значения исследуемых параметров при температуре воды 13°C были приняты за физиологическую норму, так как эта температура более соответствовала осенним температурам Карадагского побережья. Понижение температуры воды в аквариуме до 8°C снижало уровень гемоглобина на 25%, а количество эритроцитов на 26% в крови *S. porcus*. Линейные размеры эритроцитов при понижении температуры до 8°C не изменялись. При температуре 4°C в крови *S. porcus* резко снижалось количество эритроцитов (на 57%), гемоглобина (на 31%) и наблюдалось набухание эритроцитов. У рыб, содержащихся при этой температуре, большой диаметр красных клеток увеличивался на 11%, а малый – на 25%. Линейные размеры ядер эритроцитов *S. porcus* уже при температуре 8°C увеличивались на 12% по большой и малой осям. При 4°C ядра эритроцитов уменьшались в размерах, по большой оси – на 7%, по малой – на 9%, что свидетельствовало о нарушении структуры хроматина в ядерном аппарате клетки. Полученные результаты позволили провести четкую градацию температурной устойчивости *S. porcus*. При температуре воды ниже 8°C наступали деструктивные процессы в крови, свидетельствовавшие об исчерпании защитных резервов у данного вида рыб. Полученные данные могут быть использованы в марикультуре рыб как показатели устойчивости к температурному фактору.

**Ключевые слова:** линейные размеры, эритроциты, ядра клеток, гемоглобин, температура, рыбы

DOI: 10.31857/S0134347524010037

Одной из областей клеточной физиологии являются процессы адаптации рыб к действию температуры среды обитания. В прибрежной зоне Черного моря температура воды в зимние месяцы снижается до 3.0–5.0°C, а на большем удалении от Карадагского побережья – до 7.0°C. Вертикальное распределение температуры показывает, что самыми холодными в течение всего года являются глубины от 30 до 150 м (место зимовки рыб), где температура не превышает 7.5–8.5°C (Куклев и др., 2019). В летние месяцы

на глубине от 17 до 30 м наблюдается термоклин с конечной температурой не выше 8.0–9.0°C (Трошенко, Субботин, 2018). Эти данные свидетельствуют о том, что прибрежные донные и пелагические виды черноморских рыб подавляющую часть своей жизни проводят в условиях низких температур. Компенсаторно-приспособительные реакции клеток крови рыб на воздействие температур разного диапазона являются малоизученными, несмотря на широкий спектр исследований форменных элементов крови

позвоночных. На пресноводных рыбах было показано, что изменение линейных размеров эритроцитов при низкой температуре происходит у видов, температурный диапазон существования которых не совпадает с экспериментальным холодовым воздействием (До Хью Куэт, 2016). Особенно этот “пресс” отражается на органах и тканях, обеспечивающих газотранспортные системы обитателей черноморских донных сообществ, которые испытывают периодическое воздействие низких температур в течение года. Изменения мембранных характеристик эритроцитов в ответ на низкую температуру часто носят противоречивый характер. Так, понижение температуры инкубации крови у сазана с 20°C до 5°C приводило к уменьшению микровязкостных характеристик мембран эритроцитов, в то время как у толстолобика, амура и карася – к увеличению данного показателя (До Хью Куэт и др., 2015). Понижение микровязкостных характеристик плазматических мембран ядерных эритроцитов наблюдается у представителей пресноводных – озерной лягушки и краснобрюхой жерлянки (Чернявских, Недопекина, 2013). Одновременно изменяются размерные характеристики клеток. Эритроциты серебряного карася при 5°C набухают с одновременным увеличением их объема на 54.3% (Чернявских и др., 2018).

Ядерные эритроциты морских рыб прибрежья Карадага, большую часть времени проводящих при низкой температуре, также являются практически неизученными. Понижение температуры прибрежных вод в зимние месяцы может особенно влиять на выживаемость теплолюбивых донных обитателей. К таким формам можно отнести средиземноморского вселенца, скорпену *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758. В связи с этим целью исследования явилось изучение влияния температурных условий (17, 13, 8 и 4°C) на изменение линейных размеров эритроцитов, их ядер, содержания гемоглобина и количества эритроцитов у *S. porcus*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служил прибрежный малоподвижный вид, скорпена *Scorpaena porcus*. Скорпен отлавливали донной сетью в районе Карадагской бухты юго-восточного побережья Крыма, в 100 м от берега в осенне-зимний период (октябрь–декабрь), когда организм

рыб физиологически перестраивался к зимовке. Масса отловленных особей 180–200 г, длина – 20–22 см. Рыб содержали в аэрируемых непроточных аквариумах (50 л на одну особь). Исследования гематологических и размерных показателей эритроцитов и их ядер проводили при дискретных значениях температуры воды 17, 13, 8 и 4°C. При каждом температурном режиме скорпен экспонировали 10 сут и кормили мясом рыб. После чего отбирали группу из 10 особей для анализа. Кровь получали путем пункции хвостовой артерии скорпены стеклянной пипеткой, смоченной раствором 5% гепарина. Длину и ширину клеток и их ядер определяли в сухих мазках крови, которые фиксировали этиловым спиртом и окрашивали краской Романовского-Гимза. Оптические исследования проводили на бинокулярном микроскопе STUDAR EK PZO (Польша) с использованием стандартных объективов PZO (Польша) 40/0.65 (160/0.17), 100/1.3 OI (160/0.17). Для работы с объективом PZO (Польша) 100/1.3 OI (160/0.17) использовали иммерсионное масло с  $n_d = 1.515$  при 20°C. Стандартный ламповый источник света был заменен на светодиод (напряжение 12 В, мощность 5 Вт) для увеличения яркости подсветки. Для получения снимков использовали цифровую камеру MC-6.3 USB 3.0 фирмы ЛОМО со следующими параметрами: разрешение матрицы – 6.3 мпкс; сенсор – 1/1.8” SONY с улучшенной светочувствительностью и цветопередачей; размер пикселя – 2.4 × 2.4; разрешение полученных снимков – 3072 × 2048 пикс. Определение размеров эритроцитов и их ядер, проводили с помощью программы MCView фирмы ЛОМО. Измеряли эритроциты с целостной структурой клетки и ядра. Внешний вид эритроцитов при разных температурах содержания рыб представлен на рис. 1.

Расчет индекса формы эритроцита/ядра проводили по формуле:  $I_{\phi} = h/l$ , где  $l$  – длина эритроцита/ядра, мкм;  $h$  – ширина эритроцита/ядра, мкм. Первичную статистическую обработку проводили в программе Microsoft Excel.

Построение кривых распределения размерных характеристик клеток крови и их ядер у скорпены осуществляли с помощью метода сглаживания (Kernel Smooth), встроенного как функция программы Origin Pro (Origin Lab Corp.) Plot-> Statistical-> Distribution+Rug.

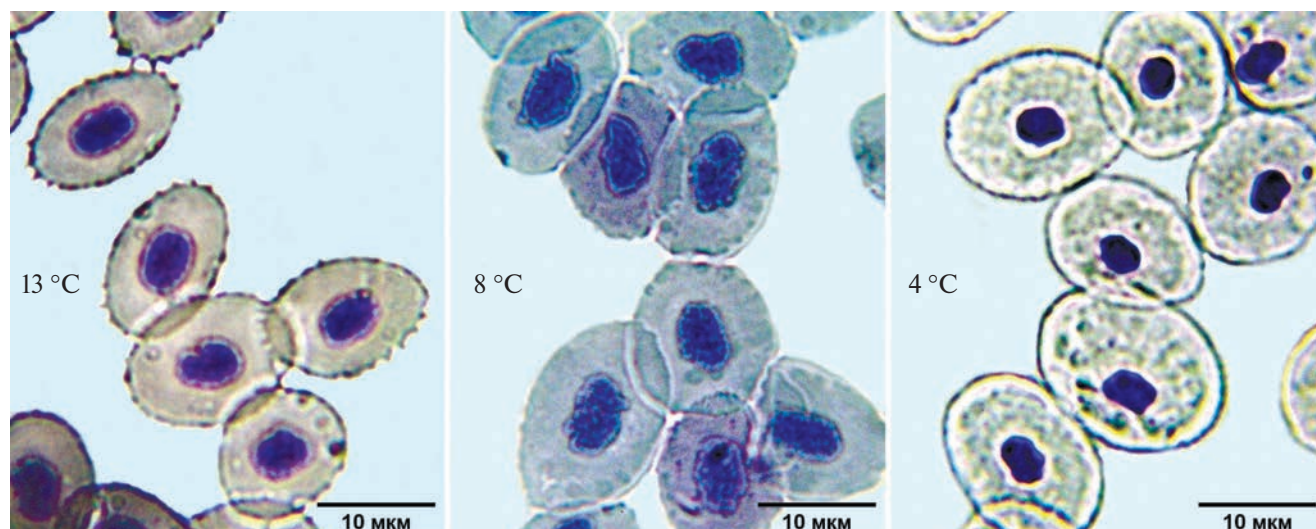


Рис. 1. Внешний вид эритроцитов при различной (13, 8, 4°C) температуре содержания скорпены.

Полученные кривые представляли собой огибающие гистограммы распределения размерных характеристик клеток, ядер (мкм) и проекции их площади (мкм<sup>2</sup>), на которых указывали максимальные значения для каждого вариационного ряда данных. Количество размерных диапазонов в каждом распределении равнялось 12. Для каждой статистической кривой использовали 200 клеток, взятых из 10 мазков, полученных от 10 рыб при каждой температуре (13, 8 и 4°C). Размерные характеристики клеток крови при 17°C не рассматривали ввиду того, что за контроль были взяты эритроциты и их ядра, полученные при 13°C.

Количество эритроцитов (10<sup>6</sup>/мкл) подсчитывали в камере Горяева. Содержание гемоглобина (в мг/%) определяли по методу Сали. Рассчитывали среднюю и ошибку среднего  $M \pm n$ . Средние значения линейных размеров были получены от 100 промеров, средние значения

концентрации гемоглобина и количества эритроцитов – от 10–12 особей (Лакин, 1990).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменения концентрации гемоглобина и количества эритроцитов в крови рыб при разных температурах представлены в табл. 1.

При температуре 17°C количество эритроцитов было на 11%, а содержание гемоглобина на 8% меньше, чем при 13°C. Эти данные показали, что 17°C – температура, негативно влияет на физиологические показатели крови для этого вида рыб. Поэтому содержание гемоглобина, количество эритроцитов и их линейные размеры были приняты за норму (контроль) при температуре 13°C (табл. 1, 2).

Понижение температуры воды в аквариуме до 8°C приводило к уменьшению уровня гемоглобина в крови скорпены на 26% по сравнению

Таблица 1. Количество эритроцитов и содержание гемоглобина в эритроцитах скорпены при разной температуре воды

	17°C	13°C (контроль)	8°C	4°C
Количество эритроцитов (10 <sup>6</sup> /мкл крови)	0.507 ± 0.05* n = 10	0.572 ± 0.05 n = 12	0.432 ± 0.04* n = 10	0.247 ± 0.05** n = 11
Содержание гемоглобина (%)	63.3 ± 3.0* n = 10	69.0 ± 2.0 n = 10	50.8 ± 3.0* n = 11	47.5 ± 2.5** n = 12

Различия с контролем достоверны: \*при  $p < 0.05$ , \*\*при  $p < 0.001$ .

Примечание. n – число рыб в опыте.

**Таблица 2.** Размерные характеристики эритроцитов скорпены и их ядер при разной температуре воды

Температура	Эритроциты, мкм			Ядро, мкм		
	Большая ось	Малая ось	Индекс формы	Большая ось	Малая ось	Индекс формы
17°C	14.5 ± 0.2 n = 10	9.4 ± 0.1 n = 10	0.70 ± 0.01 n = 10	4.6 ± 0.2 n = 10	3.3 ± 0.07 n = 10	0.67 ± 0.02 n = 10
13°C (контроль)	14.0 ± 0.2 n = 12	9.4 ± 0.1 n = 12	0.72 ± 0.6 n = 12	4.7 ± 0.1 n = 10	3.3 ± 0.1 n = 12	0.68 ± 0.03 n = 12
8°C	14.4 ± 0.5 n = 16	10.0 ± 0.1 n = 16	0.70 ± 0.03 n = 15	5.3 ± 0.3 n = 16	3.7 ± 0.2 n = 14	0.6 ± 0.06 n = 12
4°C	15.5 ± 0.6 n = 14	11.7 ± 0.5 n = 14	0.63 ± 0.06 n = 12	4.4 ± 0.2 n = 14	3.0 ± 0.1 n = 14	0.67 ± 0.05 n = 14

Примечание. n – число рыб в опыте.

с нормой (табл. 1). При более низкой температуре (4°C) уровень гемоглобина был еще ниже (на 31%) и составлял 69% от уровня пигмента в крови при температуре 13°C.

При 8°C количество красных клеток в крови скорпены уменьшалось на 25%, что закономерно совпадало с падением уровня гемоглобина практически на ту же величину. При 4°C снижение количества эритроцитов было еще более резким (на 33%), что составляло 57% от контрольного уровня (табл. 1).

Внешний вид и линейные размеры эритроцитов скорпены и их ядер при разных температурных условиях представлены на рис. 1 и в табл. 2. Тренды вариаций перераспределения размеров эритроцитов и их ядер в крови при разных температурах показаны на огибающих гистограммах (рис. 2–7).

Размерные характеристики эритроцитов скорпены различались при исследованных температурах (табл. 2). Так, при понижении температуры с 17 до 8°C средний размер больших и малых осей клеток и индекс формы находились в примерно одинаковом диапазоне. С понижением температуры до 4°C большой диаметр клеток увеличивался на 11%, а малый на 25% по сравнению с контролем, что приводило к снижению индекса до 0.63 и приобретению эритроцитами рыб округлой формы (рис. 1, табл. 2).

При 17 и 13°C линейные размеры ядер эритроцитов скорпены не изменялись (табл. 2). При снижении температуры в аквариуме до 8°C

линейные размеры ядер увеличивались по большой оси на 13%, по малой – на 12%. Таким образом, ядра приобретали еще более округлую форму, индекс формы уменьшался на 13% и при 8°C составлял 0.6. Напротив, при дальнейшем понижении температуры воды до 4°C линейные размеры ядер эритроцитов уменьшались на 7% по большой оси и на 10% по малой оси по сравнению с контролем (рис. 1, табл. 2).

Очень показательными для каждой температуры содержания рыб явились кривые распределения размерных характеристик эритроцитов (рис. 2, 3), а также их ядер (рис. 4, 5) и проекций площадей поверхности этих объектов (рис. 6, 7). Для выяснения направлений изменения размерных характеристик эритроцитов и их ядер при исследуемых температурах на каждой гистограмме выделяли модальные характеристики, фактически соответствовавшие максимумам распределения. Так, при 13°C модальная величина большой оси эритроцитов имела размер 13.76 мкм, а малой – 9.54 мкм (рис. 2, 3).

При температуре 8°C максимум распределения размеров клеток сдвигался в правую сторону – размер большой оси клеток 14.37 мкм, малой оси – 10.44 мкм (рис. 2, 3). При дальнейшем понижении температуры воды до 4°C сдвиг максимума продолжался вправо – размер большой оси эритроцитов 15.59 мкм, малой оси – 11.5 мкм (рис. 2, 3). Рост малой оси клеток был более выражен, и эта характеристика вносила бóльший вклад в изменение размеров эритроцитов. При этом происходило изменение

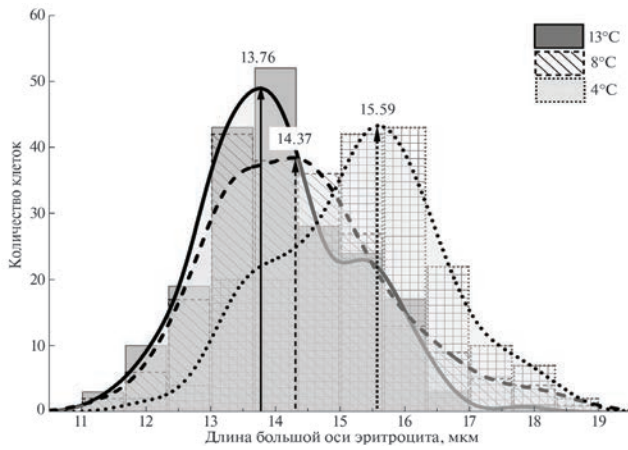


Рис. 2. Огибающая гистограмма распределения длины большой оси эритроцитов скорпены при температуре 13, 8 и 4°C.

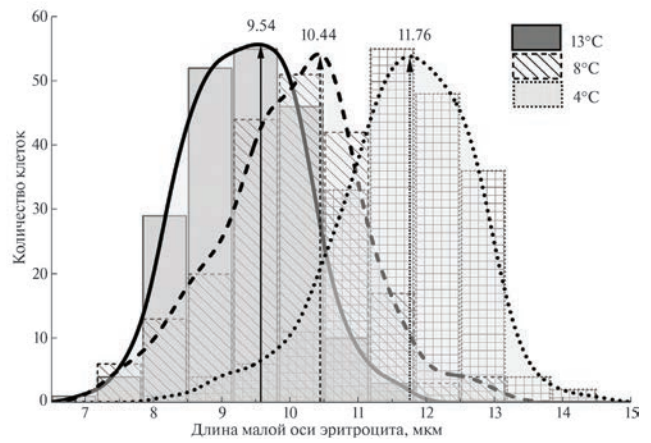


Рис. 3. Огибающая гистограмма распределения длины малой оси эритроцитов скорпены при температуре 13, 8 и 4°C.

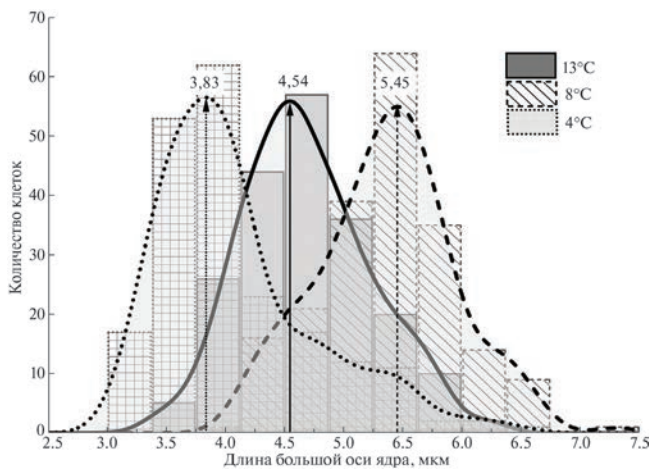


Рис. 4. Огибающая гистограмма распределения длины большой оси ядер эритроцитов скорпены при температуре 13, 8 и 4°C.

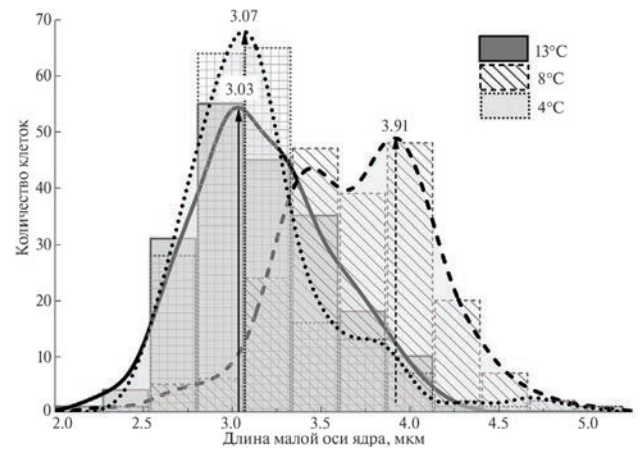


Рис. 5. Огибающая гистограмма распределения длины малой оси ядер эритроцитов скорпены при температуре 13, 8 и 4°C.

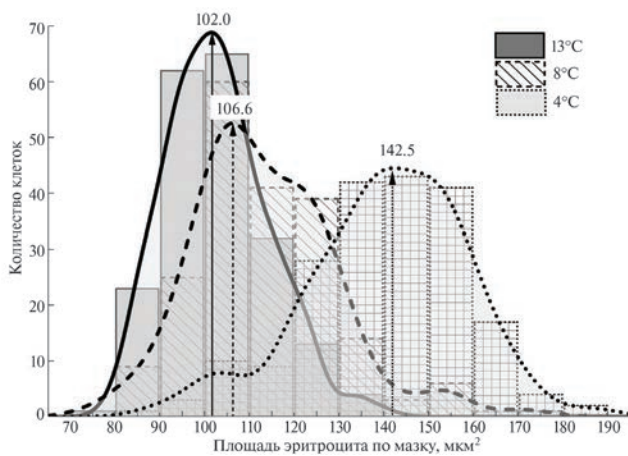


Рис. 6. Огибающая гистограмма распределения площади эритроцитов скорпены при температуре 13, 8 и 4°C.

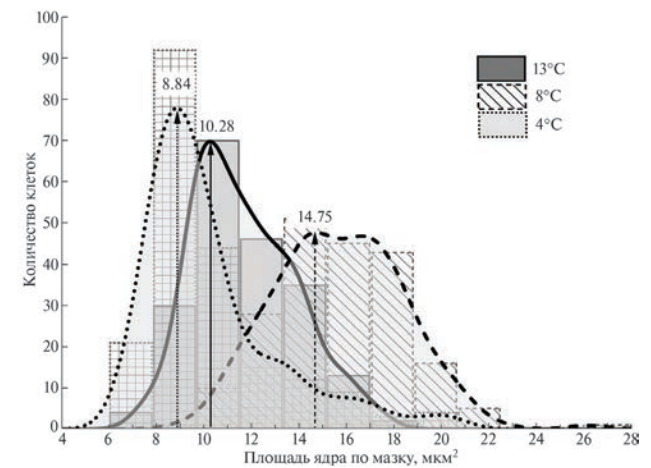


Рис. 7. Огибающая гистограмма распределения площади ядер эритроцитов скорпены при температуре 13, 8 и 4°C.



формы клеток, которые при температуре 4°C набухали и становились более округлыми (индекс формы 0.63) (табл. 2).

При 13°C большинство клеток исследованной выборки имели максимальный размер ядер – 4.54 мкм по длине большой оси (рис. 4), и – 3.03 мкм по длине малой (рис. 5). Со снижением температуры до 8°C наблюдали рост количества эритроцитов с увеличенными линейными размерами ядер – максимальная длина большой оси – 5.45 мкм, малой оси – 3.91 мкм (рис. 4, 5).

При понижении температуры до 4°C тенденция увеличения числа клеток с большими ядрами менялась на противоположную, и в исследованной выборке максимум составляли клетки с ядрами, имеющими размер по длине большой оси 3.83 мкм, а по длине малой оси – 3.07 мкм (рис. 5).

Следует отметить, что при 4°C средние размеры ядер эритроцитов скорпены возвращались к контрольному состоянию (табл. 2). Однако, как показали исследования, максимумы профилей распределения длины большой оси ядер эритроцитов скорпены смещались в сторону количества клеток с меньшими размерами ядер, равными 3.83 мкм (рис. 4). По длине малой оси ядра этого смещения не было вовсе и максимум малой оси ядер большинства эритроцитов при 4°C составлял 3.07 мкм (рис. 5).

Тенденцию вариационных колебаний клеточных популяций в зависимости от понижения температуры содержания рыб хорошо продемонстрировали максимумы проекций площадей эритроцитов и их ядер (рис. 6, 7). Максимумы проекции площадей эритроцитов с понижением температуры имели четкий тренд к постоянному смещению вправо, т.е. к увеличению (рис. 6). При температуре 13°C модальная характеристика проекции площадей эритроцитов имела величину 102.0 мкм<sup>2</sup>. При понижении температуры до 8°C максимум проекции площадей клеток незначительно увеличивался (до 106.6 мкм<sup>2</sup>). Понижение температуры до 4°C вызывало рост модальной величины проекции площадей эритроцитов скорпены до 142.5 мкм<sup>2</sup> (рис. 6).

Варьирование максимума проекций площадей ядер эритроцитов носило разнонаправленный

характер. В норме модальное распределение площади проекции ядра эритроцитов рыб составляло 10.28 мкм<sup>2</sup>. При 8°C эта величина возросла и составляла 14.75 мкм<sup>2</sup>. При дальнейшем понижении температуры до 4°C максимум распределения проекции площадей ядер эритроцитов скорпены резко смещался в сторону меньших значений, составляя 8.84 мкм<sup>2</sup> (рис. 7).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Температура среды обитания является наиболее важным фактором, изменяющим величину растворенного в морской воде кислорода и определяющим скорость биохимических процессов, протекающих на молекулярном уровне в клетках и тканях рыб. Как известно, при понижении температуры на 10°C скорость ферментативных процессов у пойкилотермных организмов снижается в 2–4 раза, подчиняясь общему правилу Вант-Гоффа (Громаков и др., 2005). Температурный диапазон жизнедеятельности многих морских и пресноводных рыб колеблется от 1.5 до 44°C (До Хыу Куэт, 2016). Резкие перепады температуры в осенне-зимний период проявляются как стресс и изменяют метаболические процессы в организме рыб, затрагивая, прежде всего, размерные характеристики эритроцитов и другие гематологические показатели крови.

Скорпена – малоподвижная рыба, отличается от других морских рыб побережья невысокой скоростью метаболизма, имея в норме низкие гематологические показатели обмена (гемоглобин и количество эритроцитов) (Беляев и др., 1983). Количество эритроцитов в крови рыб является лабильной характеристикой. Содержание красных клеток зависит от естественной подвижности рыбы, сезона, качества и количества пищи и даже от времени суток, когда их количество уменьшается в утренние часы и увеличивается в дневные (Точилина, 1990; Жичкина и др., 2021). Число эритроцитов является первым показателем интенсивности окислительных процессов в организме скорпены, которые в норме составляют 0.5–0.6 10<sup>6</sup>/мкл крови (табл. 1). Температурным оптимумом для скорпены, как показали наши исследования, является температура 13°C, поведение рыб при этой температуре было наиболее естественным. Особи охотно питались, довольно

активно передвигались по аквариуму, при наличии живого корма совершали броски для поимки жертвы.

Было показано, что в ответ на снижение температуры воды с 13 до 8 °С в организме скорпены происходило уменьшение количества эритроцитов на 25% и уровня гемоглобина на 20%. Уменьшение количества эритроцитов при холодовом стрессе у скорпены могло быть связано с отсутствием потребности в переносе большого количества кислорода в этих условиях. Уменьшение уровня этих показателей при низкой температуре было отмечено также в крови теплолюбивых рыб: кефали-сингиля и бычка-кругляка (Солдатов, 1987). Причины падения гематокрита нами не установлены, но из литературных источников известно, что в результате охлаждения может происходить частичное депонирование эритроцитарной массы (Солдатов, 1987).

Несмотря на довольно значительный гематологический ответ, морфологические изменения эритроцитов были не так заметно выражены. Линейные размеры красных клеток были сходны с таковыми при более высокой температуре 13 °С (табл. 1). Стабильность линейных размеров эритроцитов может свидетельствовать о слабом стрессовом воздействии и идентичности физиолого-биохимических процессов в клетке при температурах 8 и 13 °С. Поведение скорпены при понижении температуры до 8 °С вполне укладывалось в норму реакции, особи при этом, хотя и уменьшили двигательную активность, но на корм реагировали охотно, брали его 1 раз в 5 сут, что является вполне естественным для этого вида рыб. Показано, что скорость переваривания пищи у скорпены зависит от температуры воды: от одних суток летом и до четырех – зимой, поэтому промежутки приема пищи колеблются от одних до 6 или даже до 16 сут (Световидов, 1964). Однако отмеченные нами изменения линейных размеров, а также рост проекции площадей поверхности эритроцитов и ядра при понижении температура воды до 8 °С, снижение количества эритроцитов и гемоглобина на 15–20% все-таки свидетельствовали о росте физиолого-биохимического напряжения в организме скорпены в этих условиях (рис. 2–7).

Резкое снижение количества эритроцитов (до 50%) и гемоглобина (на 25%) при температуре воды 4 °С, по сути, отражает уже патологическое состояние организма рыб. Скорпены в таком состоянии почти не двигались и не реагировали на корм, но проявляли активность при заборе крови. С одной стороны, понижение температуры у пойкилотермных животных само по себе является фактором, замедляющим обмен. С другой стороны, низкие показатели количества эритроцитов в крови скорпены при снижении температуры до 4 °С свидетельствовали о нарушении гематокритного гомеостаза. Хотя само по себе кроветворение – достаточно инерциальный процесс, длительное содержание рыб при низкой температуре способствовало глубокому смещению равновесия в сторону значительного сокращения продукционных процессов кроветворения. Это объяснимо с точки зрения пойкилотермности рыб и обусловлено снижением их общей энергетики при низкой температуре и, соответственно, транспортно-кислородного потенциала крови. Как уже отмечалось, уменьшение количества красных клеток в крови можно рассматривать и как процесс резервирования части эритроидной массы в кровяном депо. Эту роль у рыб выполняет селезенка (Fänge, Nilsson, 1985). Скорее всего, из русла крови, особенно из его активной части, выводятся зрелые эритроциты вследствие того, что их мембраны уже имеют измененный антигенный комплекс, который позволяет строме селезенки избирательно связывать данные клетки (Bartosz, 1991). Однако, по мнению Солдатова (1992, 2005) функция депо крови у донных видов рыб, к которым относится и скорпена, развита гораздо хуже, чем у пелагических форм. Тем не менее извлечение клеток из русла крови не следует исключать из рассмотрения. Более вероятным процессом, объясняющим понижение количества эритроцитов в русле крови скорпены, может быть избирательный лизис старых и аномальных клеток (Солдатов и др., 2018). Наши исследования подтверждают эту точку зрения, так как на мазках крови рыб, содержащихся при температуре ниже 8 °С, было отмечено почти полное отсутствие аномальных и крупных зрелых эритроцитов. Причиной такого лизиса эритроцитов при температуре ниже 8 °С может стать упомянутое ранее набухание клеток. В основе

лизиса клеток при набухании может лежать и смещение равновесия  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  обмена в мембране эритроцитов. Оно было описано у скорпены, причем как *in vitro*, так и *in vivo* в ответ на резкое повышение концентрации катехоламинов во внеклеточном пространстве (Андреева, 2014; Borgese et al., 1987; Andreeva et al., 2017).

Вслед за снижением количества эритроцитов естественным является и снижение количества гемоглобина (на 25%). Причиной этого, по мнению Солдатова (1987), является переход части гемоглобина в окисленную форму вследствие уменьшения активности фермента, защищающего этот пигмент (Солдатов, Парфенова, 2001). Итогом этого процесса при гипотермии являлось снижение потребления кислорода рыбами из-за внешних и внутренних причин.

Как показали исследования, снижение температуры воды до 4°C, как стрессовый фактор, вызывало хорошо выраженный  $\beta$ -адренергический ответ (Nikinmaa, 1990), что и приводило к увеличению линейных размеров эритроцитов и проекций их площадей (рис. 2, 3, 6). Следствием роста катехоламинов в крови также явилось набухание эритроцитов. Явление оводненности эритроцитов у рыб ранее отмечали исследователи и при гипоксических состояниях (Андреева, 2014; До Хью Куэт, 2016; Солдатов и др., 2018). Снижение количества эритроцитов при низкой температуре могло происходить ввиду изменения баланса между продукцией и деструкцией эритроидных клеток в системе красной крови рыб. При низкой температуре (4°C) линейные размеры эритроцитов скорпены увеличивались по большой оси на 10%, а по малой – на 24% (табл. 2), что существенно больше, чем при воздействии острой гипоксии. При острой гипоксии эти изменения были не столь существенны и составляли до 3% по большой оси и до 6% по малой оси клеток (Андреева, 2014). Такое расхождение в изменении размерных характеристик свидетельствовало о том, что воздействие низких температур было гораздо более сильным стрессом для этих клеток, чем экспериментальная гипоксия.

Повышение сферичности эритроцитов при понижении температуры является свойством, присущим не только рыбам. Так, при понижении температуры суспензии эритроцитов человека с 37°C до 5°C показано резкое увеличение

сферичности красных клеток крови в диапазоне от 15°C до 5°C, с максимумом в диапазоне 12–10°C (Давыдова, Гордиенко, 2009). Эти результаты хорошо согласуются с данными о температурной зависимости времени обмена молекул воды эритроцитами (Гордиенко и др., 1985). По мнению этих исследователей, изменение проницаемости мембран эритроцитов обусловлено структурно-фазовыми переходами липидных и белковых компонентов плазматической мембраны. Для эритроцитов человека это происходит при 15°C, а для мембран ядерных эритроцитов рыб, согласно нашим наблюдениям, при более низкой температуре, около 4°C.

При низкой температуре существенные морфологические изменения происходят и в ядерном аппарате эритроцитов скорпены. Причем, морфологические изменения ядер являются более чувствительными параметрами, чем размерные изменения самих эритроцитов (табл. 2). Эти изменения были четко видны на кривых распределения площадей поверхности ядер эритроцитов при снижении температуры воды до 8°C. На рисунках гистограмма площади ядер сдвигалась в сторону роста ее размеров (рис. 7). Тенденция роста размеров ядер и их площадей при 8°C сменялась на существенное уменьшение этих показателей при 4°C (рис. 4, 5, 7). По нашему мнению, это демонстрировало особую “тяжесть” низкотемпературного стресса. Согласно современным представлениям, за морфологию и метаболизм ядра ответственен ядерный матрикс, который является оболочкой ядра, состоящей из негистоновых белков. Функциональная роль ядерного матрикса заключается в поддержании общей формы ядра, в организации не только пространственного расположения многочисленных и деконденсированных хромосом, но и их активности (Гурова, 2020). Можно предположить, что понижение температуры до 8°C вызывает стимуляцию активности биосинтетических процессов в эритроцитах рыб, внешним проявлением которого является увеличение размерных характеристик их ядерного аппарата. Напротив, понижение температуры до 4°C вызывает необратимое торможение функциональной активности в ядре, а возможно и гибель ферментативных комплексов, участвующих в компактизации хромосом и биосинтезе РНК и ДНК. Возможно, проявлением этого процесса является наблюдаемое

при 4°C резкое уменьшение размеров ядер эритроцитов скорпены.

Из литературных источников известно, что подобные гематологические изменения, происходящие в результате холодового стресса, были отмечены и при других воздействиях на рыб. Так, было показано (Солдатов и др., 2018), что при гипоксии снижается осмотическая резистентность клеток. Одновременно понижается и связанное с этим количество эритроидных аномалий, число эритроцитов в крови и гемоглобина. В целом наблюдается однотипная картина, но под действием другого внешнего фактора – гипоксии. При гипоксии характер изменения линейных размеров ядра отличается от изменений при воздействии температурного фактора. Как показано в исследованиях Андреевой (2014), небольшая гипоксия приводит к уменьшению линейных размеров ядер эритроцитов скорпены на 4%, тогда как более глубокое гипоксическое воздействие провоцирует увеличение линейных размеров этих органелл клетки на 4%. Изменение размеров ядерного аппарата, по мнению Андреевой (2014), обусловлены функциональной активностью данной структуры.

Таким образом, эти результаты позволяют предположить наличие, похожей по своему конечному результату, ответной реакции крови скорпены на холодовой и гипоксический стрессы, направленной на минимизацию энергетических издержек и повышение общей резистентности оставшихся форменных элементов крови. Полученные результаты позволяют провести четкую градацию температурной устойчивости организма скорпены к данному фактору внешней среды. Хотя при 17°C отмечено небольшое понижение гематокрита, можно допустить, что условия существования от 17 до 8°C являются для скорпены зоной комфортного физиологического состояния. Температура ниже 8°C подводит черту толерантности этого вида к низким температурам, при которых наступают патологические, деструктивные процессы в крови, свидетельствующие об исчерпании защитных резервов организма данного вида рыб.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Большое количество родов и видов семейства Scorpaenidae обитает главным образом в тропических, субтропических и отчасти в умеренных

водах. В Черном море встречается один вид *Scorpaena porcus* (Световидов, 1964). Температурные условия побережья в летние месяцы имеют тенденцию к снижению средней температуры от Лигурийского моря до Черного с 18.2 до 15.4°C (Куцын и др., 2019). Остальные 8 мес. скорпены живут при низких температурах 7.5–9.0°C (Куклев и др., 2019). Многочисленными исследованиями было показано, что температурные изменения накладывают отпечаток на темп роста, межполовые различия, скорость метаболических процессов скорпены (Куцын и др., 2019; Mesa et al., 2010; Manilo, Pescov, 2016). Поэтому пребывание рыб в аквариумах при температуре около 4°C необходимо рассматривать как острый стресс, следствием которого является изменение параметров кровеносной системы. Можно констатировать, что двукратное падение количества эритроцитов в крови и гемоглобина свидетельствовало не только об угнетении эритропоэтических процессов в гемопоэтической ткани, но и о разрушительном воздействии холода на мембраны эритроцитов. Это воздействие вызывало набухание и лизис аномальных и осмотически нестойких клеток. Кроме того, холодовое воздействие не только изменяло параметры мембран эритроцитов, но и оказывало влияние на морфологию ядерного аппарата. Предположительно эти изменения затрагивали энергетические и связанные с ними биосинтетические и регенерационные способности эритроцитов. Следствием такого воздействия являлась неспособность эритроцитов к восстановлению белков и других поврежденных компонентов, что и вызывало массовую гибель клеток.

*Scorpaena porcus*, обитающая у восточного побережья Крыма, как теплолюбивый вид и переселенец из южных морей, не способна длительное время переносить температурные условия ниже 8°C. Полученные данные о влиянии низкой температуры на параметры крови скорпены могут быть использованы в марикультуре морских рыб и как индикаторы их физиологического состояния.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского в рамках темы гос. задания

№ 075-00744-21-00 “Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты с животными (рыбами) проводились в соответствии с Руководством выполнения работ при осуществлении рыболовства в научно-исследовательских и контрольных целях на 2022–2024 гг. “Комплексные исследования водных биоресурсов и среды их обитания в азово-черноморском бассейне (Черное и Азовское моря)” на основании Приказа Росрыболовства № 793 от 28 декабря 2022 года.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева А.Ю. Морфофункциональные характеристики эритроцитов *Scorpaena porcus* L. в условиях гипоксии // Автореф. дис. ... к.б.н. СПб. 2014. 22 с.
- Беляев В.И., Николаев В.М., Шульман Г.Е., Юнева Т.В. Тканевый обмен у рыб. Киев: Наукова думка. 1983. 142 с.
- Гордиенко О.И., Емец Б.Г., Жиликова Т.А. и др. Температурная зависимость водной диффузионной проницаемости мембран эритроцитов в средах с различной ионной силой // Биологические мембраны. 1985. Т. 2. № 3. С. 310–314.
- Громаков Н.С., Бойчук В.А., Овчинников В.В. Основные закономерности химических процессов. Казань: КГАСУ. 2005. 62 с.
- Гурова С.В. Морфология. Гистология. Учебное пособие. Пермь: ИПЦ. “Прокрость”. 2020. 172 с.
- Давыдова Е.В., Гордиенко О.И. Влияние температуры на распределение эритроцитов по индексу сферичности // Біофізичний вісник. 2009. Вып. 23. № 2. С. 114–119.
- До Хью Куэт. Компенсаторно-приспособительные реакции эритроцитов и лейкоцитов рыб на действие температурного фактора // Автореф. дис. ... к.б.н. Белгород. 2016. 20 с.
- До Хью Куэт, Чернявских С.Д., Во Ван Тхань. Действие температурного фактора на морфометрические и физические показатели эритроцитов и полиморфоядерных лейкоцитов *Stenopharyngodon idella* // Науч. результат. Сер. Физиология. 2015. Т. 1. № 3. С. 18–25. doi: 10.18413 /2409-0298-2015-1-3-18-25
- Жичкина Л.В., Карпенко Л.Ю., Касумов М.К., Скопичев В.Г. Физиология рыб. Книга 1. Физиология крови и кровообращения рыб. Иммунная система рыб. СПб.: Квадро. 2021. 200 с.
- Куклев С.Б., Зацепин А.Г., Подымов А.И. Формирование холодного промежуточного слоя в шельфово-склоновой зоне северо-восточной части Черного моря // Океанологические исследования. 2019. Т. 47. № 3. С. 58–71.
- Куцын Д.Н., Скуратовская Е.Н., Чеснокова И.И. Размерно-возрастная структура, рост и созревание морского ерша *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae) из вод Юго-западного Крыма (Черное море) // Вопр. ихтиологии. 2019. Т. 59. № 6. С. 1–7.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа. 1990. 352 с.
- Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. 1964. 550 с.
- Солдатов А.А. Влияние температуры на состояние системы красной крови некоторых азово-черноморских рыб // Автореф. дис. ... к.б.н. Ленинград. 1987. 22 с.
- Солдатов А.А. Формирование резервов депо крови в онтогенезе морских рыб // Экология моря. 1992. Вып. 42. С. 46–55.
- Солдатов А.А. Особенности организации и функционирования системы красной крови рыб (обзор) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2005. Т. 41. № 3. С. 217–223.
- Солдатов А.А., Кухарева Т.А., Андреева А.Ю. и др. Эритроциты циркулирующей крови морского ерша *Scorpaena porcus* L. 1758 в условиях острой экспериментальной гипоксии // Мор. биол. журн. 2018. Т. 3. № 4. С. 92–100.
- Солдатов А.А., Парфенова И.А. Уровень метгемоглобина в крови, устойчивость циркулирующих эритроцитов скорпены *Scorpaena porcus* к осмотическому шоку в условиях экспериментальной гипоксии // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2001. Т. 37. № 6. С. 477–479.
- Точилина Л.В. Морфофизиологическая характеристика крови морских рыб // Биоэнергетика гидробионтов / Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. Киев: Наукова думка. 1990. С. 166–177.
- Троценко О.А., Субботин А.А. Гидрологические особенности // Абиотические факторы и условия обитания

- гидробионтов прибрежной зоны Юго-восточного Крыма. Симферополь: ИТ “Ариал”. 2018. С. 46–60.
- Чернявских С.Д., До Хыу Кует, Во Ван Тхань. Влияние температуры на морфологические и физические показатели эритроцитов и полиморфно-ядерных лейкоцитов gibelio Bloch. // Биол. внутр. вод. 2018. № 1. С. 95–99.
- Чернявских С.Д., Недопекина С.В. Сезонные колебания относительной микровязкости, полярности и сорбционной способности эритроцитарных мембран *Cyprinus carpio* и *Rana ridibunda* // Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки. 2013. № 3. (146). С. 99–103.
- Andreeva A.Y., Soldatov A.A., Mukhanov V.S. The influence of acute hypoxia on the functional and morphological state of the black scorpionfish red blood cells // In Vitro Cellular and Developmental Biology // Animal. 2017. V. 53. iss. 4. P. 312–319.
- Bartosz G. Erythrocyte aging: Physical and chemical membrane changes // Gerontology. 1991. V. 37. P. 33–67.
- Borgese F., Carsia-Romeu F., Moteis R. Control of cell volume and ion transport by  $\beta$ -adrenergic catecholamines in erythrocytes of rainbow trout *Salmo gairdneri* // J. Physiol. 1987. V. 382. № 1. P. 123144.
- Fänge R., Nilsson S. The fish spleen: structure and function // Experientia. 1985. V. 41. Iss. 2. P. 152–158.
- Manilo L.G., Peskov V.N. Comparative morphometric analysis of the smallscaled scorpionfish, *Scorpaena porcus* (Scorpaenidae, Scorpaeniformes), from the southern coast of the Crimea and eastern part of the Adriatic Sea // Vestnic Zoologii. 2016. V. 50. № 6. P. 533–538.
- Mesa M., Scarcella G., Grati F. et al. Age and growth of the black scorpionfish, *Scorpaena porcus* (Pisces: Scorpaenidae) from artificial structures and natural reefs in the Adriatic Sea // Sci. Mar. 2010. V. 74. № 4. P. 677–685.
- Nikinmaa M. Vertebrate Red Blood Cells. London, Berlin, New York: Springer-Verlag. 1990. 262 p.

## Hematological Parameters of Black Scorpionfish *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 under Experimental Hypothermia *in vivo*

Yu. A. Silkin<sup>a</sup>, E. N. Silkina<sup>a</sup>, M. Yu. Silkin<sup>a</sup>, V. E. Vasilets<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Vyazemsky Karadag Scientific Station, Federal Scientific Center Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Feodosia, 298187 Russia

The linear dimensions of erythrocytes, their nuclei, the number of cells and hemoglobin in the blood of the black scorpionfish *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 were studied in the autumn-winter period, at water temperatures of 17, 13, 8 and 4°C. The results showed high and relatively equal hemoglobin content and the number of erythrocytes in the blood of black scorpionfish at 17 and 13°C. However, the studied parameters values at a water temperature of 13°C were taken as the physiological norm since this temperature more corresponded with the autumn temperatures of the Karadag coast. Lowering the water temperature in the aquarium to 8°C reduced the hemoglobin level by 25% and the number of erythrocytes by 26% in the blood of *S. porcus*. The linear dimensions of erythrocytes did not change when the temperature dropped to 8°C. At a temperature of 4°C the number of erythrocytes and hemoglobin in the blood of *S. porcus* rapidly decreased by 57% and by 31% respectively, and swelling of erythrocytes was observed. The large diameter of red blood cells increased by 11%, and the small diameter by 25%. The linear dimensions of the nuclei of erythrocytes increased by 12% along the major and minor axes already at a temperature of 8°C. At 4°C, the nuclei of erythrocytes decreased in size, along the major axis by 7%, along the minor axis by 9%, indicating a disruption of the chromatin structure in the nuclear apparatus of the cell. The results obtained made it possible to carry out a clear gradation of the temperature resistance of *S. porcus*. At water temperatures below 8°C, destructive processes occurred in the blood, indicating the exhaustion of protective reserves in this species of fish. The data obtained can be used in fish mariculture as indicators of resistance to temperature factors.

**Keywords:** linear dimensions, erythrocytes, cell nuclei, hemoglobin, temperature, fish

УДК 597:591.524.12(261.24)

## МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СЕЗОННОЙ И МЕЖГОДОВОЙ ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ИКРЫ МАССОВЫХ ВИДОВ ПЕЛАГОФИЛЬНЫХ РЫБ В ГДАНЬСКОЙ ВПАДИНЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2024 г. Е. М. Карасева<sup>1,\*</sup> (ORCID 0009-0006-6452-3451),  
Е. Е. Ежова<sup>2,\*\*</sup> (ORCID 0000-0003-2460-7862)

<sup>1</sup>Атлантический филиал ВНИРО (АтлантНИРО), Калининград, 236022 Россия  
<sup>2</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН), Москва, 117997 Россия

\*e-mail: karasiova@atlantniro.ru

\*\*e-mail: igelinez@gmail.com

Поступила в редакцию 04.07.2023 г.

После доработки 24.09.2023 г.

Принята к публикации 04.10.2023 г.

Численность икры балтийской трески *Gadus morhua* Linnaeus, 1758 и балтийского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) в Гданьской впадине Балтийского моря оценена по данным за март–август 2015–2022 гг. и сопоставлена с историческими данными за 1968–1977 гг. Установлено, что средняя численность икры шпрота в современный период увеличилась в полтора раза: с 134.7 до 192.6 экз./м<sup>2</sup>, а пик нереста сдвинулся на более ранние сроки: с мая–июля 1968–1977 гг. на апрель–июнь 2015–2022 гг. Средняя численность икры трески снизилась в два раза: с 16.3 до 8.0 экз./м<sup>2</sup>, а пик нереста сместился на месяц позже, с мая–июня на июнь–июль, что, по-видимому, связано с климатическими изменениями.

**Ключевые слова:** иктиопланктон, Гданьская впадина, икра трески и шпрота, сезонная и междекадная изменчивость численности

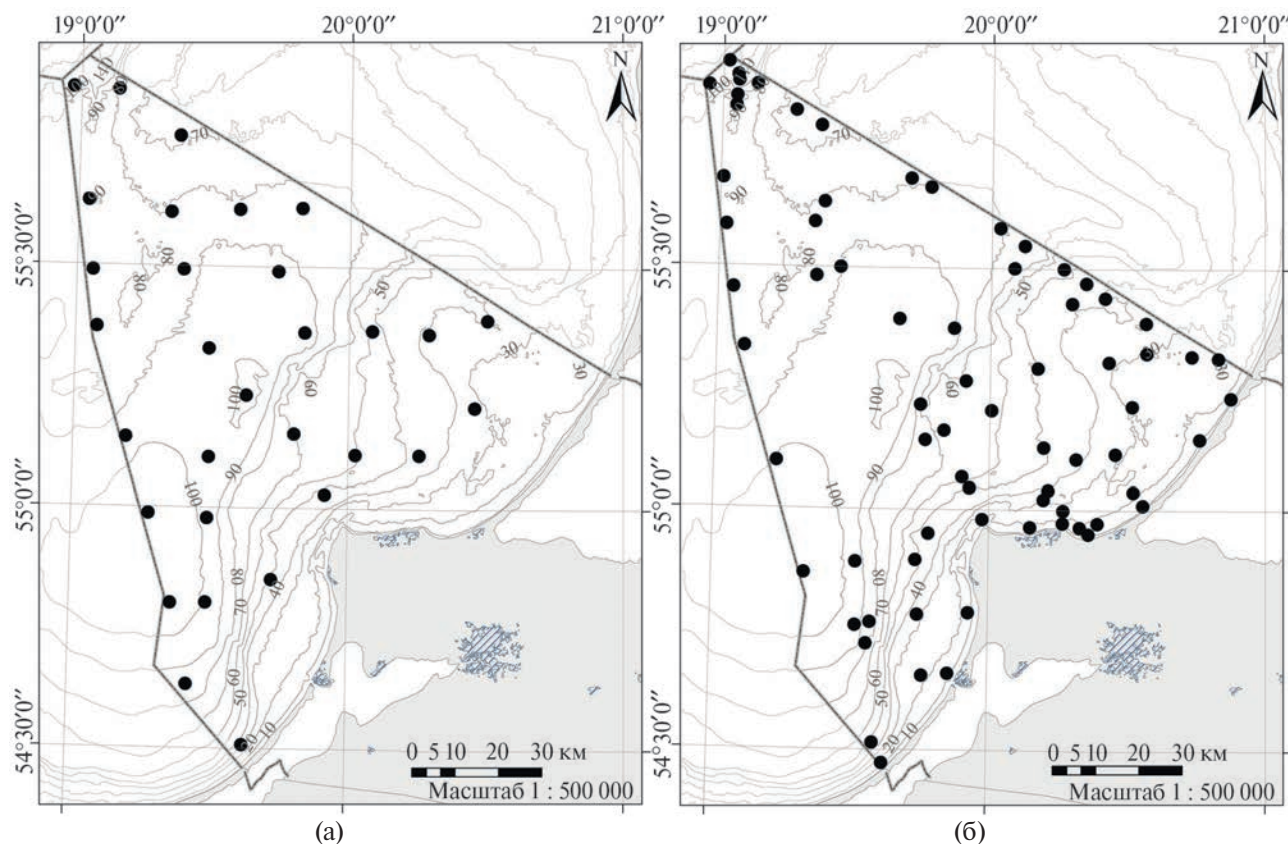
DOI: 10.31857/S0134347524010042

Иктиопланктонные исследования уже на протяжении многих десятилетий являются неотъемлемой частью программ по изучению экосистемы Балтийского моря (Грауман, 1980; Карасева, 2018; Apstein, 1911; Kändler, 1949). Они позволяют дать независимую от промысла характеристику состояния запасов пелагофильных рыб и охарактеризовать их связь с многолетней динамикой факторов среды (Грауман, 1984). Специфической особенностью размножения рыб в этом районе северо-восточной Атлантики является длительный период нереста (март–август у балтийской трески, март–июль у балтийского шпрота). Объединение исследовательских программ двух научных организаций: Атлантического филиала ВНИРО (АтлантНИРО) и Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН) позволило увеличить количество собираемых проб иктиопланктона и расширить временной охват

исследований, как в сезонном, так и в межгодовом аспекте. Цель данной работы – на основании оценок численности пелагической икры двух массовых видов рыб, балтийской трески *Gadus morhua* Linnaeus, 1758, иначе называемой восточно-балтийской треской (Köster et al., 2017), и балтийского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758), выявить изменения в уровне численности и сроках массового нереста этих видов в районе Гданьской впадины в современный период по сравнению с 1968–1977 гг.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор иктиопланктонных проб производили в границах исключительной экономической зоны РФ (далее ИЭЗ) с марта 2015 по июль 2022 г. на судах ИО РАН (“Профессор Штокман”, “Академик Иоффе”, “Академик Борис Петров”, “Академик Николай Страхов”,



● Станции отбора проб иктиопланктона в 2015–2022 гг. АтлантНИРО (а) и в 2016–2022 гг. ИО РАН (б)

— Границы исключительных экономических зон

Рис. 1. Местоположение иктиопланктонных станций в сборах АтлантНИРО весной–летом 2015–2022 гг. (а), в сборах ИО РАН весной–летом 2016–2022 гг. (б).

“Академик Сергей Вавилов”) и на судах АтлантНИРО (СТМ “Атлантида” и СТМ “АтлантНИРО”). Количество иктиопланктонных проб, собранных за весенне-летний сезон на судах ИО РАН за указанные годы, составило 281, на судах АтлантНИРО – 131, в сумме – 412 проб. В качестве орудия лова использовали сеть ИКС-80. Сбор проб проводили по стандартной методике (Расс, Казанова, 1966) посредством вертикального облова слоя дно-поверхность. Пробы фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Местоположение иктиопланктонных станций в сборах АтлантНИРО и ИО РАН в пределах Гданьской впадины показано на рис. 1.

Виды иктиопланктона идентифицировали по определителю Казановой (1954). Количественные оценки икры двух массовых видов рыб, балтийской трески и балтийского шпрота, рассчитанные в экз./м<sup>2</sup>, были сопоставлены с литературными данными за 1968–1977 гг. (Грауман, 1980) для выявления многолетних

трендов в динамике нерестовых запасов этих рыб. При расчете средних значений численности икры трески и шпрота были исключены данные за 2018 и 2020 гг., охватывавшие только март (начало нереста) и июль–август. Таким образом, для расчета средней численности икры трески и шпрота использовали данные за 6 лет: 2015–2017, 2019 и 2021–2022 гг.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

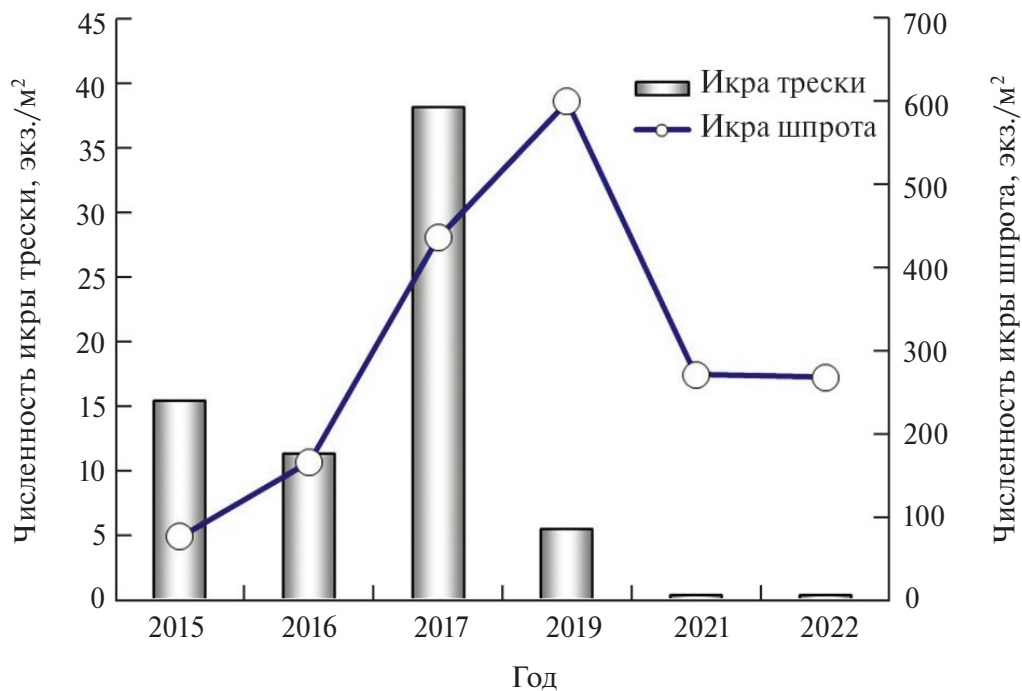
Оценки численности икры трески и шпрота для каждого из шести месяцев (март–август) и в среднем за сезон размножения представлены в табл. 1.

Сезонная встречаемость икры трески в Гданьской впадине охватывала 6 мес. (март–август) и характеризовалась минимумом в марте и апреле и пиком средней численности в конце июня – начале июля. Сезонная встречаемость икры шпрота охватывала 5 мес. (март–июль) с пиком



**Таблица 1.** Средняя численность (экз./м<sup>2</sup>) икры трески и шпрота в Гданьской впадине за 2015–2022 гг.

Вид	Месяцы						
	III	IV	V	VI	VII	VIII	III–VIII
Треска	3.77	3.15	4.87	13.85	16.05	6.02	7.96
Шпрот	71.4	310.75	414.97	255.6	68.74	0.0	186.9

**Рис. 2.** Межгодовая изменчивость численности икры трески и шпрота в Гданьской впадине Балтийского моря в 2015–2022 гг.

в мае и минимумом в июле, в августе икра этого вида в ихтиопланктоне отсутствовала.

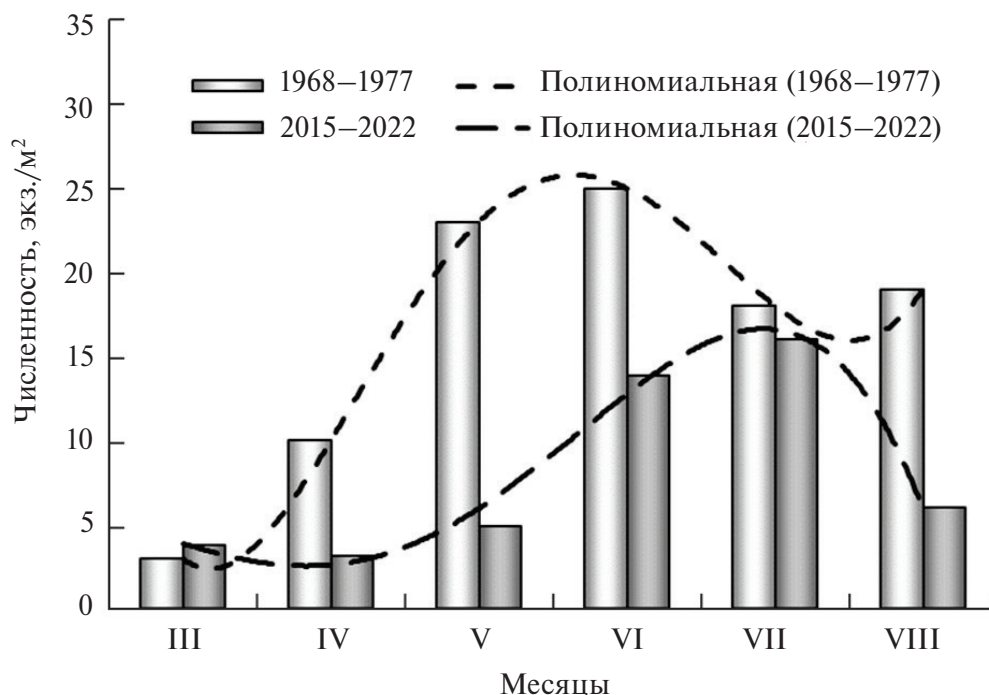
Межгодовая динамика численности икры трески характеризовалась пиком численности в 2017 г. и ее резким снижением в 2021–2022 гг. (рис. 2).

Невключенные в рис. 2 данные по икре трески за 2020 г. показали такую же низкую численность (1.2–1.8 экз./м<sup>2</sup>), как и в последующие годы. Средняя численность икры трески за март–август 2017 г. составила 38.1 экз./м<sup>2</sup> с максимальным значением 96 экз./м<sup>2</sup> в конце июня. К концу рассматриваемого периода численность икры трески резко сократилась, не превышая 0.33 экз./м<sup>2</sup> за аналогичные месяцы 2022 г. В среднем за весь период минимальная численность икры трески (менее 4 экз./м<sup>2</sup>) была отмечена в марте–апреле.

Сезонный максимум численности икры шпрота приходился на май, то есть, в более ранние

сроки, чем у икры трески с летним сезонным максимумом. Пик численности в межгодовой динамике икры шпрота за 2015–2022 гг. пришелся на 2019 г. с максимальным значением более 1000 экз./м<sup>2</sup> и средним значением 600 экз./м<sup>2</sup>. Минимальный уровень численности был отмечен в 2015 г. (рис. 2). Таким образом, как сезонная, так и межгодовая динамика численности икры шпрота не совпадала с таковой трески. Несмотря на более раннее завершение нереста шпрота, численность его икры в среднем за март–август значительно превышала таковую трески.

Сопоставление современных данных с оценками численности икры этих видов в Гданьской впадине за 1968–1977 гг. (Грауман, 1980) показало значительные междекадные различия в их сезонной динамике. Пик максимальной численности икры трески в современный период сдвинулся на месяц позже: с мая–июня



**Рис. 3.** Сезонная изменчивость численности икры трески в 1968–1977 и 2015–2022 гг. в Гданьской впадине Балтийского моря.

в 1968–1977 гг. на июнь–июль в 2015–2022 г. (рис. 3).

Напротив, пик максимальной численности икры шпрота сдвинулся на более ранние сроки: с мая–июля 1968–1977 гг. на апрель–май 2015–2022 гг. (рис. 4).

Общая продолжительность встречаемости икры трески в ихтиопланктоне (6 мес.) была одинаковой для двух рассматриваемых периодов. У шпрота продолжительность встречаемости икры в современный период составила 5 мес., сократившись на 1 мес. по сравнению с 1968–1977 гг.

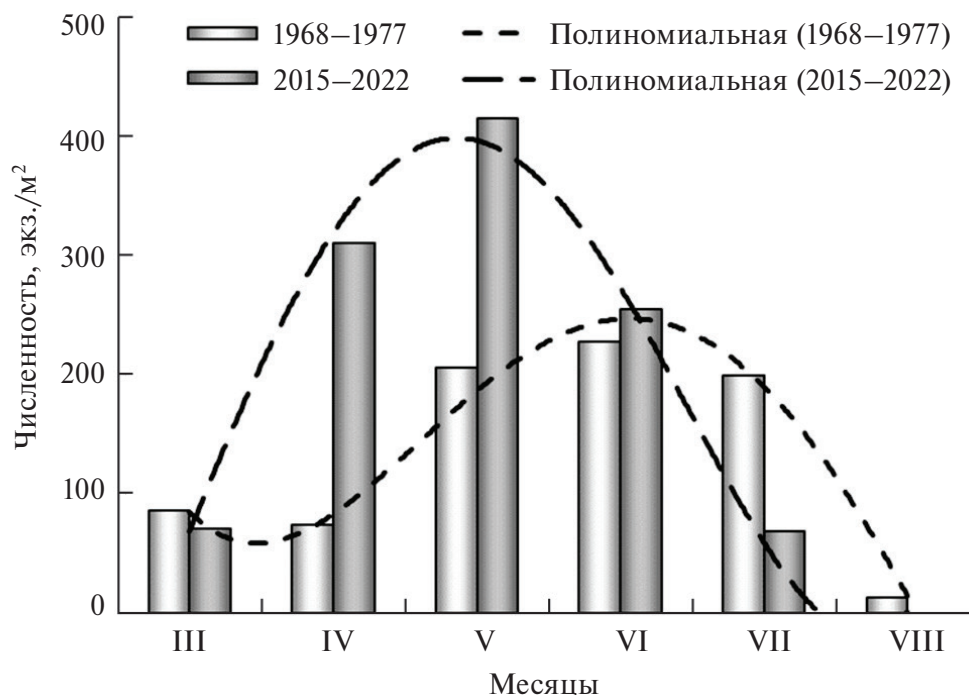
Были выявлены также заметные изменения средней численности икры этих видов за рассматриваемые периоды. В целом, средняя численность икры шпрота в современный период увеличилась в полтора раза — с 134.7 до 192.6 экз./м<sup>2</sup>. Напротив, средняя численность икры трески уменьшилась в два раза — с 16.3 до 7.95 экз./м<sup>2</sup> (рис. 5).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно литературным данным (Грау-ман, 1984; Kändler, 1949; Mankowski, 1959), только 4 вида так называемых пелагофильных рыб,

выметывающих пелагическую икру (треска, шпрот, речная камбала, морской налим), размножаются в Гданьской впадине в весенне-летний период. Ограниченное количество видов до некоторой степени компенсируется весьма длительным периодом их нереста и, соответственно, длительной (до 5–6 мес.) встречаемостью в ихтиопланктоне икры наиболее многочисленных рыб — балтийской трески и балтийского шпрота.

Характерной особенностью Балтийского моря является его вертикальная стратификация, то есть относительно высокая соленость придонных вод (до 13–14‰ в Гданьской впадине) по сравнению с поверхностным слоем с соленостью до 6–8‰ в Юго-Восточной Балтике (Антонов, 1987). Нерестовый биотоп трески в течение всего сезона размножения приурочен к зоне галоклина, локализуемого в Гданьской впадине на глубине более 70–80 м. Оптимальные условия для нереста трески в глубоководных впадинах возникают при уровне солености не менее 11‰ и высоком содержании кислорода (не менее 2 мг/л), что однако обеспечивается только в случае проникновения в глубоководные впадины адвекций североморских вод, так называемых больших балтийских затоков (Koester et al., 2017).



**Рис. 4.** Сезонная изменчивость численности икры шпрота в 1968–1977 и 2015–2022 гг. в Гданьской впадине Балтийского моря.

В марте в этой глубоководной зоне нерестится также балтийский шпрот. В апреле и мае, а в некоторые годы, по-видимому, и в начале июня этот вид начинает совершать вертикальные суточные миграции, поднимаясь в темное время суток в поверхностный слой, где и происходит икрометание (Шкицкий, Ноздрин, 1969). Однако, как показали современные исследования, весной в поверхностном слое ночью присутствует только икра на I и II стадиях развития (Карасева, Иванович, 2010). Икринки шпрота на более поздних стадиях (III и IV) постепенно опускаются в верхнюю часть галоклина, на глубины более 70 м, где и происходит выклев их личинок, также как и личинок донных видов рыб. Только во второй половине лета и в условиях штилевой погоды отмечается основная локализация икры шпрота в поверхностном слое (Карасева, Иванович, 2010). По предположению этих авторов, в условиях низкой солености поверхностного слоя (менее 8‰) продолжительность удержания в нем икры и личинок могла зависеть от степени развития вертикальных градиентов плотности воды в термоклине, возраставших в ходе летнего прогрева. В современный период нерест этого вида к середине июля уже подходит к завершению. Таким образом, в первые месяцы

сезона размножения развитие икринок шпрота происходит в зоне галоклина и зависит от таких факторов среды, как содержание кислорода, соленость и температура воды в указанной зоне.

В начале рассматриваемого периода (2015 г.) условия для размножения трески в Гданьской впадине были наиболее благоприятными в результате проникновения в декабре 2014 г. мощной североморской адвекции (Mohrholz et al., 2015), за которой в сентябре 2015 г. и феврале 2016 г. прошли еще два заточка соленых и насыщенных кислородом североморских вод (Дубравин и др., 2017; Кречик и др., 2017). В результате весной и летом 2016–2017 гг. в Гданьской впадине сложились оптимальные условия для нереста трески и выживания ее икры и личинок (Карасева и др., 2020). Эти абиотические условия были благоприятны также для размножения шпрота в начальный период (Voss et al., 2006). Однако, поскольку шпрот является основным кормовым объектом для трески, интенсивность его нереста и, соответственно, количество выметанной икры возрастали по мере ухода трески из Гданьской впадины. Миграция трески могла происходить либо в северо-восточном направлении, вслед за водами адвекции с высоким уровнем солености и содержания кислорода, либо

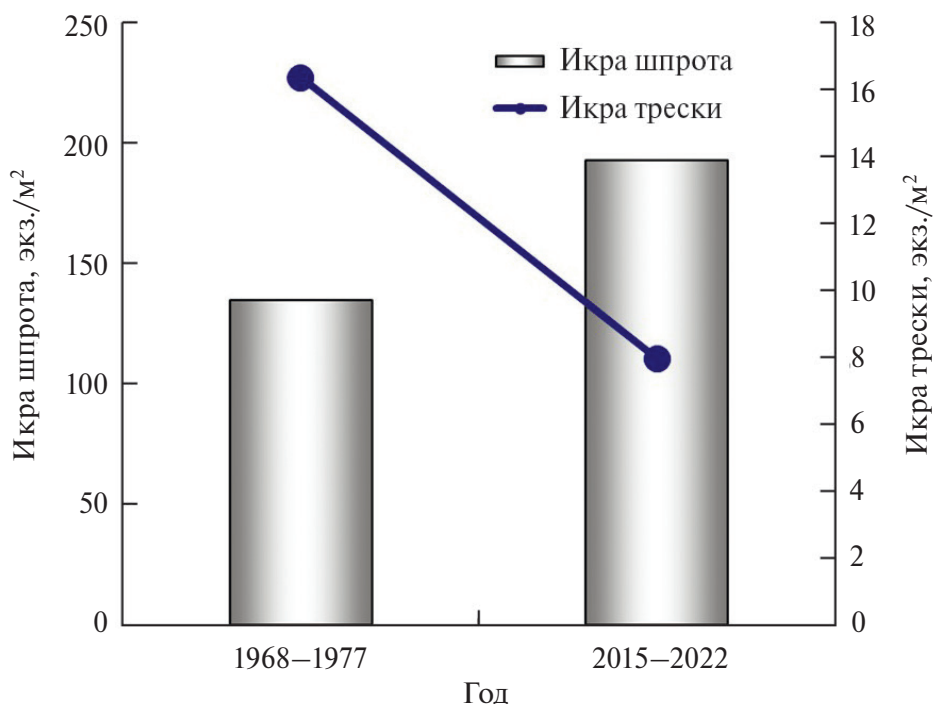


Рис. 5. Средняя численность икры шпрота и трески (экз./м<sup>2</sup>) в Гданьской впадине в 1968–1977 и 2015–2022 гг.

в противоположном направлении, в юго-западные районы, при развитии стагнационных процессов в восточных впадинах Балтийского моря.

Сопоставление современных оценок сезонной динамики численности выметанной икры трески и шпрота (а следовательно, и динамики нереста) с данными за 1968–1977 гг. (Грауман, 1980) показало, что пики нереста этих видов расходились как в прошлом, так и в настоящее время (рис. 4, 5). Однако важное различие заключалось в том, что в 1968–1977 гг. численность икры трески в мае–июне значительно превышала таковую в июле–августе. Напротив, численность икры шпрота была в среднем ниже в начале нерестового сезона (апрель–май), возрастая ближе к его концу (июнь–июль). Соответственно, в прошлом наиболее интенсивный нерест трески отмечался раньше пика нереста шпрота. В современный период пик численности икры шпрота сместился на весну (апрель–май). В то же время сезонный максимум численности икры трески имел противоположный тренд, сместившись на летние месяцы, что привело к более позднему нересту этого вида по сравнению со шпротом.

Сходные процессы были отмечены для европейского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) в Черном море: изменение температурного

режима в этом регионе привело к изменению фенологии размножения шпрота и сдвигу его массового нереста с зимнего на осенний гидрологический сезон (Климова и др., 2021).

Эти сезонные сдвиги в балтийском регионе были связаны с климатическими изменениями, которые привели к росту придонной температуры воды в глубоководных впадинах (Alheit et al., 2005). Кроме того, в состоянии популяции балтийской трески произошли значительные изменения. Уже в первых отечественных исследованиях (Токарева, 1967) было отмечено, что эта популяция включает две группировки: крупноразмерную, с пиком нереста в апреле–июне, и мелкоразмерную, с более поздним летним нерестом. Первая группировка доминировала в популяции балтийской трески на протяжении 1940–1980-х годов, в то время как вторая стала преобладающей в начале нового века (ICES, 2014). Согласно данным ИКЕС, в последние годы было отмечено уменьшение численности трески более крупных размеров и старших возрастов, а также уменьшение ее средней массы и размера.

Известно, что адаптация биосистем к условиям среды заключается в оптимизации разнообразия в различных направлениях: на популяционном (внутрипопуляционное фенотипическое

разнообразии) и ценотическом (число видов) уровнях, в зависимости от свойств видов и характеристик среды (Алещенко, Букварева, 2010). При крайне низком видовом богатстве пелагофильных рыб Балтийского моря наличие двух группировок в популяции балтийской трески, видимо, можно рассматривать как проявление внутривидового фенотипического разнообразия. Однако, несмотря на расхождение сроков нереста этих двух группировок, вертикальное расположение их нерестового биотопа оставалось неизменным в течение всего нерестового сезона, то есть было ниже галоклина (Грауман, 1984).

Напротив, репродуктивная стратегия балтийского шпрота заключалась в использовании различных нерестовых биотопов в ходе сезона размножения — верхнюю часть галоклина в начале нерестового сезона и поверхностный слой в конце весны — летом (Карасева, Иванович, 2010). Смещение пика размножения шпрота с мая—июля в 1968—1977 гг. на апрель—июнь 2015—2022 гг. в значительной степени происходило в связи с климатическими изменениями и ростом температуры воды. Это смещение снова привело к расхождению сроков массового нереста шпрота и трески, но теперь уже одновременно с ростом продолжительности нагульного периода для личинок и молоди шпрота, увеличивая шансы их выживания и появления многочисленного поколения.

В настоящее время величина запасов шпрота сохраняется на высоком уровне, что как правило определяется современным климатическим фоном, в частности, мягкими зимами и повышением температуры воздуха. Эти климатические факторы способствуют увеличению выживания икры и личинок шпрота (Амосова и др., 2022; Alheit et al., 2005).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам сектора Балтийского моря АтлантНИРО и сотрудникам лаборатории морской экологии Атлантического отделения ИО РАН, обеспечившим сбор обширного ихтиопланктонного материала в 2015—2022 гг.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Экспедиционные исследования на судах Атлантического филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и

океанографии (ВНИРО) и Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН выполнялись за счет бюджетов соответствующих институтов. Обработка проб ихтиопланктона и анализ данных поддержаны госбюджетной темой Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) № 076-00007-22-00, интерпретация данных финансировалась в рамках госзадания Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН № FMWE-2024-0021. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Этические нормы, под которыми понимается минимизация негативного воздействия на природную среду при сборе и обработке ихтиопланктона, были максимально соблюдены.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н.* Двухуровневая иерархическая модель оптимизации биологического разнообразия // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2010. № 1. С. 5—15.
- Амосова В.М., Зезера А.С., Голубкова Т.А.* Влияние факторов среды на величины запасов рыб в Балтийском море // Тр. ВНИРО. 2022. Т. 187. С. 110—127.
- Антонов А.Е.* Крупномасштабная изменчивость гидрологического режима Балтийского моря и ее влияние на промысел. Л.: Гидрометеоздат. 1987. 248 с.
- Грауман Г.Б.* Экологические особенности воспроизводства основных пелагофильных рыб в Балтийском море // Fisch.-Forsch. 1980. Т. 18. № 2. С. 77—81.
- Грауман Г.Б.* Ихтиопланктон // Очерки по биологической продуктивности Балтийского моря. М.: Управление делами Секретариата СЭВ. 1984. Т. 3. С. 259—456.
- Дубравин В.Ф., Капустина М.В., Кречик В.А.* Эволюции гидрохимических структур вод Балтийского моря // Изв. КГТУ. 2017. № 46. С. 24—33.
- Казанова И.И.* Определитель икры и личинок рыб Балтийского моря и его заливов // Тр. ВНИРО. 1954. Т. XXVI. С. 221—265.

- Карасева Е.М. Численность икры восточно-балтийской трески *Gadus morhua callarias* (Gadidae) в XX веке как показатель изменений состояния популяции // Вопр. ихтиологии. 2018. Т. 58. № 6. С. 699–709.
- Карасева Е.М., Ежова Е.Е., Кречик В.А. Влияние абиотических факторов среды на численность икры и личинок трески в Юго-Восточной Балтике в 2016 г. // Океанология. 2020. Т. 60. № 4. С. 729–739.
- Карасева Е.М., Иванович В.М. Вертикальное распределение икры и личинок балтийского шпрота *Sprattus sprattus balticus* (Clupeidae) в связи с сезонной и суточной изменчивостью // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 2. С. 240–250.
- Климова Т.Н., Вдодович И.В., Аннинский Б.Е. и др. Влияние некоторых абиотических и биотических факторов на нерест европейского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) в Черном море в ноябре 2016–2017 гг. // Океанология. 2021. Т. 61. № 1. С. 67–78.
- Кречик В.А., Капустина М.В., Дубравин В.Ф., Ежова Е.Е. Различия и изменчивость термохалинных и гидрохимических показателей вод придонного слоя Гданьской и Готландской впадин в 2015–2016 годах // Система Балтийского моря. М.: Научный мир. 2017. С. 109–121.
- Расс Т.С., Казанова И.И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М: Пищ. пром-ть. 1966. 42 с.
- Токарева Г.И. Динамика популяции балтийской трески в связи с особенностями ее биологии и промысла. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград. 1967. 23 с.
- Шкицкий В.А., Ноздрин Ю.П. К вопросу о суточных вертикальных миграциях балтийского шпрота (*Sprattus sprattus balticus*) // Тр. АтлантНИРО. 1969. Вып. 21. С. 133–139.
- Alheit J., Moellmann C., Dutz J. et al. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s // ICES J. Mar. Sci. 2005. V. 62. P. 1205–1215.
- Apstein C. Die Verbreitung der pelagischen Fischeier und Larven in der Beltsee und den angrenzenden Meeresteilen 1908/09 // Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 13. Abt. Kiel. 1911. S. 225–284.
- ICES. Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS). 3–10 April 2014, ICES HQ, Copenhagen, Denmark. 2014. ICES CM 2014 / ACOM:10. 919 p.
- Kändler R. Die Häufigkeit pelagischer Fischeier in der Ostsee als Masstab für die Zu- und Abnahme der Fischbestand // Kiel. Meeresforsch. 1949. № 6. P. 73–89.
- Köster F.W., Huver B., Hinrichsen H.-H. et al. Eastern Baltic cod recruitment revisited – dynamics and impacting factors // ICES J. Mar. Sci. 2017. V. 74. № 1. P. 3–19.
- Mankowski W. Badania makroplanktonu południowego Baltiku w latach 1952–1955 // Prace MIR w Gdyni. 1959. № 10/A. P. 69–131.
- Mohrholz V., Naumann M., Nausch G. et al. Fresh oxygen for the Baltic Sea – an exceptional saline inflow after a decade of stagnation // J. Mar. Syst. 2015. V. 148. P. 152–166.
- Voss R., Clemmesen C., Baumann H., Hinrichsen H.-H. Baltic sprat larvae: coupling food availability, larval condition and survival // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2006. V. 308. P. 243–254.

## Long-Term Changes in the Seasonal and Interannual Dynamics of the Abundance of Eggs of Common Pelagophilic Fish Species in the Gdansk Deep of the Baltic Sea

E. M. Karaseva<sup>a</sup>, E. E. Ezhova<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Atlantic Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (AtlantNIRO), Kaliningrad, 236022 Russia

<sup>b</sup>Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences (IO RAS), Moscow, 117997 Russia

The abundance of eggs of the Baltic cod *Gadus morhua* Linnaeus, 1758 and the Baltic sprat *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) in the Gdansk Deep of the Baltic Sea was estimated from data for March–August 2015–2022. The estimates were compared with historical data for 1968–1977. In the modern period, the average sprat egg abundance increased one and a half times from 134.7 to 192.6 eggs/m<sup>2</sup>, and the spawning peak shifted to earlier dates, from May–July 1968–1977 to April–June 2015–2022. The average cod egg abundance decreased by half from 16.3 to 8.0 eggs/m<sup>2</sup>, and the spawning shifted a month later, from May–June to June–July, which is apparently related to climate change.

**Keywords:** ichthyoplankton, Gdansk Deep, cod and sprat eggs, seasonal and interdecadal variability, abundance

УДК 582.26:581.4

## НОВЫЙ ДЛЯ МОРЕЙ РОССИИ ВИД ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ *THALASSIOSIRA TEALATA* TAKANO, 1980 (BACILLARIOPHYTA)

© 2024 г. М. А. Шульгина<sup>1,\*</sup> (ORCID: 0000-0002-4744-9230),  
Д. И. Качур<sup>1</sup> (ORCID: 0009-0004-9612-2391)

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

\*e-mail: annekee@mail.ru

Поступила в редакцию 17.07.2023 г.

После доработки 09.10.2023 г.

Принята к публикации 15.10.2023 г.

В результате исследования фитопланктона прибрежных вод зал. Петра Великого Японского моря с помощью сканирующего электронного микроскопа была идентифицирована диатомовая водоросль *Thalassiosira tealata* Takano, 1980, впервые отмеченная в морях России. Получены штамм *T. tealata* и нуклеотидная последовательность гена 18S рДНК, используемая для молекулярно-генетического анализа. Приведено детальное описание вида, дополненное микрофотографиями и данными по его распределению.

**Ключевые слова:** диатомовые водоросли, *Thalassiosira tealata*, сканирующая электронная микроскопия, морфология, филогения

DOI: 10.31857/S0134347524010051

Несмотря на продолжительную историю изучения фитопланктона дальневосточных морей России, современные сведения о его видовом составе не могут считаться окончательными. Для Мирового океана в литературных источниках существует информация о более чем 200 видах *Thalassiosira* Cleve, 1873, тогда как в Японском море зарегистрировано лишь 36 видов этого рода (Шевченко, Шульгина, 2020; Guiry, Guiry, 2023). Род является одним из самых больших и трудных в идентификации среди диатомовых водорослей, в том числе из-за наличия большого количества мелкоразмерных представителей. Одним из таких видов является *Thalassiosira tealata* Takano, 1980, размер клеток которого составляет 5–12 мкм (Bérard-Therriault et al., 1987; Park et al., 2016). Согласно данным литературы, *T. tealata* является обитателем теплых прибрежных вод Тихого океана (Takano, 1995). Идентификация новых видов необходима для точной оценки биоразнообразия диатомовых водорослей в морях России.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор проб фитопланктона на станциях в бухтах Житкова и Парис (северо-западная часть о-ва Русский) проводили в рамках мониторинговых исследований в 2020 г. Пробы воды собирали с горизонта 0.5 м при помощи 5-литрового батометра Нискина два раза в месяц круглогодично, всего было отобрано 27 проб. Температуру и соленость поверхностного слоя воды измеряли с помощью многопараметрического зонда HORIBA U-52G (HORIBA Advanced Techno Co, Япония). Наряду с рутинными исследованиями, неидентифицированные клетки рода *Thalassiosira* изолировали из свежей пробы воды под световым инвертированным микроскопом (СМ) Carl Zeiss AxioVert.A1 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Germany) (Andersen, 2005). Подробно метод выделения описан ранее (Schevchenko et al., 2022). Изучение морфологии панцирей *Thalassiosira* проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа Carl Zeiss Sigma 300 (СЭМ) (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Jena, Германия), материал готовили

по стандартной методике (Truby, 1997). Культуральный штамм *T. tealata* поддерживается в ресурсной коллекции Центра коллективного пользования “Морской биобанк” (<http://marbank.dvo.ru/index.php/ru/>).

Для получения тотальной ДНК из образцов *Thalassiosira* использовали набор ДНК-экстрактан-2 (ООО “Синтол”). С помощью праймеров SSU\_F (5'-KACCTGGTTGATCCTGCCAGT-3') и SSU\_R (5'-TCACCTACGGAAACCTTGT-3') (Li et al., 2018) был амплифицирован фрагмент, фланкирующий консервативные домены 18S рДНК (далее 18S).

Реакционная смесь для ПЦР объемом 19 мкл включала 10 мкл AmpliTaq Gold 360 Master

Mix, 0.5 мкл Enhancer (Thermo Fisher Scientific), 1 мкл раствора тотальной ДНК, по 0.12 мкл (0.048 мМ) прямого и обратного праймеров и деионизированную воду до конечного объема. Термический алгоритм ПЦР, визуализация и очистка ампликонов, а также методика секвенирования и первичной обработки данных описаны ранее (Shevchenko et al., 2019).

Для филогенетического анализа в качестве референсной базы были привлечены последовательности *Thalassiosira*, *Conticribr*a и *Skeletonema* из ГенБанк (табл. 1).

Конечная матрица для анализа состояла из 20 последовательностей от девяти видов *Thalassiosira* (включая одну последовательность,

**Таблица 1.** Информация об образцах, использованных в филогенетическом анализе для идентификации микроводорослей рода *Thalassiosira* по маркеру 18S

№	Вид	Название образца	Номер доступа в ГенБанке	Место сбора материала
1	<i>Skeletonema grethae</i>	—	AY684949	Тихий океан
2	<i>S. costatum</i>	CCAP1077/3	AY684941	—
3	<i>Conticribr</i> a <i>weissflogii</i>	L1296	DQ514889	—
4	<i>C. weissflogii</i>	CCMP1010	DQ514879	Гольфстрим, Атлантический океан
5	<i>C. guillardii</i>	CCMP988	DQ514875	Северная Атлантика
6	<i>C. guillardii</i>	CC03-04	DQ514869	Клэм-Крик, Джорджия, США
7	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	CCMP1335	AY485452	—
8	<i>T. profunda</i>	—	AM235383	—
9	<i>T. curviseriata</i>	—	AJ810859	—
10	<i>T. minima</i>	RCC2265	JN934676	Северный Ледовитый океан
11	<i>T. minima</i>	CCMP990	DQ514876	—
12	<i>T. concaviuscula</i>	—	AJ810857	—
13	<i>T. nordenskioldii</i>	CCMP 997	DQ093365	—
14	<i>T. nordenskioldii</i>	FB02-19	DQ514886	Залив Сан-Франциско, Калифорния, США
15	<i>T. tumida</i>	CCMP1469	DQ514883	Мак-Мердо, Южный океан
16	<i>T. tumida</i>	CCMP 1465	DQ093368	—
17	<i>T. tumida</i>	LA09-20	DQ514890	Пролив Дрейка, Южный океан
18	<i>T. minuscula</i>	CCMP1093	DQ514882	Тихий океан, Ла Джолла, Калифорния, США
19	<i>T. minuscula</i>	FB02-31	DQ514887	Зал. Сан-Франциско, Калифорния, США
20	<i>T. tealata</i>	ThZh031120-2	OR735490	Б. Житкова, о-в Русский, Японское море



полученную в данной работе), двух видов *Conticribra*, а также *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873 и *S. grethae* Zingone, Sarno, 2005 в качестве внешней группы. Выравнивание нуклеотидных последовательностей и метод подбора оптимальной модели нуклеотидных замещений описаны в работе Шевченко с соавторами (Shevchenko et al., 2019). Длина матрицы после выравнивания составила 1716 п.о., длина полученной последовательности – 374 п.о.

Реконструкция филогенетических деревьев по методам MP, ML и NJ была выполнена в программной среде R 4.3.1 (R Core Team, 2023) с набором соответствующих функций (Shevchenko et al., 2019). Реконструкция деревьев по методу BI была выполнена в программе MrBayes 3.2.7a (Ronquist et al., 2012) на основе 1 000 000 поколений с двумя запусками четырех параллельных цепей Маркова с частотой выборки 1 на 100 поколений. Топология BI была принята как основная ввиду наиболее полного разрешения узлов.

Средние внутривидовые и межвидовые генетические расстояния с учетом коррекции по модели нуклеотидных замещений НКY+G были рассчитаны в программе MEGA X (Tamura et al., 2013).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение полевого материала и клеток штамма ThZh031120-2 с помощью СЭМ позволило идентифицировать и составить детальное таксономическое описание нового для флоры морей России вида *T. tealata*.

Отдел BACILLARIOPHYTA

Класс MEDIOPHYCEAE

Порядок THALASSIOSIRALES

Семейство Thalassiosiraceae

*Thalassiosira tealata* Takano, 1980

### СМ

Клетки в культуре образуют короткие цепочки, соединенные одним тонким тяжом, иногда одиночные (рис. 1а).

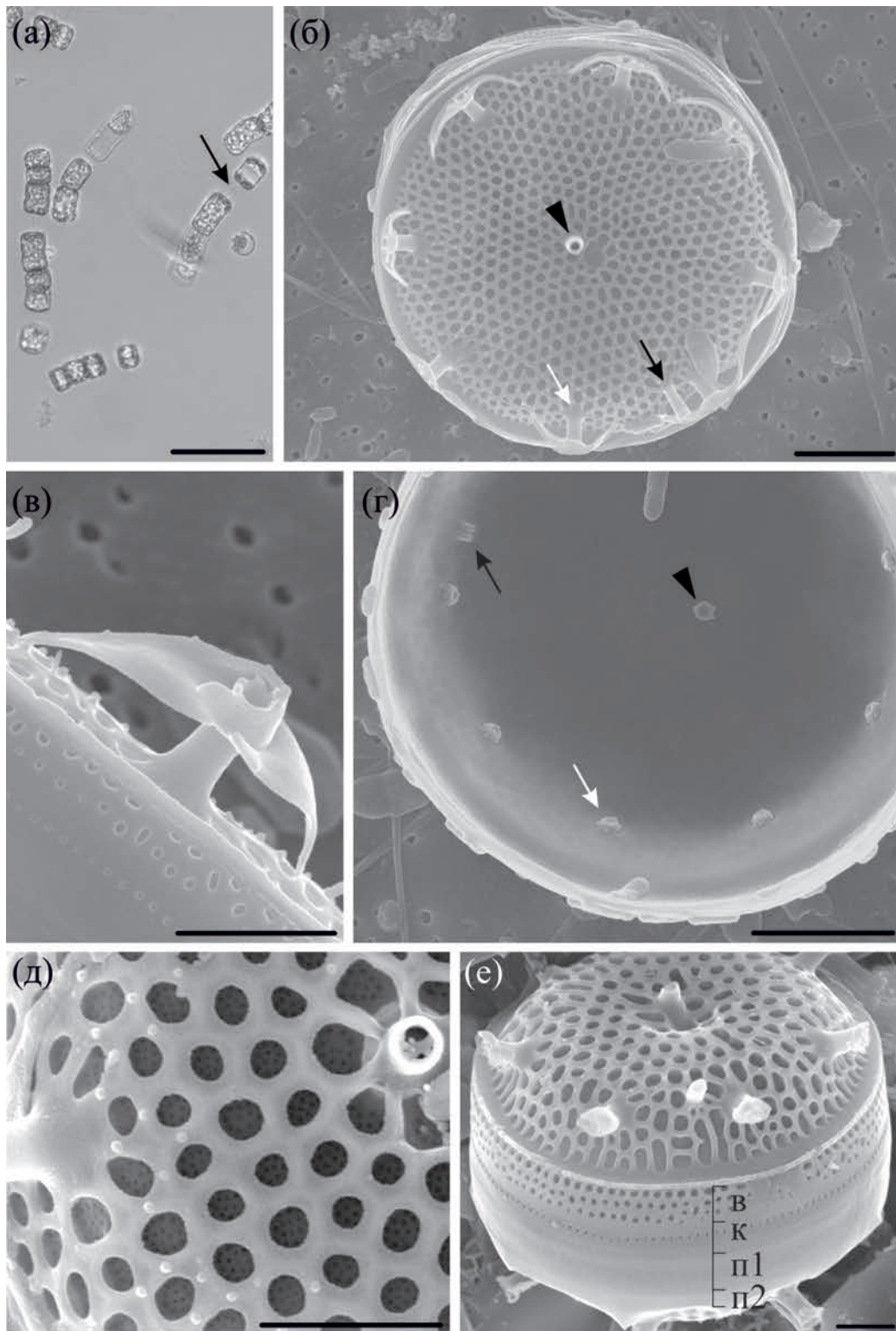
Панцирь цилиндрический, с пояса с закругленными углами, высотой 3–9 мкм ( $n = 50$ ). Створки слегка выпуклые, с углублением в центре, 4.8–12 мкм в диаметре ( $n = 56$ ).

### СЭМ

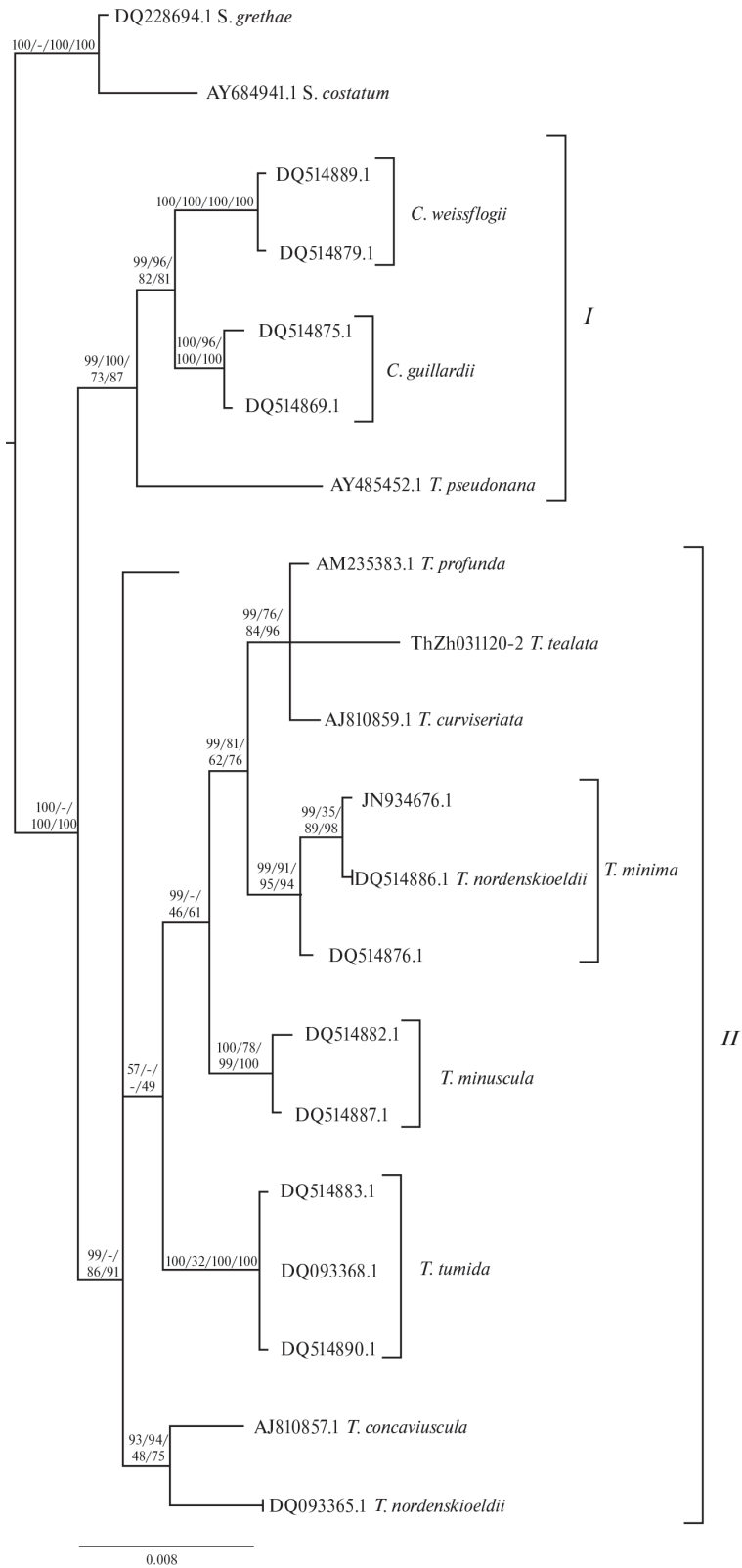
На створке ареолы расположены в радиальных рядах, 33–40 в 10 мкм ( $n = 35$ ). Близ края створки ареолы переходят в тангенциальные ряды. Форамены ареол от округлых до вытянутых (рис. 1б). В центре створки, рядом с центральной ареолой, размер которой в 1.5–2 раза больше, чем остальных ареол, один центральный вырост с опорами, наружная часть его в виде короткой трубки (рис. 1б) ( $n = 35$ ). На границе с загибом створки кольцо равномерно расположенных краевых выростов с опорами, 4–5 в 10 мкм (4–12 на створке) ( $n = 35$ ). Выросты в виде цилиндрических полых трубок, оканчивающихся на вершине двумя противоположно направленными крыловидными отростками, расположенными параллельно краю створки, утончающиеся кончики которых загибаются к наружной поверхности створки (рис. 1б, 1в). Ближе к центру от кольца краевых выростов с опорами, вблизи одного из них, находится двугубый вырост. Наружная трубка его немного (в 1.3–1.5 раза) тоньше краевых выростов с опорами (рис. 1) ( $n = 35$ ). Загиб створки высокий, со структурой из 1–2 рядов вытянутых ареол, продолжающихся со створки, и гиалиновым полем. На внутренней поверхности створки центральный вырост с опорами в виде короткой трубки, окруженной тремя сателлитными порами; трубки краевых выростов с опорами короткие, с 4 сателлитными порами; двугубый вырост в виде щели, направленной радиально (рис. 1г) ( $n = 35$ ). Крибрум занимает центральную часть ареолы, с 20–22 крибральными порами в 1 мкм, расположенными в прямых и косо пересекающихся рядах (рис. 1). Цингулюм (поясковый ободок) состоит из открытых лигулятных элементов и включает вальвокопулу с тремя рядами округлых пор, 55–58 в 10 мкм; копулу с одним рядом более мелких пор, 75–77 в 10 мкм, и бесструктурные плевры (рис. 1е) ( $n = 35$ ).

### Распространение

Тихий океан: Внутреннее Японское море (Takano, 1980), зал. Калифорния (Hernández-Becerril, Tapia Peña, 1995), зал. Теуантепек (Aké-Castillo et al., 1999), прибрежные воды Кореи (Park et al., 2016), Южно-Китайское и Восточно-Китайское моря (Li et al., 2013, 2014).



**Рис. 1.** *Thalassiosira tealata*. а – клетки объединены в цепочки (стрелкой указан тяж); б – общий вид створки (короткой стрелкой указан центральный вырост с опорами, белой стрелкой указан краевой вырост с опорами, черной стрелкой – двугубый вырост); в – краевой вырост с опорами; г – внутренняя часть створки (короткой стрелкой указан центральный вырост с опорами, окруженный тремя сателлитными порами; белой стрелкой указан краевой вырост с опорами, окруженный четырьмя сателлитными порами; черной стрелкой – двугубый вырост); д – часть створки, показывающая крибрум; е – поясковая зона, в – вальвокопула, к – копула, П1 и П2 – плевры; а – СМ, б–е – СЭМ. Масштаб: а – 20 мкм, б, в, д, е – 1 мкм, г – 2 мкм.



**Рис. 2.** Укорененное ВI-дерево, показывающее филогенетические отношения между видами рода *Thalassiosira*. Реконструкция дерева основана на последовательностях 18S рДНК с использованием алгоритмов ВI, NJ, MP и ML. Значения в узлах представлены процентной оценкой устойчивости топологии из 1000 повторений непараметрического бутстреп-теста соответственно для NJ, MP, ML и процентными значениями апостериорных вероятностей узлов для ВI. Цифрами I и II отмечены две филогруппы.

Атлантический океан: Северное море (Hoppenrath et al., 2007), зал. Шалёп (Bérard-Therriault et al., 1987). Встречается также в оз. Креран (Великобритания) (Harris et al., 1995). В бухтах Парис и Житкова вид редко был отмечен в июле и сентябре–ноябре ( $t_{\text{воды}} = 9\text{--}18^\circ\text{C}$ ,  $S = 32\text{‰}$ ).

При построении филогенетического дерева на основе топологии В1 рассматриваемые последовательности сформировали две филогруппы (рис. 2): первая филогруппа включает в себя вид *T. pseudonana* Hasle et Heimdal, 1970 (который занимает базальное положение), а также представителей рода *Conticribra*, формирующих две монофилетические клады с высокими поддержками; вторая филогруппа объединяет остальные виды рода *Thalassiosira*.

Данное разделение имеет высокие поддержки по методам построения В1, МР, МL; по методу NJ разделение не поддержано.

Во второй филогруппе (рис. 2) в базальном положении находится группа из последовательностей AJ810857.1 *T. concaviuscula* Makarova, 1978 и DQ093365.1 *T. nordenskioldii* Cleve, 1873 (поддержка по методу МР менее 50%), при этом другая последовательность DQ514886.1 *T. nordenskioldii* располагается в монофилетической кладе вида *T. minima* Gaarder, 1951 (поддержка по методу NJ менее 50%). Таким образом, последовательности *T. nordenskioldii* не формируют общую кладу, из-за чего у данного вида на нашем филогенетическом дереве прослеживается парафилия. Виды *T. tumida* (Janisch) Hasle, 1971 и *T. minuscula* Krasske, 1941 формируют отдельные монофилетические клады, в основном, с высокими поддержками (поддержка *T. tumida* по методу NJ менее 50%). Полученная в настоящем исследовании последовательность *T. tealata* находится в хорошо поддержанной группе с видами *T. profunda* (Hendey) Hasle, 1973 и *T. curviseriata* Takano, 1983. Ветви видов в данной группе формируются из одного узла, что является политомией.

Анализ генетических расстояний показал, что среднее межвидовое расстояние рода *Thalassiosira*, *Conticribra* и *Skeletonema* составило  $0.041 \pm 0.017^1$  (табл. 2).

<sup>1</sup> Стандартное отклонение.

Межвидовое генетическое расстояние между *T. tealata* и *T. profunda*, а также между *T. tealata* и *T. curviseriata* было одинаковым и составило 0.028.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ оригинальных данных показал, что морфологические признаки исследованных нами клеток *Thalassiosira* соответствуют первоописанию вида *T. tealata* и согласуются с данными других исследователей (Takano, 1980; Bérard-Therriault et al., 1987; Park et al., 2016). Морфологически *T. tealata* сходен с *T. curviseriata* по наличию крыловидных отростков у краевых выростов с опорами. Однако они имеют ряд морфологических отличий. У *T. curviseriata* крыловидные отростки вытянуты вверх, отходят из середины выроста с опорами и часто расходятся на 2–3 ветви (Takano, 1981). У *T. tealata* крыловидные отростки отходят от концов краевых выростов с опорами, их тонкие кончики упираются в поверхность створки (Takano, 1980) (рис. 1). Для *T. curviseriata* характерно наличие 1–2 центральных выростов с опорами, смещенных от центра створки, тогда как у *T. tealata* отмечено наличие одного центрального выроста с опорами. Также различается количество ареол в 10 мкм: у *T. tealata* их 30–40, у *T. curviseriata* – до 30 (Hoppenrath et al., 2007; Li et al., 2013).

Проведенный молекулярно-генетический анализ по маркеру 18S показал отличия полученной последовательности от остальных последовательностей рода *Thalassiosira*, привлеченных из ГенБанка. Положение видов, привлеченных из литературных данных, на нашем филогенетическом дереве было идентично положению этих же видов на филогенетических деревьях других авторов (Kaczmarek et al., 2006; Alverson et al., 2007; Hoppenrath et al., 2007; Balzano et al., 2016; Li et al., 2018).

Выделенная нами культура вида *T. tealata* по морфологическим и филогенетическим параметрам наиболее близка к видам *T. curviseriata* и *T. profunda*. В литературе уже отмечали сходство строения *T. tealata* и *T. curviseriata* (Hoppenrath et al., 2007), из-за чего авторы описали их как видовую группу *T. tealata/T. curviseriata*, но добавили, что более сложные молекулярно-генетические методы, например флуоресцентные

Таблица 2. Генетические расстояния видов рода *Thalassiosira*, двух видов *Coniticribra* и двух видов *Skeletonema* по генетическому маркеру 18S, скорректированные по модели HKY+G

№	Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	<i>Thalassiosira tealata</i>	н/р												
2	<i>T. profunda</i>	0.028	н/р											
3	<i>T. curviseriata</i>	0.028	0.002	н/р										
4	<i>T. minima</i>	0.038	0.016	0.016	0									
5	<i>T. concaviuscula</i>	0.041	0.025	0.026	0.021	н/р								
6	<i>T. nordenskioldii</i>	0.051	0.021	0.021	0.013	0.023	0.03							
7	<i>T. minuscula</i>	0.054	0.016	0.016	0.018	0.024	0.022	0						
8	<i>T. tumida</i>	0.066	0.025	0.026	0.026	0.025	0.028	0.018	0					
9	<i>Coniticribra guillardii</i>	0.07	0.044	0.044	0.042	0.043	0.043	0.039	0.04	0				
10	<i>C. weissflogii</i>	0.074	0.046	0.046	0.042	0.044	0.044	0.041	0.038	0.02	0			
11	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	0.074	0.052	0.053	0.05	0.047	0.051	0.047	0.052	0.04	0.044	н/р		
12	<i>Skeletonema grethae</i>	0.066	0.047	0.048	0.042	0.05	0.049	0.05	0.052	0.054	0.048	0.062	н/р	
13	<i>S. costatum</i>	0.074	0.052	0.053	0.047	0.055	0.055	0.055	0.058	0.059	0.053	0.067	0.004	н/р

Примечание. По диагонали даны значения внутри групп, по вертикали – значения между группами. Н/р – не рассчитано.

микрочипы ДНК (Metfies, Medlin, 2004), помогут в работе с этими таксонами. Тем не менее мы можем говорить, что *T. tealata* отличается от упомянутых выше видов по тем же значениям дивергенции (> 0.02) и характеру ветвления на филогенетическом дереве. К сожалению, наша филогенетическая реконструкция была сильно ограничена из-за недостатка таксономических данных в ГенБанке.

Таким образом, для будущей работы с *T. tealata* необходимы молекулярно-генетические методы. Для более точных результатов стоит обратить внимание на другие молекулярные маркёры или более сложные методы, такие как отмеченные выше флуоресцентные микрочипы или зонды ДНК.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично выполнена в Центре коллективного пользования “Приморский океанариум” ННЦМБ ДВО РАН (г. Владивосток).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Шевченко О.Г., Шульгина М.А. Роды *Thalassiosira* и *Shionodiscus* (Bacillariophyta) в Японском море // Бот. журн. 2020. Т. 105. № 10. С. 939–949.
- Aké-Castillo J.A., Hernández-Becerril D.U., Meave del Castillo M.E. Species of the genus *Thalassiosira* (Bacillariophyceae) from the Gulf of Tehuantepec, Mexico // Bot. Mar. 1999. V. 42. P. 487–503.
- Alverson A.J., Jansen R.K., Theriot E.C. Bridging the Rubicon: Phylogenetic analysis reveals repeated colonization of marine and fresh waters by thalassiosiroid diatoms // Mol. Phylogenet. Evol. 2007. V. 45. P. 193–210.
- Andersen R.A. Algal culturing techniques. London: Elsevier Academic Press. 2005. 578 p.
- Balzano S., Percopo I., Siano R. et al. Morphological and genetic diversity of Beaufort Sea diatoms with high contributions from the *Chaetoceros neogracilis* species complex // J. Phycol. 2016. V. 53. P. 161–187.
- Bérard-Therriault L., Cardinal A., Poulin M. Les diatomées (Bacillariophyceae) benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 8. Centrales // Nat. Can. 1987. № 114. P. 81–103.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2023. Algaebase. <http://www.algaebase.org>. Accessed 15 June 2023.
- Harris A.S.D., Medlin L.K., Lewis J., Jones K.J. *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) from a Scottish sea-loch // Eur. J. Phycol. 1995. V. 30. P. 117–131.
- Hernández-Becerril D.U., Tapia Peña M.I. Planktonic diatoms from the Gulf of California and coasts off Baja California: species of the genus *Thalassiosira* // Bot. Mar. 1995. V. 38. P. 543–555.
- Hoppenrath M., Beszteri B., Drebes G. et al. *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae, Thalassiosirales) in the North Sea at Helgoland (German Bight) and Sylt (North Frisian Wadden Sea) – a first approach to assessing diversity // Eur. J. Phycol. 2007. V. 42. P. 271–288.
- Kaczmarek I., Beaton M., Benoit A.C., Medlin L.K. Molecular phylogeny of selected members of the order Thalassiosirales (Bacillariophyta) and evolution of the fultoportula // J. Phycol. 2006. V. 42. P. 121–138.
- Li Y., Zhao Q., Lü S. The genus *Thalassiosira* off the Guangdong coast, South China Sea // Bot. Mar. 2013. V. 56. № 1. P. 83–110.
- Li Y., Zhao Q., Lü S. Taxonomy and species diversity of the diatom genus *Thalassiosira* (Bacillariophyceae) in Zhejiang coastal waters, the East China Sea // Nova Hedwigia. 2014. V. 99. № 3–4. P. 373–402.
- Li Y., Guo Y.Q., Guo X.H. Morphology and molecular phylogeny of *Thalassiosira sinica* sp. nov. (Bacillariophyta) with delicate areolae and fultoportulae pattern // Eur. J. Phycol. 2018. V. 53. P. 122–134.
- Metfies K., Medlin L.K. DNA microchips for phytoplankton: The fluorescent wave of the future // Nov. Hedwig. 2004. V. 79 P. 321–327.
- Park J.S., Jung S.W., Lee S.D. et al. Species diversity of the genus *Thalassiosira* (Thalassiosirales, Bacillariophyta) in South Korea and its biogeographical distribution in the world // Phycol. 2016. V. 55. № 4. P. 403–423.

- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Syst. Biol. 2012. V. 61. P. 539–542.
- Shevchenko O.G., Ponomareva A.A., Turanov S.V., Dutova D.I. Morphological and genetic variability of *Skeletonema dohrnii* and *Skeletonema japonicum* (Bacillariophyta) from the northwestern Sea of Japan // Phycol. 2019. V. 58. P. 95–107.
- Shevchenko O.G., Shulgina M.A., Turanov S.V. Morphological variability and genetic analysis of *Thalassiosira tenera* (Bacillariophyta), a dominant phytoplankton species from the northwestern Sea of Japan // Phycol. 2022. V. 61. № 2. P. 132–145.
- Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters. V. *Thalassiosira tealata* sp. nov. // Bull. Tokai Reg. Res. Lab. 1980. № 103. P. 55–63.
- Takano H. New and rare diatoms from Japanese marine waters. VI. Three new species in Thalassiosiraceae // Bull. Tokai Reg. Res. Lab. 1981. № 105. P. 31–43.
- Takano H. *Thalassiosira tealata* Takano, common in summer at the coastal Pacific waters in Japan // Diatom. 1995. № 11. P. 73–74.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. P. 2725–2729.
- Truby E.W. Preparation of single-celled marine dinoflagellates for electron microscopy // Microsc. Res. Tech. 1997. V. 36. P. 337–340.

## ***Thalassiosira tealata* Takano, 1980 (Bacillariophyta), a Species of Diatoms New to the Seas of Russia**

**M. A. Shulgina<sup>a</sup>, D. I. Kachur<sup>a</sup>**

<sup>a</sup>*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*

The diatom *Thalassiosira tealata* Takano, 1980 was identified using a scanning electron microscope, as a result of the study of phytoplankton in coastal waters of the Peter the Great Gulf, Sea of Japan, and first noted in the seas of Russia. The *T. tealata* strain and the nucleotide sequence of the 18S rDNA gene used for molecular genetic analysis were obtained. A detailed description of the species is provided, supplemented by microphotographs and data on its distribution.

**Keywords:** diatoms, *Thalassiosira tealata*, scanning electron microscopy, morphology, phylogeny

УДК 581.526.323(477.75)

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ *DASYA HUTCHINSIAE* HARVEY, 1833 (CERAMIALES, RHODOPHYTA) В СЕВЕРНОМ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ

© 2024 г. С. Е. Садогурский<sup>1</sup>, \* (ORCID: 0000-0002-5374-9838),  
Т. В. Белич<sup>1</sup> (ORCID: 0000-0002-8326-7442),  
С. А. Садогурская<sup>1</sup> (ORCID: 0000-0002-2327-9484)

<sup>1</sup>Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Ялта, 298648 Россия

\*e-mail: ssadogurskij@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.07.2023 г.

После доработки 28.10.2023 г.

Принята к публикации 30.10.2023 г.

Для флоры территориально-аквального заповедника “Мыс Мартыян” и гидрботанического района Черного моря “Южный берег Крыма” впервые указан вид *Dasya hutchinsiae* Harvey. Уточнены и проиллюстрированы его диагностические признаки. Показано, что ныне в Северном Причерноморье известно четыре локалитета *D. hutchinsiae* в четырех гидрботанических районах, в том числе три непосредственно у берегов Крыма. Редкость вида может быть обусловлена его принадлежностью к категории пульсирующих элементов региональной флоры.

**Ключевые слова:** Черное море, Крым, *Dasya hutchinsiae*, диагноз, распространение

**DOI:** 10.31857/S0134347524010068

Черное море – внутриматериковый солоноватоводный меромиктический водоем, относящийся к Средиземноморскому бассейну Атлантического океана (Иванов, Белокопытов..., 2011). Специфика гидрологического режима обуславливает особенности состава черноморской биоты, в том числе макрофлоры, которая является обедненным вариантом средиземноморской. В прибрежных водах Черного моря (в совокупности с Азовским морем) выделено 15 гидрботанических районов (ГБР) (Калугина-Гутник, 1975). Они различаются уровнем и структурой фиторазнообразия, для изучения которого важны мониторинговые стационары, функционирующие при исследовательских центрах и в заповедниках. К таковым относятся и заповедник “Мыс Мартыян” (с 1973 г. – государственный природный заповедник, с 2015 г. – региональный природный парк). Он расположен на Южном берегу Крыма (ЮБК), где в водах одноименного наиболее богатого видами ГБР сохранились биотопы средиземноморского типа. Среди территориально-аквальных заповедников Крыма “Мыс Мартыян” занимает второе место по уровню разнообразия

и первое по степени раритетности морской макрофитобиоты (Sadogurskiy et al., 2019). Его прибрежно-морская акватория является одной из наиболее изученных в Северном Причерноморье, которое охватывает береговую зону моря от устья Дуная до Анапы – Сочи (Кузык, Яковец, 2008) и включает одиннадцать ГБР (рис. 1).

Но и в ней нередки флористические находки, научное значение которых выходит за рамки локального (Sadogurskaya et al., 2017; Sadogurskiy et al., 2023).

Исследования выполнены в заповеднике “Мыс Мартыян” (44°30'14.7" N 34°13'59.0" E) 22.06.2023 и 02.07.2023 в интервале глубин 0–8 м при температуре воды 21.9–22.3 °С. Временные препараты водорослей изучали с использованием светового микроскопа Leica DM2500, для фотосъемки применяли камеру Flexacam C1; подводную фотофиксацию осуществляли камерой Olympus TG-6. Номенклатура и таксономия макрофитов даны по “AlgaeBase” (Guiry, Guiry, 2023).

В ходе исследований выявлен ранее не отмеченный в акватории заповедника вид *Dasya hutchinsiae* Harvey – дазия Хатчинса (Ceramiales Nägeli, Delesseriaceae Bory). Несколько экземпляров





**Рис. 1.** Гидробиотическое районирование прибрежно-морских вод и локалитеты *Dasya hutchinsiae* Harvey в Северном Причерноморье (по: Калугина-Гутник, 1975). ГБР: 1 – Одесский берег, 2 – Филлофорное поле Зернова, 3 – Егорлыцко–Тендровско–Джарылгачско–Перекопский р-н, 4 – Каркинитский залив, 5 – Тарханкутско–Севастопольский р-н, 6 – Севастопольская бухта, 7 – Южный берег Крыма, 8 – Прикерченский р-н, 9 – Новороссийская бухта, 10 – Северо-Восточный берег, 16 – Азовское море (11–15 – не относятся к Северному Причерноморью). Локалитеты *D. hutchinsiae*: I – по: Калугина-Гутник (1974, 1975); II – по: Евстигнеева, Танковская (2010); III – по: Теубова (2010); IV – собственные сборы у Южного берега Крыма в акватории заповедника “Мыс Мартыан” (2023 г.).

обнаружены на глубине 4.0–4.5 м в 30 м от берега в эпифитоне на талломах *Cladostephus hirsutus* (Linnaeus) Boudouresque et M. Perret-Boudouresque ex Heesch et al. и представителей рода *Cystoseira sensu lato*.

Найденные талломы *D. hutchinsiae* почти сферической формы, диаметром 5–6 (8) см, коричневато-красноватые с характерной оптически более плотной крапчатостью по периферии (рис. 2а, 2б), обусловленной наличием апикальных густых кистевидных пучков из близкорасположенных моносифонных веточек (см. рис. 3а, 3б).

Главная ось не выражена; основные ветви, отходящие от нижней части таллома, примерно равной длины. Ветвление беспорядочное, в средней и верхней частях талломов преимущественно спиральное (рис. 3а). Основные ветви толщиной 450–550 мкм у оснований талломов и 90–150 мкм в разветвлениях последнего порядка имеют отчетливо членистую структуру (рис. 3б); длина члеников в 1.5–2 раза превышает толщину. Периферических клеток пять. Основные ветви в верхних частях без корового

слоя, ниже покрыты кортикальными нитями, образованными узкими продолговатыми клетками. Коровый слой редкий, к основанию таллома становится гуще, но не сплошной (рис. 3в). Моносифонные веточки, разветвленные дихотомически до 5–6 раз, отходят от каждого членика основных ветвей поочередно. Они образованы клетками шириной 30–40 мкм с толстыми оболочками; длина клеток в 3–5 раз (к дистальным концам до 7) превышает толщину. Тетраспорангиальные стихидии конические или узкоконические, длиной 300–450 мкм и шириной 40–60 мкм, на 1–2(3)-клеточной ножке, оканчиваются волоском из 1–4 вытянутых стерильных клеток (рис. 3г). Цистокарпы не обнаружены.

Таким образом, экземпляры *D. hutchinsiae*, найденные в заповеднике “Мыс Мартыан” (ГБР № 7 “ЮБК”), обликом и структурой талломов, характером ветвления и кортикации, морфологией и морфометрией полисифонных и моносифонных ветвей, а также тетраспорангиальных стихидиев отвечают ключевым диагностическим признакам

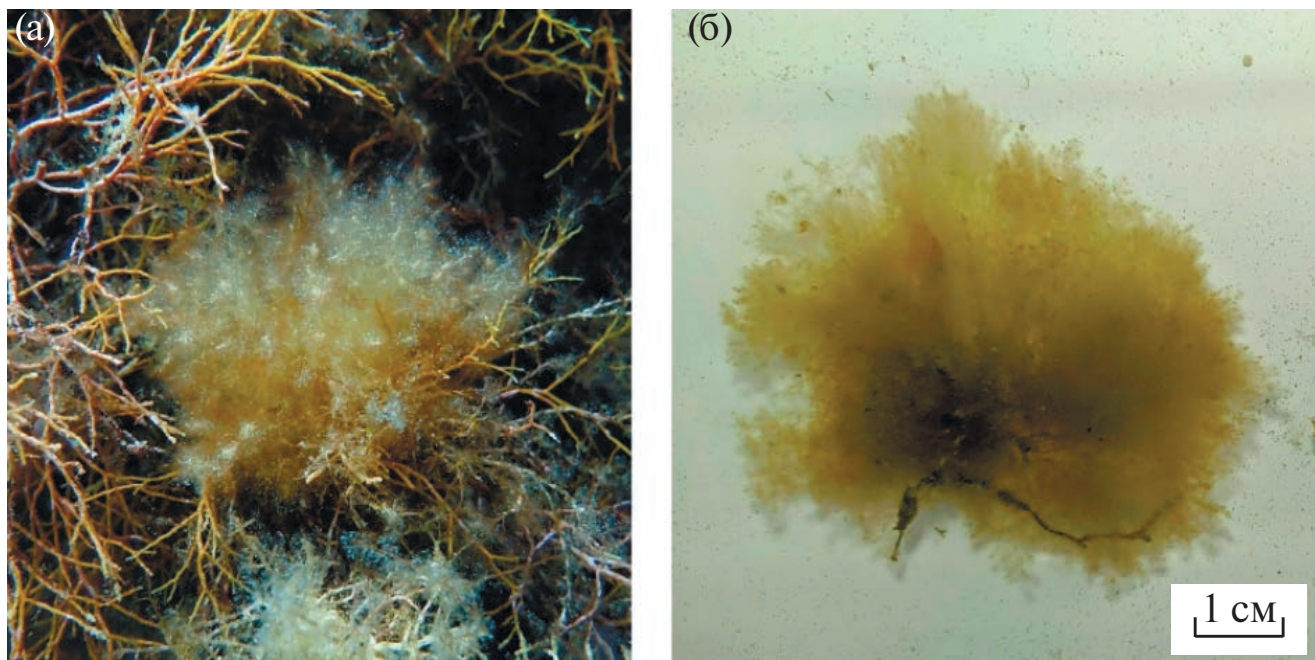


Рис. 2. Общий вид экземпляров *Dasya hutchinsiae* Harvey, выявленных у Южного берега Крыма в акватории заповедника “Мыс Мартьян” (глубина 4.0–4.5 м): а – в природе (02.07.2023); б – в камеральных условиях (22.06.2023).

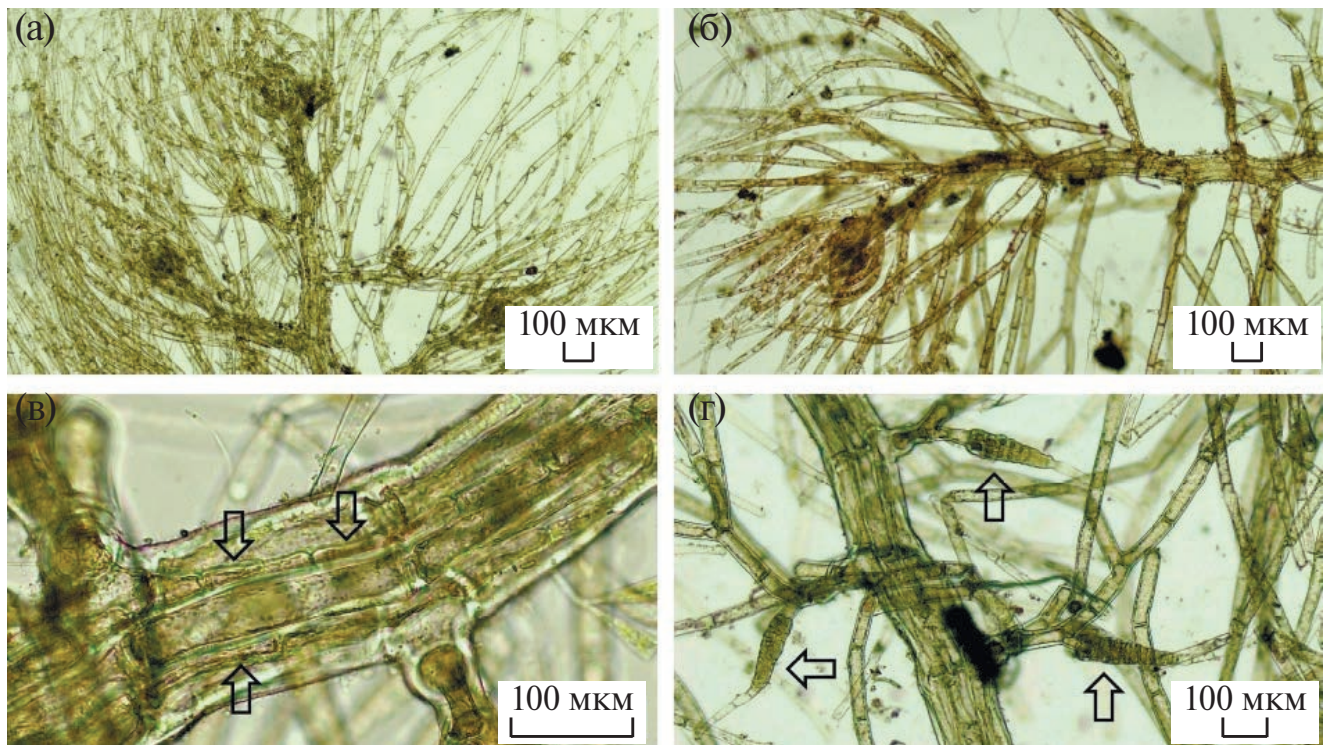
вида (Ballantine, Aponte, 2004; Peña, Bárbara, 2006; Guiry, Guiry, 2023).

*D. hutchinsiae* – сезонно-летний вид, распространенный вдоль берегов Западной и Восточной Атлантики (включая островные архипелаги), а также в морях Средиземноморского бассейна (Калугина-Гутник, 1975; Guiry, Guiry, 2023). Однако верификация сведений о распространении *D. hutchinsiae* затруднена, что связано со сложной (или запутанной) номенклатурной историей вида и его синонимов. Синонимом вида указан *Dasya arbuscula* sensu Harvey, 1849 (Guiry, Guiry, 2023). В то же время более ранний ономим *D. arbuscula* (R. Brown ex Dillwyn) C. Agardh, 1828 признан синонимом *Gaillona seposita* (Gunnerus) Athanasiadis, 2016 [= *Aglaothamnion sepositum* (Gunnerus) Maggs et Hommersand, 1993] из семейства Callithamniaceae. *Dasya hutchinsiae* и *Gaillona seposita* морфологически существенно различаются. Но несмотря на современную принадлежность этих двух ономимов к разным таксонам, во флоре Средиземного моря записи о *D. arbuscula* (R. Brown ex Dillwyn) C. Agardh, 1828 отнесены к *D. hutchinsiae* (Gómez Garreta et al., 2001; not. no. 75, p. 444).

Мы предположили, что данный подход, возможно, оправдан и для черноморских образцов (Sadogurskiy et al., 2019). В определителе, традиционно используемом региональными

специалистами для идентификации макрофитов, *D. hutchinsiae* не представлена, но есть таксон, обозначенный *D. arbuscula* (Dillwyn) C. Agardh, 1828 (Зинова, 1967). По правилам ботанической номенклатуры, ныне это должна быть *G. seposita* (Gunnerus) Athanasiadis, но диагноз, весьма общий и не сопровождающийся иллюстрациями, в основном соответствует *D. hutchinsiae*. Видимо это и позволило A. Gómez Garreta et al. (2001; p. 435), вопреки правилам, экстраполировать означенный подход также в отношении потенциальных черноморских находок. Потенциальных, так как, в отличие от прочих регионов Средиземноморья, для Черного моря *D. hutchinsiae* Harvey указана ими лишь на основании упоминания *D. arbuscula* в определителе А.Д. Зиновой (1967), где нет информации о локалитетах (аналогично и для ряда других видов из Черного моря).

Следуя Gómez Garreta et al. (2001), можно полагать, что до нашей находки для Северного Причерноморья имелись сообщения о трех локалитетах *D. hutchinsiae* (рис. 1). ГБР № 6 “Б. Севастопольская”: по сборам 1964–1971 гг. как *D. arbuscula* (Dillwyn) C. Agardh (Калугина-Гутник, 1974). Эта же информация попала в итоговую монографию (Калугина-Гутник, 1975), а затем во все более поздние компилятивные сводки, но уже как *D. hutchinsiae*. ГБР № 3



**Рис. 3.** Фрагменты талломов *Dasya hutchinsiae* Harvey, выявленных у Южного берега Крыма в акватории заповедника “Мыс Мартьян” 22.06.2023 (глубина 4.0–4.5 м): а – характер ветвления в верхней части таллома; б – характерный вид апикального участка отдельной ветви; в – стрелками показаны коровые клетки в средней части таллома; г – стрелками показаны стихидии со спорангиями.

“Егорлыцко-Тедровско-Джарылгачско-Перекопский”: по сборам 2005–2007 гг. как *D. hutchinsiae* (Евстигнеева и Танковская, 2010). ГБР № 9 “Новороссийская бухта”: по сборам 1999–2005 гг. как *D. hutchinsiae* (Теюбова, 2010). К сожалению, для ГБР № 6 и № 9 руководство по идентификации не приведено, для ГБР № 3 дан упомянутый определитель (Зинова, 1967), но номенклатурно-таксономических комментариев нет ни в одном случае. А в последнем списке макрофитов Черного моря (Minicheva et al., 2014) для этих же берегов *D. hutchinsiae* вновь указана по источникам, где нет информации о локалитетах. Отметим, что в этом же списке вид приведен для черноморского побережья Турции, хотя ранее указывался для Турции и Болгарии (Милячкова, 2004).

В Северном Причерноморье встречаются еще два представителя рода *Dasya*: *D. pedicellata* (C. Agardh) C. Agardh и *D. apiculata* (C. Agardh) J. Agardh (Зинова, 1967; Minicheva et al., 2014). Внешним обликом, морфологией и морфометрией своих гораздо более крупных талломов, имеющих выраженную основную ось и прутьевидные боковые ветви (сплошь покрытые густым коровым слоем), оба эти вида

значительно отличаются от *D. hutchinsiae*. А *G. seposita* в Средиземноморском бассейне до сих пор не найдена (Minicheva et al., 2014; Guiry, Guiry, 2023).

Таким образом, для флоры заповедника “Мыс Мартьян” и ГБР Черного моря “ЮБК” впервые указан вид *Dasya hutchinsiae*. Анализ опубликованной информации и собственных результатов свидетельствует, что ныне в Северном Причерноморье известно четыре локалитета *D. hutchinsiae* Harvey в четырех ГБР Черного моря (рис. 1), из которых три – непосредственно у берегов Крыма, что свидетельствует о региональной редкости вида. Редкость вида может быть обусловлена либо недостаточным объемом гидробиотанических исследований, либо принадлежностью к категории пульсирующих элементов региональной флоры.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет бюджета Никитского ботанического сада ННЦ РАН в рамках темы госзадания “Структура и динамика компонентов особо охраняемой природной территории (ООПТ) “Мыс Мартьян” и других территориальных и аквальных комплексов Азово-Черноморского региона”

(№ 1023042800079—0—1.6.11;1.5.8). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н.* Макрофитобентос и макрофитоперифитон заповедника “Лебяжьего острова” (Черное море, Украина) // Альгология. 2010. Т. 20. № 2. С. 176—191.
- Зинова А.Д.* Определитель зеленых, бурых и красных водорослей Южных морей СССР. М.—Л.: Наука. 1967. 400 с.
- Иванов В.А., Белокопытов В.Н.* Океанография Черного моря. Севастополь: НАНУ, МГИ. 2011. 212 с.
- Калугина-Гутник А.А.* Донная растительность Севастопольской бухты // Биология моря. Киев: Наукова думка. 1974. Вып. 32. С. 133—164.
- Калугина-Гутник А.А.* Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка. 1975. 248 с.
- Кузык Б.Н., Яковец Ю.В.* Северное Причерноморье — пространство взаимодействия цивилизаций / ред. В.И. Гуляев. М.: ИНЭС. 2008. 908 с.
- Мильчакова Н.А.* Красные водоросли (Rhodophyta Rabenh.) Черного моря. Ceramiales: систематический состав и распространение // Альгология. 2004. Т. 14. № 1. С. 73—85.
- Теубова В.Ф.* Эколого-фитоценологическая характеристика макрофитобентоса Новороссийской бухты (Черное море) // Изв. ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Сер.: Естественные науки. 2010. № 6. С. 78—84.
- Ballantine D.L., Aponte N.E.* *Dasya abbotiana* sp. nov. (Dasyaceae, Rhodophyta) from Puerto Rico, Caribbean Sea // Cryptogamie, Algol. 2004. V. 25. № 4. P. 409—417.
- Gómez Garreta A., Gallardo T., Ribera et al.* Checklist of Mediterranean seaweeds. III. Rhodophyceae Rabenh. 1. Ceramiales Oltm // Bot. Mar. 2001. V. 44. № 5. P. 425—460. <https://doi.org/10.1515/BOT.2001.051>
- Guiry M.D., Guiry G.M.* AlgaeBase // Nat. Univ. Ireland: Galway, 2021. Available at: <http://www.algaebase.org>. Accessed 18.07.2023
- Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A.* Black Sea Monitoring Guidelines // Macrophytobenthos. 2014. Available at: [http://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual\\_macrophytes\\_EMBLAS\\_ann.pdf](http://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual_macrophytes_EMBLAS_ann.pdf). Accessed 18.07.2023.
- Peña V., Bárbara I.* Revision of the genus *Dasya* (Ceramiales, Rhodophyta) in Galicia (NW Spain) and the addition of a new alien species *Dasya sessilis* Yamada for the European Atlantic coasts // Anales Jard. Bot. Madrid. 2006. V. 63. № 1. P. 13—26.
- Sadogurskaya S.S., Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V., Sadogurskaya S.A.* New locations of *Halopteris scoparia* (L.) Sauv. (*Phaeophyceae*) along the seacoast of the Crimean Peninsula // Int. J. Algae. 2017. V. 19. № 1. P. 51—58. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v19.i1.40>
- Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V., Sadogurskaya S.A.* Macrophytes of the marine water areas of the nature reserves in the Crimean Peninsula (Black Sea and Azov Sea) // Int. J. Algae. 2019. V. 21. № 3. P. 253—270. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i3.50>
- Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V., Sadogurskaya S.A.* Supplement to the macroalgal flora of the Cape Martian Nature Reserve (Crimea, the Black Sea) // Int. J. Algae. 2023. V. 25. № 2. P. 107—116. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v25.i2.10>

## Distribution of *Dasya hutchinsiae* Harvey, 1833 (Ceramiales, Rhodophyta) in the Northern Black Sea Region

S. Ye. Sadogurskiy<sup>a</sup>, T. V. Belich<sup>a</sup>, S. A. Sadogurskaya<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Nikitsky Botanical Gardens — National Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Yalta, 298648 Russia*

For the flora of the Cape Martyan territorial aquatic reserve and the hydrobotanical region of the Black Sea Southern Coast of Crimea, the species *Dasya hutchinsiae* Harvey has been indicated for the first time. Its diagnostic features have been clarified and illustrated. It has been shown that four localities of *D. hutchinsiae* are currently known in four hydrobotanical regions in the Northern Black Sea region, including three directly off the coast of Crimea. The rarity of the species may be due to its belonging to the category of pulsating elements of the regional flora.

**Keywords:** Black Sea, Crimea, *Dasya hutchinsiae*, diagnosis, distribution

ИНФОРМАЦИЯ

**Уведомление об отзыве статьи “ВИДОВОЙ СОСТАВ  
И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СООБЩЕСТВА  
МИКРОВОДОРОСЛЕЙ МОРСКОГО ЛЬДА В БУХТАХ ОСТРОВА  
РУССКИЙ (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)”**

© 2022 г. Е. А. Юрикова<sup>1,\*</sup>, А. А. Бегун<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,  
Владивосток 690041, Россия  
\*e-mail: komcitykat@mail.ru*

Главный редактор отозвал данную статью по причине существенного пересечения с ранее опубликованной статьей тех же авторов (Юрикова, Бегун, 2022). Все авторы согласны с правомерностью отзыва статьи.

Ссылки:

Юрикова Е.А., Бегун А.А. Количественная структура сообщества микроводорослей морского льда (остров Русский, залив Петра Великого, Японское море) //Морской биологический журнал. – 2022. – Т. 7. – №. 2. – С. 98–112. DOI: 10.21072/mbj.2022.07.2.08ъ

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ ЖУРНАЛА “БИОЛОГИЯ МОРЯ”

Журнал “Биология моря” печатает статьи по фундаментальным и прикладным проблемам морской биологии. В журнале публикуются обзоры, оригинальные исследования, краткие сообщения, а также хроника и материалы по истории морской биологии. Предпочтение отдается статьям, имеющим общебиологическое значение. По получении рукописи редакция в 14-дневный срок извещает автора по электронной почте о принятии работы к рассмотрению или отклонении. Все поступившие рукописи проходят проверку в системе “Антиплагиат”. К рассмотрению принимаются только статьи, уровень оригинальности которых выше 80%.

Рукописи, принятые к рассмотрению, проходят двойное независимое рецензирование. Решение о публикации или отклонении принимают члены редакционной коллегии. Редакция вправе не вступать в переписку с автором относительно причин отказа в публикации. Очередность публикации статей определяется их научной значимостью. Право на внеочередную публикацию распространяется на статьи аспирантов (на основании письма, заверенного ученым секретарем учреждения). ПДФ файлы высокого разрешения предоставляются авторам по запросу.

Редакция принимает рукописи на русском и английском языках (последнее – от иностранных авторов). Статьи, переведенные на английский язык, и оригинальные статьи иностранных авторов публикуются в англоязычной версии журнала (“Russian Journal of Marine Biology”) по отдельным правилам (см.: <http://pleiades.online/en/authors/guidlines/prepare-electronic-version/text/>).

Во избежание таксономической путаницы рукопись, содержащая описание новых для науки таксонов, публикуется один раз: либо в русскоязычной версии журнала (если статья написана на русском языке), либо в англоязычной

версии (если статья написана на английском языке). В первом случае диагноз таксона необходимо привести и на английском языке. Описание новых для науки таксонов должно быть оформлено в соответствии с правилами международных кодексов зоологической (МКЗН) или ботанической (МКБН) номенклатуры.

Текст рукописи следует набирать через 1.5 интервала, размер шрифта – 14. Объем обзора не должен превышать 30 страниц формата А4, статьи – 18, краткого сообщения – 9, прочих материалов (рецензия, хроника и т.д.) – 5 страниц, включая список литературы и таблицы. После переработки рукописи ее объем не должен превышать установленного. Строки и страницы необходимо пронумеровать. Статью на электронном носителе можно принести в редакцию или прислать электронной почтой ([biolm@imb.dvo.ru](mailto:biolm@imb.dvo.ru)), либо направить через Редакционно-Издательскую Систему издателя (<https://sciencejournals.ru/journal/biomor/>).

Вместе с рукописью авторы обязаны предоставить в редакцию в электронном виде “Договор о передаче авторского права” для компании “Pleiades Publishing” и “Лицензионный договор о предоставлении права использования статьи в научном журнале на русском языке, учредителем (соучредителем) которого является РАН”. Договоры должны подписать все авторы статьи. Тексты договоров можно взять в редакции, на сайте журнала [www.bm.dvo.ru](http://www.bm.dvo.ru) в разделе “Правила для авторов” или на сайте Pleiades Publishing <https://www.pleiades.online/ru/authors/guidlines/>. Договоры вступают в силу с момента утверждения статьи к печати.

Редколлегия журнала предлагает авторам назвать 3–5 возможных рецензентов своей рукописи (фамилия, имя, отчество, ученая степень, место работы, электронный адрес). Рецензенты не должны работать в одном учреждении с авторами рукописи.

Рукопись, направленная автору на доработку или переработку, должна быть возвращена в редакцию в исправленном виде в течение двух месяцев. По истечении этого срока она будет снята с учета как не возвращенная в срок. К доработанной (переработанной) рукописи необходимо приложить письмо автора с описанием исправлений и с подробными ответами на все замечания рецензентов. После утверждения статьи к печати автор не может вносить существенных изменений и добавлений.

**Рукопись оригинальной статьи должна содержать следующие структурные элементы (для кратких сообщений разделение необязательно):**

**1. Название статьи,** инициалы и фамилии авторов с указанием ORCID-кодов, название научного учреждения с указанием города и почтового индекса, адресов электронной почты с отметкой адреса для переписки. Принадлежность авторов к разным учреждениям следует обозначить цифрами. Над названием статьи слева – рубрикация статьи по УДК.

При написании латинского названия вида в названии статьи следует указать автора и год опубликования (в тексте статьи эти сведения можно привести только при первом упоминании таксона). Фамилию автора таксона необходимо писать полностью, без сокращений. Если перед латинским названием объекта исследования не указывается его принадлежность к таксону более высокого ранга (например, "... форонида *Phoronopsis harmeri*"), то после латинского названия вида или рода в скобках следует указать названия более высоких таксонов, к которым относится объект исследования и ранг которых определяет автор. Это могут быть либо тип и класс (например, Tardigrada: Heterotardigrada), либо класс и отряд (Polychaeta: Phyllodocida), либо отряд и семейство (Decapoda: Lithodidae).

**2. Краткая аннотация** (не более 1/2 страницы) и ключевые слова (4–7 слов или словосочетаний на основном языке статьи).

**3. Введение** (не более двух страниц) должно содержать историю вопроса (желательно ограничиться краткой характеристикой его современного состояния), цели, задачи исследования и его актуальность.

**4. Материал и методика.** Оригинальные или малоизвестные методы необходимо подробно описать. При использовании стандартных методик достаточно дать ссылки. В таксономических и флоро-фаунистических статьях необходимо указать место хранения изученного материала.

**5. Результаты.** Приводить результаты, полученные в процессе исследования.

**6. Обсуждение результатов** следует отделять от "результатов".

**7. Благодарности.** Приводятся сведения о лицах, способствовавших проведению работы. Данный раздел не включает информацию об источниках финансирования.

**8. Конфликт интересов.** Конфликт интересов – это любые отношения или сферы интересов, которые могли бы прямо или косвенно повлиять на вашу работу или сделать её предвзятой. В этом разделе авторы заявляют о наличии или отсутствии у них конфликта интересов в финансовой или в какой-либо иной сфере. Если конфликта интересов нет, следует указать: "Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов". Если конфликт интересов есть, следует указать, например: "Автор Х.Х.Х. владеет акциями Компании Y, которая упомянута в статье. Автор Y.Y.Y. – член комитета ХХХХ".

**9. Соблюдение этических норм.** Необходимо указать информацию о соблюдении стандартов работы с животными или людьми. Если в работе не использовались животные и люди в качестве объектов исследования, следует написать: "Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов".

**10. Финансирование.** Если работа выполнена при поддержке какой-либо организации, в разделе "Финансирование" следует указать, каким фондом и грантом поддержано данное исследование и каждая часть работы в отдельности, если источники финансирования разные.

**11. Список литературы** должен быть составлен в алфавитном порядке – сначала на кириллице, затем на латинице. Библиографическое описание работ, опубликованных на японском, китайском и других восточных языках, необходимо

приводить в английском переводе с указанием языка оригинала.

Работы одного автора располагаются в хронологическом порядке, при наличии пяти и более авторов приводятся фамилии первых трех с последующим указанием “и др.” или “et al.”. Для книг: после фамилии и инициалов автора необходимо указать название книги, место издания, издательство, год издания и количество страниц. Для статей: после фамилии и инициалов автора указать название статьи, через две косые линии — название журнала или сборника (место издания и издательство приводятся только при ссылке на составную часть книги), год издания, том, номер или выпуск, страницы. Рукописи со списком литературы, оформленным не по правилам журнала, к рассмотрению не принимаются.

Примеры:

*Виноградов М.Е.* Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука. 1968. 320 с.

*Гуреева М.А., Иванов А.В.* О формировании целомической мезодермы у эмбрионов *Oligobranchia mashikoi* (Pogonophora) // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 6. С. 780–788.

*Иванов А.В.* Погонофоры // Фауна СССР. Нов. сер. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1960. № 75. 271 с.

*Burdon-Jones C.* Development and biology of the larva of *Saccoglossus horsti* // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1952. V. 236. P. 553–590.

**12. Таблицы** должны быть предоставлены в виде отдельных файлов.

**13. Иллюстрации** должны быть представлены в виде отдельных файлов в формате tiff или jpeg с минимальным разрешением 300 dpi для фотографий и 600 dpi для графических рисунков. Файлы с другими расширениями редакция не рассматривает. Все рисунки (включая фотографии) должны иметь высокое качество и не требовать дополнительного редактирования.

Иллюстрации следует обозначать как “рис.” и нумеровать в порядке их упоминания в тексте. Если рисунок (фотография) состоит из нескольких частей, их следует обозначить русскими буквами в скобках, например: (а), (б), (в) и т.д. Если необходимо, то на изображении ставят масштабную линейку. Ширина линии

масштабной линейки должна быть одинаковой на всех изображениях одного рисунка.

При использовании опубликованных ранее рисунков автору следует получить разрешение издателя.

**14. Подписи к рисункам.** Подписи к рисункам представляются на отдельной странице и оформляются следующим образом: Номер рисунка. Общее название рисунка, характеризующее ВСЕ его части. Номер части — описание фотографии (рисунка). Номер следующей части — описание фотографии (рисунка). Обозначения (в алфавитном порядке). Если обозначения расшифрованы в тексте подписи, то давать их в списке обозначений не нужно. Масштаб.

**15. Английский перевод основных научных терминов.**

**16. Английский перевод аннотации,** включая название статьи, фамилии авторов и учреждения, электронные адреса, ORCID — коды.

## ТРЕБОВАНИЯ К ОБЗОРНОЙ СТАТЬЕ

В обзорной статье не выделяют в самостоятельные разделы Методы исследования, Результаты исследования, Обсуждение результатов. Все остальные разделы те же, что и для экспериментальной статьи. Текст обзора подразделяется на основе смысловых блоков. Во введении авторы должны сформулировать, в чем новизна представленного обзора и какие задачи они ставят в рамках данного обзора. Основной акцент в статье должен быть сделан на критическом рассмотрении работ, опубликованных в последнее десятилетие. Избыточные исторические экскурсы, пересказ ранее опубликованных обзоров не приветствуются. В обзорной статье должно присутствовать заключение, содержащее авторскую оценку ближайших перспектив изучения данной проблемы.

## ОФОРМЛЕНИЕ РУКОПИСИ

Все строки рукописи должны быть пронумерованы. При ссылке на литературный источник в тексте статьи в круглых скобках приводятся фамилия автора (или двух авторов) и год издания. Если авторов больше двух, то приводится фамилия первого с пометкой “и др.” — для русских или “et al.” — для иностранных авторов.



При ссылке одновременно на несколько работ одного автора они располагаются в хронологическом порядке.

Если после латинского названия организма не приводятся автор таксона и год, но далее следует библиографическая ссылка, то перед ссылкой необходимо использовать “см.”. Например: “...эмбрионального развития *Phoronopsis harmeri* (см.: Temereva, 1999)”, но не “... эмбрионального развития *Phoronopsis harmeri* (Temereva, 1999)”.

Латинские названия видового и родового ранга следует выделять курсивом.

Синонимию приводить в хронологическом порядке, начиная с названия вида, затем указать авторов, год опубликования, страницы и номера рисунков. Например:

*Velutina coriacea* (Pallas, 1788)

*Helix coriacea* Pallas, 1788: 234, pl. VII, fig. 31, 32.

*Velutina spongiosa* Middendorff, 1851: 108, fig. 1–4.

*Velutina coriacea*: Tryon, 1886: 67, pl. 28, fig. 49, 50; Kuroda, Kinoshita, 1951: 15; Голиков, Кусакин, 1962: 297, табл. I, рис. 5; Голиков, Гульбин, 1990: 119; Gulbin, Golikov, 1999: 235–236, fig. 9.

*Velutina pellucida* Derjugin: Дерюгин, 1950: 17–18, рис. 13, табл. II, 13; V, 13; Голиков, Гульбин, Сиренко, 1987: 38, табл. II, рис. 15.

*Velutina glabrata* Golikov et Kussakin: Голиков, Кусакин, 1962: 301, рис. 8, табл. I, фиг. 7; 1978: 146, рис. 102.

**При наборе текста статьи необходимо придерживаться следующих правил:**

1. При наборе пользуйтесь стандартным Windows TrueType шрифтом Times New Roman. Размер шрифта – 14; не делайте более одного пробела.

2. Для набора формул используйте редактор формул.

3. В десятичных дробях ставится точка: 0.25 вместо 0,25.

4. Используются только “кавычки”.

5. В тексте все даты в виде “число.месяц.год” набираются следующим образом: 02.05.2014 г.

6. Точка не ставится после: УДК, названия статьи, фамилии автора, адреса, заголовков и подзаголовков, названия таблицы, размерностей (ч – час, с – секунда, г – грамм, мин – минута, сут – сутки, град – градус, м – метр), а также в подстрочных индексах ( $C_{\text{опт}}$ ).

7. Точка ставится после: сносок, примечания, подписи к рисунку, краткой аннотации, сокращений (мес. – месяц, нед. – неделя, г. – год).

8. Размерности отделяются от цифры пробелом (760 мм рт. ст., 100 кПа, 77 К, 58 Дж/моль), кроме градусов, процентов, промилле: 90°, 20°C, 50%, 20‰; для написания сложных размерностей используются скобки: Дж/(моль К). Размерности переменных приводятся через запятую (Е, кДж/моль), подлогарифмических величин – в квадратных скобках, без запятой: ln τ [мин].

9. При перечислении, а также в числовых интервалах размерность приводится лишь для последнего числа (18–20°C), за исключением угловых градусов: 5°–10°.

10. Числа с буквами в обозначениях необходимо набирать без пробелов: рис. 1а.

11. В географических координатах широты отделяются пробелами: 56.5° N, 85.0° E.

12. Год, том, номер, страницы в списке литературы разделяются пробелами: 2010. Т. 36. № 2. С. 95–100.

13. Основные часто используемые сокращения: б. – бухта, зал. – залив, о-в – остров, п-в – полуостров, оз. – озеро.