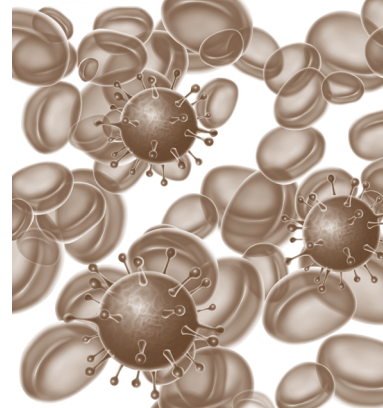


Современная таксономия пикорнавирусов (*Picornavirales*, *Picornaviridae*)



М.Ю. Щелканов^{1,2},
А.Б. Суняйкин¹,
Т.С. Коваленко¹,
Д.К. Львов³

¹ГБОУ ВПО «Тихоокеанский государственный медицинский университет»
Минздрава России, Владивосток

²ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Приморском крае», Владивосток

³ФГБУ «Федеральный научно-исследовательский Центр эпидемиологии
и микробиологии им. Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России, Москва

В обзоре обсуждаются последние изменения таксономической структуры семейства *Picornaviridae*: включение его в отряд *Picornavirales*, формирование новых родов, объединение некоторых вирусов, изменение таксономического статуса и названий ряда пикорнавирусов; анализируются возможные перспективные изменения *Picornaviridae* и предлагаются введение 5 подсемейств: *Enterhivirinae*, *Cardiovirinae*, *Hepatovirinae*, *Parechovirinae*, *Salivirinae*.

Ключевые слова:

пикорнавирусы, *Picornavirales*, *Picornaviridae*, *Aquamavirus*, *Aphtovirus*, *Avihepatovirus*, *Avisivirus*, *Cardiovirus*, *Cosavirus*, *Dicpivirus*, *Enterovirus*, *Erbovirus*, *Gallivirus*, *Hepatovirus*, *Hunnivirus*, *Kobuvirus*, *Megrivirus*, *Mischivirus*, *Mosavirus*, *Oscivirus*, *Parechovirus*, *Pasivirus*, *Passerivirus*, *Rosavirus*, *Salivirus*, *Sapelovirus*, *Senecavirus*, *Teschovirus*, *Tremovirus*

Modern taxonomy of picornaviruses (*Picornavirales*, *Picornaviridae*)

M. Yu. Shchelkanov^{1,2}, A. B. Sunyaykin¹,
T. S. Kovalenko¹, D. K. L'vov³

¹Pacific State Medical University, Vladivostok

²Center for Hygiene and Epidemiology in Primorsky Krai, Vladivostok

³Scientific Research Institute of Epidemiology and Microbiology
named after N. F. Gamalei, Moscow

Novel changes in the taxonomical structure of *Picornaviridae* family are discussed in the review: its inclusion into the *Picornavirales* order, formation of new genera, joining of some viruses, changes in taxonomic status and names of a set of viruses; possible perspectives of the changes in *Picornaviridae* are analyzed and five subfamilies (*Enterhivirinae*, *Cardiovirinae*, *Hepatovirinae*, *Parechovirinae*, *Salivirinae*) are introduced.

Keywords:

Picornavirales, *Picornaviridae*, *Aquamavirus*, *Aphtovirus*, *Avihepatovirus*, *Avisivirus*, *Cardiovirus*, *Cosavirus*, *Dicpivirus*, *Enterovirus*, *Erbovirus*, *Gallivirus*, *Hepatovirus*, *Hunnivirus*, *Kobuvirus*, *Megrivirus*, *Mischivirus*, *Mosavirus*, *Oscivirus*, *Parechovirus*, *Pasivirus*, *Passerivirus*, *Rosavirus*, *Salivirus*, *Sapelovirus*, *Senecavirus*, *Teschovirus*, *Tremovirus*

Пикорнавирусы – представители семейства *Picornaviridae*¹ – представляют собой обширную таксономическую группу вирусов, имеющих важное медицинское и ветеринарное значение. В последние годы классификация этого семейства претерпела значительные изменения. В данной работе предпринята попытка систематизировать современные представления о таксономическом статусе вирусов семейства *Picornaviridae*.

КРАТКИЙ ОБЗОР ОТРЯДА PICORNAVIRALES

Одним из важнейших нововведений, содержащихся в IX официальном сообщении Международного комитета по таксономии вирусов² (2011) [31], было введение нового отряда *Picornavirales*³ [5, 31], который объединил в себе – помимо прототипного *Picornaviridae* [9] – еще 4 семейства: *Dicistroviridae*⁴ [6], *Iflaviridae*⁵ [7], *Marnaviridae*⁶ [8] и *Secoviridae*⁷ [10].

Дицистровирусы (*Dicistroviridae*) в составе двух родов (*Aparavirus* и *Cripavirus*), поражают насекомых (*Insecta*) [например, вирус острого паралича пчел (ABPV – acute bee paralysis virus)] и ракообразных (*Crustacea*) [(вирус Таура-синдрома (TSV – Taura syndrome virus), который вызывает очаговый некроз хвостового кутикулярного эпителия и смертность до 95% поголовья креветок (*Malacostraca*, *Penaeoidea*)] [6].

Ифлавирусы (*Iflaviridae*; единственный род *Iflavirus*) поражают, главным образом насекомых (*Insecta*) (например, вирус мешотчатого расплода пчел (SBV – Sacbrood virus)), а также паукообразных (*Arachnida*) [например, вирус клещей-варроа 1 (VDV-1 – *Varroa destructor* virus 1)], имея узкий видовой спектр хозяев [7].

Марнавирусы (*Marnaviridae*), на сегодняшний день, представлены единственным родом *Marnavirus* и единственным вирусом – РНК-содержащим вирусом рафидофициевых водорослей *Heterosigma akashiwo* (HaRNAV – *Heterosigma akashiwo* RNA virus), которые наряду с другими представителями класса *Raphidophyceae* являются одним из основных компонентов планктона пресных водоемов и опресненных морских бухт [8]. Учитывая наличие в мор-

ской воде большого количества РНК, филогенетически близкой, но не идентичной фрагментам генома HaRNAV [18], следует предполагать, что семейство *Marnaviridae* является гораздо более многочисленным. HaRNAV существенно снижает способность планктона к фотосинтезу [22], что следует рассматривать в контексте глобальных проблем модулирования вирусами биосферных процессов.

Сековирусы (*Secoviridae*) подразделяются на подсемейство *Comovirinae*, содержащее 3 рода (*Comovirus*, *Fabavirus*, *Nepovirus*), и 5 отдельных родов: *Cheravirus*, *Sadwavirus*, *Sequivirus*, *Torradovirus* и *Waikavirus* [10]. Вирусы этого семейства наносят серьезный экономический ущерб растениеводству, являясь паразитами цветковых растений (*Magnoliophyta*)⁸. Например, только сферический вирус тунгро риса (RTSV – rice tungro spherical virus) ежегодно наносит мировой экономике экономический ущерб в 1,5 млрд долларов США [13].

МОРФОЛОГИЯ ВИРИОНА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА PICORNAVIRIDAE

Вирионы *Picornaviridae* имеют стандартную для *Picornavirales* гексагональную форму (22–30 нм) с псевдо- (T=3)-симметрией (рис. 1); масса вириона $M_r=8-9$ МДа; константа седиментации $s_{20,w}=140-165$ S (для дефектных, лишенных гРНК, вирионов: $s_{20,w}=70-80$ S); плавучая плотность в градиенте хлорида цезия $\rho_{\text{cescl}}=1,33-1,45$ г/см³. Вирионы пикорнавирусов устойчивы к хлороформу и неионным детергентам; показана высокая чувствительность к свету в присутствии фотодинамических красителей (например, профлавина, нейтрального красного и т.п.). На электронно-микроскопических фотографиях вирионы могут выглядеть округлыми (22–30 нм) (рис. 1А – Б), однако у них достаточно четко просматривается гексагональная структура (рис. 1В) – в отличие от действительно шаровидных мелких вирусов, таких, например, как *Astroviridae* и *Caliciviridae* [9, 19, 31, 33].

Вирион всех вирусов *Picornavirales* состоит из 60 структурных элементов (протомеров). Каждый протомер

¹ Название *Picornaviridae* происходит от слияния лат. *pico* (маленький) и англ. RNA (РНК), означая вирусы с короткими геномными РНК.

² В 1960-х гг. по инициативе отечественных ученых была организована вирусологическая секция Международного союза микробиологических обществ, при которой впоследствии и был организован Международный комитет по таксономии вирусов (см. подробности в [2]), в который на постоянной основе и сегодня входят и ведущие российские исследователи.

³ Название *Dicistroviridae* происходит от англ. *dicistronic* – дицистронный, так как геномная РНК вирусов этого семейства представляет собой мРНК с двумя цистронами (т.е. с двумя участками, кодирующими аминокислотную последовательность одного белка).

⁴ Название отряда *Picornavirales* происходит от названия прототипного семейства *Picornaviridae*.

⁵ Название *Iflaviridae* происходит от англ. названия прототипного вируса инфекционной фляшерии (*Infectious FLAcherie virus*), т.е. болезни мертвенности гусениц представителей семейства шелкопрядов (*Lepidoptera*, *Bombycidae*).

⁶ Название *Marnaviridae* происходит от англ. *MA*rine RNA-containing virus (РНК-содержащие вирусы моря).

⁷ Современное название *Secoviridae* происходит от слияния двух предыдущих его названий: *Sequiviridae* и *Comoviridae*. Первое название, в свою очередь, происходит от лат. *sequor* – идти вслед (так как для передачи прототипного вируса тлями необходим вирус-помощник из семейства *Waikavirus*), второе название – от названия прототипного вируса мозаики вигны (CPMV – *CO*wpea *MO*saic virus).

⁸ На сегодняшний день известно единственное исключение из этого правила – вирус некротичной низкорослости цикаса (CNSV – *cycas necrotic stunt virus*), который принадлежит отделу саговниковых (*Cycadophyta*).

включает 3 домена, которые представляют собой рулоноподобную структуру из 8 β -слоев структурных белков VP1, VP2 и VP3 (24–41 кДа), топология которых и придает последнему поворотную симметрию типа псевдо- $T=3$ (рис. 1Г) [24, 31, 33]. У вирусов семейства *Picornaviridae* (так же, как и *Dicistroviridae* и *Iflaviridae*) имеется небольшой дополнительный структурный белок VP4 (4–14 кДа). При этом исходный фьюжн-белок VP4-VP2 может и не подвергаться протеолизу, и в этом случае обозначается как VP0.

Помимо инфекционных вирионов препараты пикорнавирусов содержат большое количество дефектных вирусных частиц, не содержащих геномной РНК.

СТРУКТУРА ГЕНОМА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА PICORNAVIRIDAE

Геном пикорнавирусов – подобно большинству семейств отряда *Picornavirales* – представлен односегментной линейной одноцепочечной РНК позитивной полярности⁹ (7,0–8,8 тыс. н. о.; доля G – C-пар – 35–60%) (рис. 2). На 5'-конце вирионной геномной РНК (вГРНК) имеется ковалентно прикрепленный небольшой белок VPg (2,2–3,9 кДа), а 3'-конец вГРНК содержит 3'-UTR (40–330 н. о.) и полиаденилирован. Классические участки внутренней посадки рибосомы (IRES – internal ribosome entry site), консервативные в пределах соответствующих семейств, обнаружены в 5'-UTR для *Picornaviridae*, *Dicistroviridae* и *Marnaviridae*.

Связываясь с клеточным рецептором (табл. 1), пикорнавирусы проникают в цитоплазму и «презентуют» свою вГРНК в качестве мРНК. Несмотря на то что вГРНК по своей структуре отличается от мРНК отсутствием 5'-кэпа и наличием на этой позиции 5'-VPg, клеточные рибосомы связываются с IRES, игнорируя проксимальный 5'-конец.

При считывании главного полипротеинового предшественника P0 (≈ 220 кДа) с единственной ORF происходит котрансляционный процессинг вирусными протеазами как в их конечной форме, так и в составе белков-предшественников (рис. 2). У всех пикорнавирусов имеются протеазы 2A^{Pro} и 3C^{Pro}, а у афтовирусов функцию дополнительной протеазы выполняет лидерный белок L^{Pro}. Кардиовирусы также имеют лидерный белок L, но у вирусов этого семейства он не обладает протеолитической активностью.

Вирусные протеазы участвуют не только в процессинге вирусных белков, но и в угнетении синтеза клеточных белков [1, 9, 12, 27]. Так, 3C^{Pro} расщепляет сразу несколько функционально-важных клеточных белков: TBP, который является ключевым компонентом транскрипционного фактора TFIID, необходимого для функционирования РНК-полимеразы II; ДНК-связывающий белок UBF, который контролирует связывание РНК-полимеразы I с промоторами генов рРНК; транскрипционный фактор TFIIC, необходимый для функционирования РНК-полимеразы

III, синтезирующей тРНК; нуклеопорины p153 и p62, входящие в состав ядерной поры (совместно с 2A^{Pro}, а у афтовирусов – совместно с L^{Pro}); фактор инициации трансляции eIF4G (совместно с 2A^{Pro}; у кардиовирусов 2A не расщепляет eIF4G). Таким образом, пикорнавирусные протеазы ингибируют синтез клеточных РНК *de novo*, транспорт из ядра в цитоплазму и трансляцию ранее синтезированных мРНК. Вместе с тем это не влияет на синтез и трансляцию гРНК вируса, так как они содержат 5'-VPg, а посадка рибосом на РНК осуществляется с помощью IRES (рис. 2).

Вирусные белки 2B и 3A относятся к классу интегральных мембранных белков (IMP – integral membrane protein) и ассоциированы с мембранами эндоплазматического ретикула (ЭР). Взаимодействуя с клеточными белками, вирусный белок 3A подавляет транспорт белков из ЭР в аппарат Гольджи [17], а 2A – из аппарата Гольджи к цитоплазматической мембране, что способствует накоплению Ca²⁺ во внутриклеточной среде клетки-мишени и изменяет проницаемость внешней мембраны [23]. В результате инфицированная клетка резко снижает секрецию белков. Это, с одной стороны, способствует развитию вирусной инфекции, так как, во-первых, не продуцируются цитокины, а во-вторых, вирусные белки в комплексе с МНС-I не экспонируются на внешней мембране, что делает инфицированные клетки невидимыми для цитотоксических CD8⁺-Т-лимфоцитов. С другой стороны, на поверхности инфицированной клетки пропадают и молекулы МНС-I, что делает инфицированную клетку мишенью для NK-клеток [1, 12].

СОВРЕМЕННАЯ ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СЕМЕЙСТВА PICORNAVIRIDAE

На сегодняшний день *Picornaviridae* включает 26 родов, представители которых способны инфицировать млекопитающих (19 родов; из них 8 родов обладают эпидемическим потенциалом), птиц (8 родов), рыб и млекопитающих (пикорнавирусы, не классифицированные до уровня рода) (табл. 2). Хозяева подавляющего числа родов принадлежат одному и тому же классу. Согласно имеющимся данным, лишь *Sapelovirus* содержит вирусы и млекопитающих (*Mammalia*), и птиц (*Aves*).

Таксономическая структура пикорнавирусов очень подвижна и быстро развивается. Проиллюстрировать это утверждение можно, сопоставляя современную классификацию пикорнавирусов с аналогичной классификацией даже 2–3-летней давности, не говоря уже о более продолжительных сроках давности. Более того, *Picornaviridae* является одним из наиболее динамично дифференцирующихся на уровне родов семейств царства *Virae*.

Можно выделить 4 источника изменений внутри семейства *Picornaviridae*. Во-первых, из ранее неклассифицированных вирусов постоянно формируются новые роды. 18 ($\approx 70\%$) пикорнавирусных родов появились в течение

⁹ Иными словами, вирионная геномная РНК непосредственно содержит триплетный код для аминокислот и может выступать в качестве мРНК.

последних 6 лет: *Aquamavirus* (2013 г.), *Avihepatovirus* (2009 г.), *Avisivirus* (2014 г.), *Cosavirus* (2013 г.), *Dicipivirus* (2013 г.), *Gallivirus* (2014 г.), *Hunnivirus* (2014 г.), *Megrivirus* (2013 г.), *Mosavirus* (2014 г.), *Mischivirus* (2014 г.), *Oscivirus* (2014 г.), *Pasivirus* (2014 г.), *Passerivirus* (2014 г.), *Rosavirus* (2014 г.), *Salivirus* (2013 г.), *Sapelovirus* (2009 г.), *Senecavirus* (2009 г.), *Tremovirus* (2009 г.). Большое и все пополняющееся множество неидентифицированных пикорнавирусов станет в будущем источником новых родов, упорядочение которых, без сомнения, потребует (и уже требует!) введения таксономических единиц ранга подсемейства.

Во-вторых, в начале XX в. в связи с широким внедрением молекулярно-генетических методов исследований, в частности метагеномного подхода [3, 4, 26], происходит интенсивный процесс уточнения таксономического положения пикорнавирусов (табл. 3).

В-третьих, даже название одного и того же пикорнавируса иногда претерпевает некоторые изменения. Например, название теравируса (TRV – theravirus) происходит от англ. THEiler-like Rat virus (подобный тейлеровскому вирус крыс) [25], однако до 2008 г. TRV назывался TLV [29] в силу того же английского словосочетания. Изменение названия TLV связано с устранением возможности неправильного прочтения как Т-лимфотропный вирус (TLV – T-lymphotropic virus). Другой пример – возбудитель полиомиелита человека, который сначала назывался полиовирус (PV – poliovirus), включая 3 серотипа PV {1..3} [2, 21]; затем – энтеровирус человека С (HEV-C – human enterovirus C) [9]; с 2014 г. – энтеровирус С (EV-C – enterovirus C).

В-четвертых, ревизия данных прошлых лет с помощью современных метагеномных подходов приводит к интенсивной видовой редукции – пересмотру самостоятельного статуса некоторых вирусов и сведению их в качестве вариантов в другой вирус (табл. 4).

Инфекционистам, вероятно, будут наиболее полезны данные о том, что в настоящее время ранее существовавший род *Rhinovirus*, объединявший возбудителей воспалительных заболеваний верхних дыхательных путей, ликвидирован, а входившие в него вирусы переведены в другие роды. В частности многочисленные варианты риновирусов человека (HRV – human rhinovirus) сведены в 2 вируса – HRV-A и HRV-B – в составе рода *Enterovirus*.

Тейловирус (ThV – theilovirus) был выделен в качестве самостоятельного вида из вируса энцефаломиокардита (EMCV – encephalomyocarditis virus), забрав с собой в качестве своих вариантов 9 типов вируса Саффолд (SAFV – Saffold virus), теравирус (TRV – theravirus), вирус Тейлера мышей (TMEV – Theiler's murine encephalomyelitis virus) и вирус виллюйского энцефаломиелита человека (VHEV – Vilyuisk human encephalomyelitis virus). В недавних работах отечественных авторов вирусы Сихотэ-Алинь (SAV – Sikhote-Alin virus) и лихорадки долины Сырдарьи (SDV-FV – Syr-Darya Valley fever virus) тоже были отнесены к ThV [3, 4, 26].

Определенные сомнения имеются в отношении аутентичности VHEV. Этот вирус был изолирован из головного мозга и спинномозговой жидкости погибшего пациента (коренного жителя Виллюйской низменности) с хронической формой

энцефалита на модели интрацеребрально инфицированных новорожденных белых мышей [11]. Позже J. Casals [16] показал антигенную близость VHEV с вирусами Менго (MENV – Mengovirus) и EMCV. В 1992 г. А.Е. Pritchard и соавт. [30] выделил VHEV в отдельный подтип, что был позже подтверждено G. Sun с соавт. [34] при филогенетическом анализе известных штаммов тейловируса. Учитывая тот факт, что VHEV прошел большое количество пассажей на мышах, некоторые исследователи выражают сомнение в идентичности VHEV исходному этиологическому агенту Виллюйского энцефалита человека [30].

ПЕРСПЕКТИВЫ БЛИЖАЙШИХ ИЗМЕНЕНИЙ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ PICORNAVIRIDAE

В ближайшее время семейство *Picornaviridae*, вероятно, обогатится несколькими новыми родами, которые пока не утверждены Международным комитетом по таксономии вирусов. Критерием выделения новых родов является низкий уровень гомологии аминокислотного состава входящих в него вирусов с представителями других родов: P1<40%; P2<40%; P3<50%.

В 2013 г. А. Boros с соавт. предложили сформировать род *Kunsagivirus*, название которого образовано от названия венгерского региона Кунсаг, где впервые был изолирован прототипный кунсагивирус А (KunsV-A – kunsagivirus A virus) от сизоворонки обыкновенной (*Coracias garrulus*). Этот вирус ближе всего к *Aquamavirus A*, но уровень гомологии белков достаточно мал: P1 (26,3%), P2 (25,8%), P3 (28,4%), 2C (34,7%), 3D (34,9%) [14].

В 2014 г. T.F. F. Ng с соавт. изолировали от кошки в Португалии новый пикорнавирус, который имел примерно равную гомологию белков как с представителями рода *Kobuvirus* (≈41%), так и *Salivirus* (≈40%), что и предопределило его название – сакобувирус А (SakoV-A – sakobuvirus A), а также определяемый им новый возможный род *Sakobuvirus* [28].

Гэльское слово «сицини» (цыпленок) стало основой для названия нового сицинивируса 1 (SicV 1 – sicinivirus 1), изолированного в 2014 г. в Ирландии [15]. Этот вирус обладает признаками основоположника нового рода (*Sicinivirus*), поскольку гомология его белков с ближайшим к нему PSSRV-A составляет 30,5% (P1), 38,1% (P2), 46,8% (P3).

Не вполне удачным, с точки зрения современных представлений, является и название рода *Enterovirus*, так как он объединяет и энтеровирусы, и риновирусы (табл. 4), более удачным и менее всего революционным было бы название *Enterhivirus* (entero + rhino + virus).

В связи с изоляцией нового кардиовируса из болюсов лабораторных серых крыс (*Rattus norvegicus*) [20] имеет смысл унифицировать названия видов в составе *Cardiovirus* (см. табл. 4): EMCV → cardiovirus A (CARDV-A); ThV → cardiovirus B (CARDV-B); novel cardiovirus → cardiovirus C (CARDV-C). Аналогичная унификация названий напрашивается тогда и в роде *Parechovirus* и *Sapelovirus*: HPeV → parechovirus A (PAREV-A); LV → parechovirus B (PAREV-B); PSV → sapelovirus A (SAPV-A);

Таблица 1. Клеточные рецепторы, установленные для представителей семейства *Picornaviridae*

Род	Вирус	Рецептор
<i>Aphthovirus</i>	FMDV	Гепарансульфат и $\alpha\beta_6$ -интегрин
	ERAV	Сиаловая кислота
<i>Cardiovirus</i>	EMCV	VCAM-1 (от англ. Vascular Cell Adhesion Molecule 1, CD106)
	TMEV	Сиаловая кислота и гепарансульфат (для штаммов с высоким уровнем нейровирулентности)
<i>Enterovirus</i>	CV-B	CAR (от англ. Coxsackievirus/Adenovirus Receptor)
	EV-D70	Сиаловая кислота
	HEV-B/ECHO-1	VLA-2 (от англ. Very Late Antigen 2; $\beta 1$ -integrin)
	HEV-C, HRV	ICAM-1 (от англ. Intracellular Adhesion Molecule 1)
	HRV	LDLR (от англ. Low-Density Lipoprotein Receptor)
	HEV-C/PV- {1..3}	PVR (от англ. PolioVirus Receptor)
<i>Parechovirus</i>	HPeV-1	$\alpha\beta_3$ - и $\alpha\beta_6$ -интегрины

 Таблица 2. Краткая характеристика родов семейства *Picornaviridae*

Род	Происхождение названия	Хозяева	Прототипный вирус (см. табл. 4)
<i>Aphthovirus</i>	От др.-греч. ἄφθη – везикула – в соответствии с ведущим симптомом заболевания, вызываемого прототипным вирусом	Млекопитающие (включая человека)	FMDV
<i>Aquamavirus</i>	От лат. <i>aqua</i> – вода и лат. <i>mammalia</i> – млекопитающие	Млекопитающие	SAMV-A
<i>Avihepatovirus</i>	От лат. <i>avis</i> – птица и др.-греч. ἥπαρ – печень	Птицы	DHAV
<i>Avisivirus</i>	От англ. AVIhepatovirus-clade viruses – вирусы кластера, соседнего с кластером, содержащим вирусы рода <i>Avihepatovirus</i>	Птицы	AVSIV-A
<i>Cardiovirus</i>	От др.-греч. καρδιά – сердце	Млекопитающие (включая человека)	EMCV
<i>Cosavirus</i> ^{*, **}	От англ. COmmon Stool-Associated picornaviruses – обычные пикорнавирусы каловых масс	Млекопитающие (включая человека)	HCoSV-A
<i>Dicpivirus</i>	От англ. DIClstronic Picornaviruses – дицистронные пикорнавирусы	Млекопитающие	CaDCV-A
<i>Enterovirus</i>	От др.-греч. ἔντερον – кишка	Млекопитающие (включая человека)	HEV-C
<i>Erbovirus</i>	От названия прототипного вируса – Equine Rhinitis B virus	Млекопитающие	ERBV
<i>Gallivirus</i>	От латинского названия отряда курообразных (<i>Galliformes</i>), к которому относятся основные хозяева вируса	Птицы	GALV-A
<i>Hepatovirus</i>	От др.-греч. ἥπαρ – печень	Млекопитающие (включая человека)	HAV
<i>Hunnivirus</i>	От англ. HUNgary and Northern Ireland – Венгрия и Северная Ирландия, где были изолированы первые полностью отсеквенированные штаммы	Млекопитающие	HUNNV-A
<i>Kobuvirus</i>	От яп. 𪛗𪛐𪛑 (кобу) – бугорок, который напоминает вирион на электронно-микроскопических фотографиях	Млекопитающие (включая человека)	AiV
<i>Megrivirus</i>	От лат. названия индейки (<i>MEleGRIs gallopavo</i>) – хозяина прототипного вируса	Птицы	MELV-A
<i>Mischivirus</i>	От латинского названия летучих мышей обыкновенных долгокрылов (<i>Mlniopterus SCHreibersii</i>), от которых был изолирован прототипный вирус	Млекопитающие	MISHV-A
<i>Mosavirus</i>	От англ. MOuse Stool-Associated picornavirus – пикорнавирус, ассоциированный с болюсами мышей	Млекопитающие	MOSAV-A
<i>Oscivirus</i>	От лат. oscen – вещая птица	Птицы	OSCV-A
<i>Parechovirus</i>	От др.-греч. приставки παρᾱ, означающей отличие, и ECHO-вирусы***	Млекопитающие (включая человека)	HPeV
<i>Pasivirus</i>	От англ. PArecho Slster-clade virus – вирусы, родственные парэховирусам	Млекопитающие	SPaV-A
<i>Passerivirus</i>	От латинского названия отряда воробьинообразных (<i>Passeriformes</i>), к которому относятся основные хозяева вируса	Птицы	PSSRV-A
<i>Rosavirus</i>	От англ. ROdent Stool-Associated picornavirus – пикорнавирусы, ассоциированные с каловыми массами грызунов	Млекопитающие	ROSAV-A
<i>Salivirus</i>	От англ. Stool Aishi-Like viruses – Айши-подобные вирусы, обнаруживаемые в каловых массах	Млекопитающие (включая человека)	SAV
<i>Sapelovirus</i>	От англ. Simian, Avian and Porcine Entero-Like viruses – вирусы обезьян, птиц и свиней, подобные вирусам рода <i>Enterovirus</i>	Млекопитающие, птицы	PSV
<i>Senecavirus</i>	От названия прототипного вируса – Seneca Valley virus	Млекопитающие	SVV
<i>Teschovirus</i>	От названия прототипного вируса – porcine TESCHOvirus	Млекопитающие	PTV
<i>Tremovirus</i>	От англ. epidemic TREMO – устар. названия заболевания птиц, этиологически связанного с прототипным вирусом	Птицы	AEV

Окончание табл. 2

Род	Происхождение названия	Хозяева	Прототипный вирус (см. табл. 4)
Неклассифицированные	Рыбы, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие		

Примечание. * – ранее косавирусы назывались декавирусами (*Dekavirus*); ** – *Cosavirus* не следует путать с родом *Varicosavirus*, который не классифицирован до уровня семейства и содержит вирусы растений с однонитевой вРНК негативной полярности [32]; *** ECHO – сокращение от англ. Enteric Cytopathic Human Orphan, т.е. кишечные вирусы человека, не связанные с заболеванием (здесь обычно имеется в виду перевод слова «orphan» как «сиротка», апеллируя к отсутствию у этих вирусов «родительской нозологии»; однако возможен и другой перевод: «orphan» – зависшие данные в базе данных, указывая на отсутствие заполненности поля «нозология»).

Таблица 3. Изменение таксономического статуса вирусов семейства *Picornaviridae*

Прежнее таксономическое положение		Новое таксономическое положение		
род в <i>Picornaviridae</i>	вирус*	вирус*/серотип	род	семейство
<i>Cardiovirus</i>	TLV	ThV/TRV	<i>Cardiovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
<i>Enterovirus</i>	BEV-A	EV-E	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	BEV-B	EV-F	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	ECHO-8	EV-B/ECHO-1	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	ECHO-10	MRV-1	<i>Orthoreovirus</i>	<i>Reoviridae</i>
	ECHO-22	HPeV/HPeV-1	<i>Parechovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	ECHO-23	HPeV/HPeV-2	<i>Parechovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	ECHO-28	HRV-A/HRV-A1	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	EV-72	HAV/HAV-1	<i>Hepatovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	EV- {103, 108, 112, 115, 121}	EV-J {103, 108, 112, 115, 121}	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	CV-A15	EV-C/CV-A11	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	CV-A18	EV-C/CV-A13	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	CV-A23	EV-B/ECHO-9	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	HEV-A	EV-A	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	HEV-B	EV-B	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	HEV-C	EV-C	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	HEV-D	EV-D	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	PEV- {1..7, 11..13}	PTV- {1..10}	<i>Teschovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	PEV-8	PSV/PSV-1	<i>Sapelovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	PEV- {9, 10, 14, 15}	EV-G	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	PEV-B	EV-G	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	PV	EV-C/PV- {1..3}	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	SA4	EV-H/SEV-A1	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	SEV-A	EV-H	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	Simian EV {N125, N203}	EV-108	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	SV2	SSV/SSV-1	<i>Sapelovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	SV {4, 28}	EV-H/SEV-A1	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	SV {16, 18, 42, 44, 45}	SSV/SSV-3	<i>Sapelovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	SV49	SSV/SSV-2	<i>Sapelovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
<i>Kobuvirus</i>	AiV	AiV-A	<i>Kobuvirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	BKV	AiV-B	<i>Kobuvirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	PKV	AiV-C	<i>Kobuvirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
<i>Rhinovirus</i>	BRV- {1, 3}	BRAV/BRAV- {1, 2}	<i>Aphtovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	BRV-2	BRBV/BRBV-1	<i>Aphtovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	ERV-1	ERAV/ERAV-1	<i>Aphtovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	ERV- {2, 3}	ERBV/ERBV- {1, 2}	<i>Erbovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	HRV- {1, 2, 7, 8..13, 15, 16, 18..25, 28..34, 36, 38..41, 43..47, 49..51, 53..68, 71, 73..78, 80..82, 85, 88..90, 94..96, 98, 100..103}	HRV-A/HRV-A {1, 2, 7, 8..13, 15, 16, 18..25, 28..34, 36, 38..41, 43..47, 49..51, 53..68, 71, 73..78, 80..82, 85, 88..90, 94..96, 98, 100..103}	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	HRV- {3..6, 14, 17, 26, 27, 35 37, 42, 48 52, 69, 70, 72, 79, 83, 84, 86, 91..93, 97, 99}	HRV-B/HRV-B {3..6, 14, 17, 26, 27, 35 37, 42, 48 52, 69, 70, 72, 79, 83, 84, 86, 91..93, 97, 99}	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	HRV-87	EV-D/EV-D68	<i>Enterovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
Неклассифицированные	DHV-1	DHAV/DHAV-1	<i>Avihepatovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	DHV- {2, 3}	AAstV 3	<i>Avastrovirus</i>	<i>Astroviridae</i>
	DPIVW90A	ASV/ASV-1	<i>Sapelovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>

Прежнее таксономическое положение		Новое таксономическое положение		
род в <i>Picornaviridae</i>	вирус*	вирус*/серотип	род	семейство
	MschPV	MISHV-A	<i>Mishivirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	PEV-8	PSV	<i>Sapelovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	PEV-A	PSV	<i>Sapelovirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	THV	MELV-A/MELV-A	<i>Megrivirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	TRDV-1	OSCV	<i>Oscivirus</i>	<i>Picornaviridae</i>
	TRDV- {2, 3}	PSSRV	<i>Passerivirus</i>	<i>Picornaviridae</i>

Примечание. * – AAstV 1 – авастровирус 1 (avastrovirus 1); MRV – орторевовирус млекопитающих (mammalian orthoreovirus). Остальные сокращения см. по тексту. В фигурных скобках приводится перечисление изменяемых фрагментов: например, HRV-A {1, 2} – это HRV-A1 и HRV-A2. Двоеточие означает диапазон целочисленных значений: например, 1..3 – это 1, 2, 3.

Таблица 4. Современный состав семейства *Picornaviridae*

Род	Вирус	Серотипы вируса ¹
<i>Aquamavirus</i>	Аквмавирус тюленей А (SAMV-A – seal aquamavirus A) (прототипный)	SAMV-A {1, 2}
<i>Aphtovirus</i>	Вирус ринита А крупного рогатого скота (BRAV – bovine rhinitis A virus)	BRAV- {1, 2} ²
	Вирус ринита В крупного рогатого скота (BRBV – bovine rhinitis B virus)	BRBV-1 ³
	Вирус ринита А лошадей (ERAV – equine rhinitis A virus)	ERAV-1 ⁴
	Вирус ящура (FMDV – foot-and-mouth disease virus) (прототипный)	FMDV- {A, C, O, SAT {1..3}, Asia 1}
<i>Avihepatovirus</i>	Вирус гепатита А уток (DHAV – duck hepatitis A virus) (прототипный)	DHAV- {1..3} ⁵
<i>Avisivirus</i>	Ависивирус А (AVSIV-A – avisivirus A) (прототипный)	Пикорнавирус кур {2, 3} (CPV- {2, 3} – chicken picornavirus {2, 3})
<i>Cardiovirus</i>	Вирус энцефаломиокардита (EMCV – encephalomyocarditis virus) (прототипный)	EMCV-1 ⁶
		EMCV-2
	Тейловирус (ThV – theilovirus) ⁷	Вирус Саффолд {1..9} (SAFV – Saffold virus)
		Вирус Сихотэ-Алинь (SAV – Sikhote-Alin virus)
		Вирус лихорадки долины Сырдарьи (SDV-FV – Syr-Darya Valley fever virus)
		Теравирус (TRV – theravirus)
		Вирус Тейлера мышей (TMEV – Theiler's murine encephalomyelitis virus)
		Вирус вильюйского энцефаломиелита человека (VHEV – Vilyuisk human encephalomyelitis virus)
<i>Cosavirus</i>	Косавирус человека А (HCoSV-A – human cosavirus A) (прототипный)	HCoSV-A {1..4}
	Косавирус человека В (hcosv-B – human cosavirus B)	HCoSV-B1
	Косавирус человека С (hcosv-C – human cosavirus C)	HCoSV-C1
	Косавирус человека D (hcosv-D – human cosavirus D)	HCoSV-D1
	Косавирус человека E (hcosv-E – human cosavirus E)	HCoSV-E1
<i>Dicipivirus</i>	Кадипивирус А (cadcv-A – cadicivirus A – canine dicipivirus A) (прототипный)	CaDCV-A1
<i>Enterovirus</i>	Энтеровирус А (EV-A – enterovirus A) ⁸	Энтеровирус бабуинов A13 (BA13 – baboon enterovirus A13)
		Вирус Коксаки А {2..8, 10, 12, 14, 16} (CV – coxsackievirus)
		Энтеровирус А {71, 76, 89..92, 114, 119} (EV – enterovirus)
		Обезьяний вирус {19, 43, 46} (SV – simian virus)
	Энтеровирус В (HEV-B – enterovirus B) ⁹	CV- {A9, B {1..4, 6, 9}}
		CV-B5 ¹⁰
		ECHO- {1..7, 9, 11..21, 24..27, 29..33} ¹¹
		EV-B {69, 73..75, 77..88, 93, 97, 98, 100, 101, 106, 107, 110}
		EV-SA5
	Энтеровирус С (HEV-C – enterovirus C) ¹² (прототипный)	CV-A {1, 11, 13, 17, 19..22, 24}
		EV-C {95, 96, 99, 102, 104, 105, 109, 113, 116}
		Вирус полиомиелита {1..3} (pv – poliovirus)
	Энтеровирус D (HEV-D – enterovirus D) ¹³	EV-D {68, 70, 94, 111, 120} ¹⁴
	Энтеровирус E (EV-E – enterovirus E) ¹⁵	EV-E {1..4}

Продолжение табл. 4

Род	Вирус	Серотипы вируса ¹
	Энтеровирус F (EV-F – enterovirus F) ¹⁶	EV-F {1..6}
	Энтеровирус G (EV-G – enterovirus G) ¹⁷	Энтеровирус овец (OEV – ovine enterovirus)
		Энтеровирус свиней – {9, 10, 14, 15} (PEV- {9, 10, 14, 15} – porcine enterovirus {9, 10, 14, 15})
	Энтеровирус H (EV-H – enterovirus H) ¹⁸	Энтеровирус обезьян A1 (SEV-A1 – simian enterovirus A1) ¹⁹
		бляшкообразующий вирус A-2 (A2V – A-2 plaque virus)
	Энтеровирус J (EV-J – enterovirus J)	EV-J {103, 108, 112, 115, 121} ²⁰
	Риновирус человека A (HRV-A – human rhinovirus A)	HRV-A {1, 2, 7, 8..13, 15, 16, 18..25, 28..34, 36, 38..41, 43..47, 49..51, 53..68, 71, 73..78, 80..82, 85, 88..90, 94..96, 98, 100..103}
	Риновирус человека B (HRV-B – human rhinovirus B)	HRV-B {3..6, 14, 17, 26, 27, 35 37, 42, 48 52, 69, 70, 72, 79, 83, 84, 86, 91..93, 97, 99}
	Риновирус человека C (HRV-C – human rhinovirus C)	HRV-C {1..50}
	Неклассифицированные вирусы рода <i>Enterovirus</i>	SV {6, 47}
<i>Erbovirus</i>	Вирус ринита лошадей B (ERBV – equine rhinitis B virus) (прототипный)	ERBV- {1..3} ²¹
<i>Gallivirus</i>	Галливирус A (GALV-A – gallivirus A)	GALV-A
<i>Hepatovirus</i>	Вирус гепатита A (HAV – hepatitis A virus) ²² (прототипный)	HAV-1
<i>Hunnivirus</i>	Хуннивирус A (HUNNV-A – hunnivirus A)	HUNNV-A
<i>Kobuvirus</i>	Вирус Айши A (AiV-A – Aichi virus A) (прототипный)	AiV-A1
		Кобувирус летучих мышей (batkv – bat kobuvirus)
		Кобувирус собак (CKV – canine kobuvirus)
		Кобувирус мышей (mukv – murine kobuvirus)
	Вирус Айши B (aiV-B – Aichi virus B) ²³	AiV-B {1, 2} ²⁴
	Вирус Айши C (aiV-C – Aichi virus C) ²⁵	AiV-C
<i>Megrivirus</i>	Мелегривир A (MELV – megrivirus A) ²⁶ (прототипный)	MELV-A
<i>Mishivirus</i>	Мишивир A (MISHV – mishivirus A) ²⁷ (прототипный)	MISHV-A
<i>Mosavirus</i>	Мосавир A (MOSAV – mosavirus A) (прототипный)	MOSAV-A {1, 2}
<i>Oscivirus</i>	Осцивир A (OSCV – oscivirus A) ²⁸ (прототипный)	OSCV-A
<i>Pasivirus</i>	Пасивир свиней A (spav – swine pasivirus A) (прототипный)	SPaV-A
<i>Passerivirus</i>	Пассеривир A (PSSRV-A – passerivirus A) ²⁹ (прототипный)	PSSRV-A
<i>Parechovirus</i>	Парэховир человека (HPeV – human parechovirus) (прототипный)	HPeV- {1..16} ³⁰
	Вирус Льюнган (LV – Ljungan virus)	LV- {1..4}
<i>Rosavirus</i>	Росавир A (ROSAV-A – rosavirus A)	ROSAV-A {1, 2}
<i>Salivirus</i>	Класевир человека 1 (HKLV-1 – human klassevirus 1) ³¹	HKLV-1
	Саливир (sav – salivirus) (прототипный)	SaV NG-J1
<i>Sapelovirus</i>	Сапеловир свиней (PSV – porcine sapelovirus) (прототипный)	PSV-1 ³²
	Сапеловир обезьян (SSV – simian sapelovirus) ³³	SSV- {1..3}
	Сапеловир мышей (musv – murine sapelovirus)	MuSV-1
	Сапеловир птиц (avsv – avian sapelovirus)	AvSV-1
<i>Senecavirus</i>	Вирус Сенека – Валли (SVV – Seneca Valley virus)	SVV-1
<i>Teschovirus</i>	Вирус тешенской болезни свиней (PTV – porcine teschovirus)	PTV- {1..13} ³⁴
<i>Tremovirus</i>	Вирус энцефаломиелита птиц (AEV – avian encephalomyelitis virus)	AEV-1
Неклассифицированные вирусы семейства <i>Picornaviridae</i>	Пикорнаподобный вирус баррамунди (BaPV – barramundi picorna-like virus)	BaPV-1
	Пикорнавирус синезаберного солнечника (BGPV – bluegill picornavirus)	BGPV-1
	Пикорнавирус карпа (CPV – carp picornavirus)	CPV-1
	Пикорнавирус угря (EPV – eel picornavirus)	EPV-1
	Пикорнавирус кошек (FePV – feline picornavirus)	FePV-1
	Пикорнавирус Йа-йо (IaPV – Ia io picornavirus) ³⁵	IaPV-1
	Пикорнавирус сизого голубя (PiPV – pigeon picornavirus)	PiPV-1
	Пикорнавирус азиатского подковоноса (RafPV – <i>Rhinolophus affinis</i> picornavirus)	RafPV-1

Род	Вирус	Серотипы вируса ¹
	Пикорнаподобный вирус морских окуней (SBPV – sea-bass picorna-like virus)	SBPV-1
	Пикорнаподобный вирус корюшки (smpv – smelt picorna-like virus)	SmPV- {1..2}
	Пикорнавирус черепах (TPV – tortoise picornavirus)	TPV-1
	Пикорнаподобный вирус белокорого палтуса (tupv – turbot picorna-like virus)	TuPV-1

Примечание. ¹ В большинстве случаев серотипы прежде рассматривались как самостоятельные вирусы.

² BRAV-{1, 2} синонимичны бывшим риновирусам {1, 3} KPC (BRV-{1, 3} – bovine rhinovirus {1, 3}), входившим в не существующий ныне род *Rhinovirus*.

³ BRBV-1 синонимичен бывшему риновирусу 2 KPC (BRV-2 – bovine rhinovirus 2), входившему в не существующий ныне род *Rhinovirus*.

⁴ ERAV-1 синонимичен бывшему риновирусу 1 лошадей (ERV-1 – equine rhinovirus 1), входившему в не существующий ныне род *Rhinovirus*.

⁵ DHAU-1 включает ранее самостоятельный вирус гепатита уток 1 (DHV-1 – duck hepatitis virus 1).

⁶ Вирусы Менго (MENV – Mengovirus), мышей Эльберфельд (MEV – нем. Maus Elberfeld Virus) и Колумбия-SK (CoISKV – Columbia-SK virus), ранее считавшиеся самостоятельными, являются штаммами EMCV-1.

⁷ Название ThV происходит от англ. Theiler's murine encephalomyelitis-like virus (вирус, подобный вирусу Тейлера мышей).

⁸ До 2014 г. – энтеровирус человека А (HEV-A – human enterovirus A).

⁹ До 2014 г. – энтеровирус человека В (HEV-B – human enterovirus B).

¹⁰ CV-B5 включает ранее самостоятельный вирус везикулярной болезни свиней (SVDV – swine vesicular disease virus).

¹¹ ECHO-9 включает ранее самостоятельный вирус Коксаки A23 (CV-A23 – coxsakievirus A23).

¹² До 2014 г. – энтеровирус человека С (HEV-C – human enterovirus C).

¹³ До 2014 г. – энтеровирус человека D (HEV-D – human enterovirus D).

¹⁴ EV-D68 включает ранее самостоятельный вирус ринита человека 87 (HRV-87 – human rhinovirus 87).

¹⁵ До 2014 г. – энтеровирус крупного рогатого скота человека А (BEV-A – bovine enterovirus A), включая серотипы BEV-A{1..4}; еще ранее BEV-A назывался энтеровирусом крупного рогатого скота 1-го типа (BEV-1 – bovine enterovirus 1).

¹⁶ До 2014 г. – энтеровирус крупного рогатого скота человека В (BEV-B – bovine enterovirus B), включая серотипы BEV-B{1..6}; еще ранее BEV-B назывался энтеровирусом крупного рогатого скота 2-го типа (BEV-2 – bovine enterovirus 2).

¹⁷ До 2014 г. – энтеровирус свиней В (PEV-B – porcine enterovirus B).

¹⁸ До 2014 г. – энтеровирус обезьян А (SEV-A – simian enterovirus A).

¹⁹ SEV-A1 включает ранее самостоятельные вирусы SV{4, 28} и SA4.

²⁰ Ранее EV-J{103, 108, 112, 115, 121} относились к группе неклассифицированных энтеровирусов и обозначались как EV-{103, 108, 112, 115, 121}.

²¹ ERBV-{1, 2} синонимичны риновирусам лошадей {2..3} (ERV-{2..3} – equine rhinovirus {2..3}), входившим в не существующий ныне род *Rhinovirus*.

²² Синонимичен энтеровирусу 72 (EV-72 – enterovirus 72).

²³ Прежнее название – кобувирус крупного рогатого скота (BKV – bovine kobuvirus).

²⁴ AiV-B1 синонимичен BKV, а AiV-B1 – кобувирусу овец (SKV – sheep kobuvirus).

²⁵ Прежнее название – кобувирус свиней (PKV – porcine kobuvirus).

²⁶ MELV-A синонимичен вирусу гепатита индеек (THV – turkey hepatitis virus).

²⁷ MISHV-A ранее считался неклассифицированным вирусом и назывался пикорнавирус обыкновенного длинокрыла (*MschPV* – *Miniopiterus schreibersii* picornavirus).

²⁸ Прежнее название – вирус дроздов 1 (TRDV-1 – turdivirus 1).

²⁹ Синонимичен вирусу дроздов {2, 3} (TRDV-{2, 3} – turdivirus {2, 3}).

³⁰ HPeV-{1, 2} ранее классифицировались как ECHO-{22, 23} соответственно.

³¹ Термин *klassevirus* происходит от англ. Koby-Like viruses Associated with Stool and SEwage – кобуподобные вирусы, ассоциированные с каловыми массами и сточными водами.

³² PSV-1 синонимичен энтеровирусу А свиней (PEV-A – porcine enterovirus A) и энтеровирусу 8 свиней (PEV-8 – porcine enterovirus 8), в качестве которых он ранее фигурировал в научной литературе.

³³ SSV-1 синонимичен обезьяньему вирусу 2 (SV2 – simian virus 2), в качестве которого он ранее фигурировал в научной литературе.

³⁴ PTV-1 синонимичен энтеровирусу свиней 1 (PEV-1 – porcine enterovirus 1) и вирусу Тальфан (TALV – Talfan virus).

³⁵ Термин *la io* picornavirus происходит от местного южнокитайского названия гладконосых летучих мышей.

SSV → sapelovirus B (SAPV-B); MuSV → sapelovirus C (SAPV-C); AvSV → sapelovirus D (SAPV-D).

Назрела настоятельная необходимость в выделении внутри *Picornaviridae* таксономических уровней ранга подсемейства – таковых намечается, по меньшей мере, 5 (включая сделанные выше таксономические предложения):

- *Enterhivirinae*: *Enterhivirus*, *Sapelovirus*;
- *Cardiovirinae*: *Aphtovirus*, *Cardiovirus*, *Cosavirus*, *Erbovirus*, *Hunnivirus*, *Mishivirus*, *Mosavirus*, *Senecavirus*, *Teschovirus*;

- *Hepatovirinae*: *Hepatovirus*, *Tremovirus*;
- *Parechovirinae*: *Aquamavirus*, *Avihepatovirus*, *Avisivirus*, *Kunsagivirus*, *Parechovirus*, *Pasivirus*;
- *Salivirinae*: *Dicipivirus*, *Gallivirus*, *Kobuvirus*, *Megrivirus*, *Oscivirus*, *Passerivirus*, *Rosavirus*, *Sakobuvirus*, *Salivirus*, *Sicinivirus*.

Наконец, в среднесрочной перспективе источником новых пикорнавирусов и таксономических групп внутри *Picornaviridae* должны стать вирусы пресмыкающихся (*Reptilia*), земноводных (*Amphibia*) и рыб (*Pisces*).

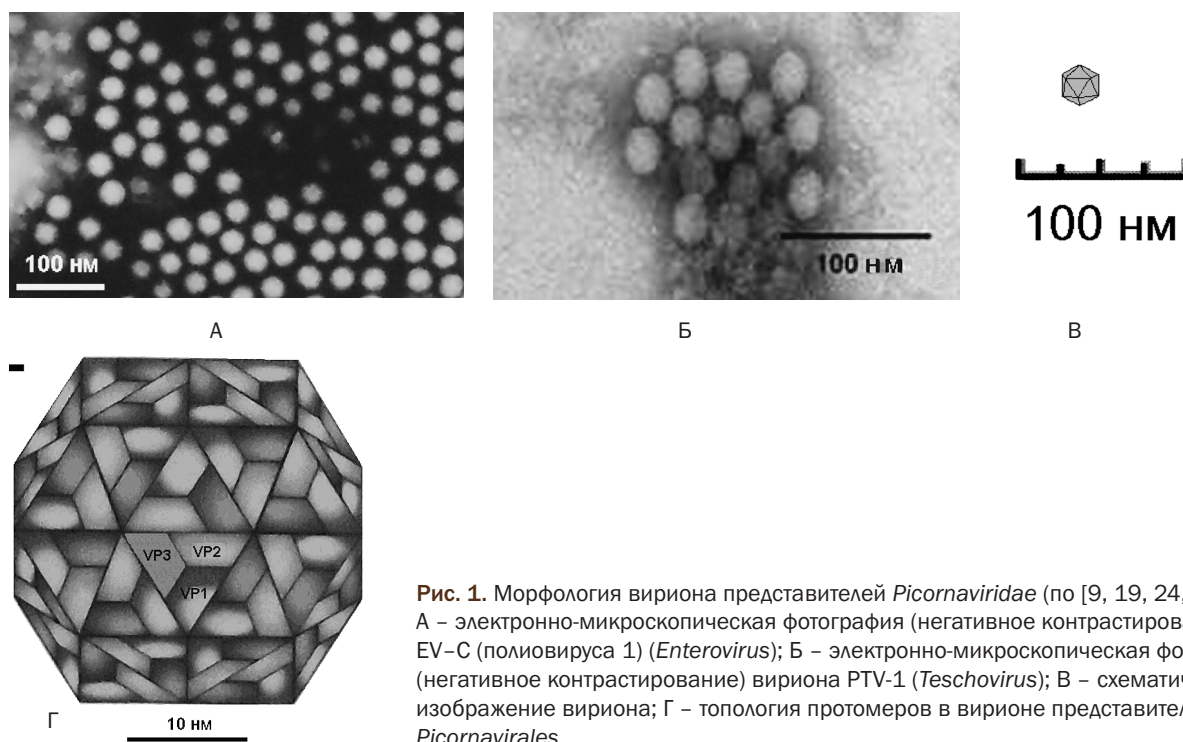


Рис. 1. Морфология вириона представителей *Picornaviridae* (по [9, 19, 24, 31, 33]): А – электронно-микроскопическая фотография (негативное контрастирование) EV-С (полиовируса 1) (*Enterovirus*); Б – электронно-микроскопическая фотография (негативное контрастирование) вириона PTV-1 (*Teschovirus*); В – схематическое изображение вириона; Г – топология протомеров в вирионе представителей *Picornavirales*

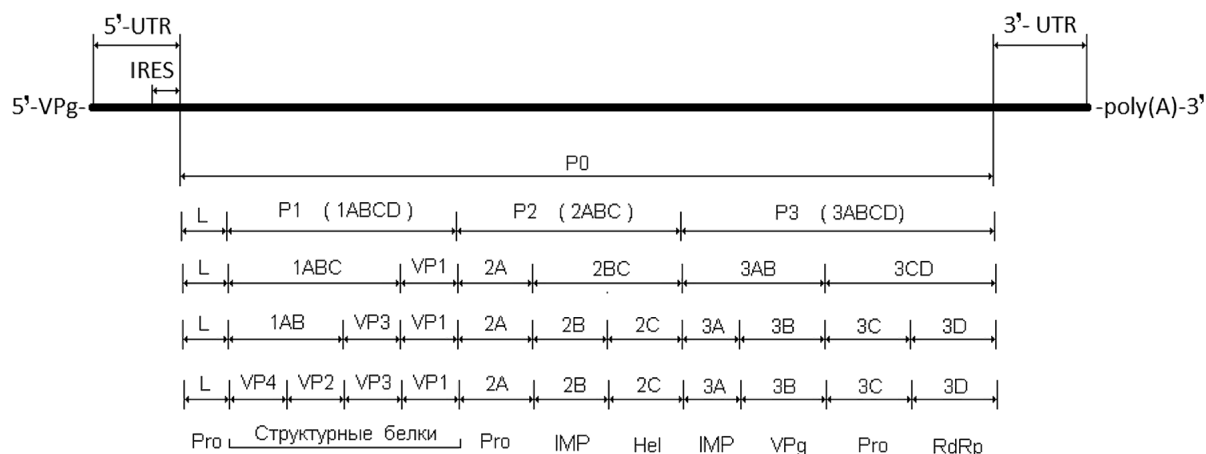


Рис. 2. Принципиальная схема генома и процессинга полипротеина P0 у представителей семейства *Picornaviridae* (см. сокращения в тексте)

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Щелканов Михаил Юрьевич – доктор биологических наук, доцент по специальности «Вирусология», профессор кафедры микробиологии и вирусологии ГБОУ ВПО «Тихоокеанский государственный медицинский университет» Минздрава России, заведующий лабораторией вирусологических исследований ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Приморском крае», Владивосток
 E-mail: adorob@mail.ru

Суняйкин Алексей Борисович – интерн лечебного факультета ГБОУ ВПО «Тихоокеанский государственный медицинский университет» Минздрава России, Владивосток
 E-mail: aleksey.sunyaykin@mail.ru

Коваленко Татьяна Сергеевна – интерн лечебного факультета ГБОУ ВПО «Тихоокеанский государственный медицинский университет» Минздрава России, Владивосток
 E-mail: tanag005@gmail.com

Львов Дмитрий Константинович – академик РАН, доктор медицинских наук, профессор, заведующий отделом экологии вирусов ФГБУ «Федеральный научно-исследовательский Центр эпидемиологии и микробиологии им. Н.Ф. Гамалеи» Минздрава России, Москва
 E-mail: dk_lvov@mail.ru

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаврюшина Е.С. Кооперация между белками пикорнавирусов для преодоления защитных механизмов клетки // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70, №3. С. 245–248.
2. Львов Д.К. Рождение и становление вирусологии // Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных / под ред. Д.К. Львова. М.: МИА, 2013. С. 29–46.
3. Львов Д.К., Альховский С.В., Щелканов М.Ю., Дeryabin П.Г. и др. Применение современных молекулярно-генетических технологий для обеспечения биологической безопасности // Вестн. Рос. воен.-мед. акад. 2014. №3. С. 115–127.
4. Львов Д.К., Альховский С.В., Щелканов М.Ю., Щетинин А.М. и др. Генетическая характеристика вируса лихорадки долины Сырдарьи (SDVFFV – Syr-Darya valley fever virus) (Picornaviridae, Cardiovirus), изолированного от человека и клещей *Hyalomma as. asiaticum* (Hyalomminae), *Dermacentor daghestanicus* (Rhipicephalinae) (Ixodidae) и *Ornithodoros coniceps* (Argasidae) в Казахстане и Туркмении // Вопр. вирусол. Т. 59, №4. С. 15–19.
5. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Отряд Picornavirales // Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных / под ред. Д.К. Львова. М.: МИА, 2013. С. 220–225.
6. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Дикцистровирусы (Dicistroviridae) // Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных / под ред. Д.К. Львова. М.: МИА, 2013. С. 225–228.
7. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Ифлавирусы (Iflaviridae) // Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных / под ред. Д.К. Львова. М.: МИА, 2013. С. 228–230.
8. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Марнавирусы (Marnaviridae) // Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных / под ред. Д.К. Львова. М.: МИА, 2013. С. 230–232.
9. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Пикорнавирусы (Picornaviridae) // Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных / под ред. Д.К. Львова. М.: МИА, 2013. С. 232–249.
10. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Сековирусы (Secoviridae) // Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных / под ред. Д.К. Львова. М.: МИА, 2013. С. 249–255.
11. Сарманова Е.С. Изучение этиологии виллюйского энцефаломиелита. Сообщение 1. Изучение биологических особенностей штаммов вируса, выделенного от больных людей // Вопр. мед. вирусол. М., 1960. С. 211–214.
12. Agol V.I. Picornavirus genome: an overview // Molecular Biology of Picornaviruses / eds. B.L. Semler, E. Wimmer. Washington, D. C.: ASM Press, 2002. P. 127–148.
13. Azzam O., Chancellor T.C. B. The biology, epidemiology, and management of rice tungro disease in Asia // Plant Dis. 2002. – Vol. 86. P. 88–100.
14. Boros A., Kiss T., Kiss O., Pankovics P. et al. Genetic characterization of a novel picornavirus distantly related to the marine mammal-infecting aquamaviruses in a long-distance migrant bird species, European Roller (*Coracias garrulus*) // J.Gen. Virol. 2013. Vol. 94. P. 2029–2035.
15. Bullman S., Kearney K., O'Mahony M., Kelly L. et al. Identification and genetic characterisation of a novel picornavirus from chickens // J.Gen. Virol. 2014. Vol. 95. P. 1094–1103.
16. Casals J. Immunological characterization of Vilyuisk human encephalomyelitis virus // Nature. 1963. Vol. 26, N 200. P. 339–341.
17. Choe S.S., Dodd D.A., Kirkegaard K. Inhibition of cellular protein secretion by picornaviral 3A proteins // Virology. 2005. Vol. 337. P. 18–29.
18. Culley A.I., Lang A.S., Suttle S.A. Family Marnaviridae // Virus Taxonomy: Ninth report of the international committee on taxonomy of viruses / eds A.M. Q. King, M.J. Adams, E.B. Carstens, E.J. Lefkowitz. Elsevier Science, 2011. P. 850–854.
19. Drexler J.F., Grywna K., Stcker A. et al. Novel human parechovirus from Brazil // Emerg. Infect. Dis. 2009. Vol. 15. P. 310–313.
20. Firth C., Bhat M., Firth M.A., Williams S.H. et al. Detection of zoonotic pathogens and characterization of novel viruses carried by commensal *Rattus norvegicus* in New York City // MBio. 2014. Vol. 5, N 5. pii: e01933–14.
21. Harding H.B., Schmidt N., Harding E.B. What are the poliomyelitis viruses? // Q. Bull. Northwest Univ. Med. Sch. 1952. Vol. 26, N 3. P. 228–234.
22. Juneau P., Lawrence J.E., Suttle C.A., Harrison P.J. Effects of viral infection on photosynthetic processes in the bloom-forming alga *Heterosigma akashiwo* // Aquat. Microb. Ecol. 2003. Vol. 31. P. 9–17.
23. Kuppeveld F.J. M., Melchers W.J. G., Kirkegaard K., Doedens J.R. Structure-function analysis of Coxsackie B3 virus protein 2B // Virology. 1997. Vol. 227. P. 111–118.
24. Le Call O., Christian P., Fauquet C.M. et al. Picornavirales, a proposed order of positive-sense single-stranded RNA viruses with pseudo T=3 virion architecture // Arch. Virol. 2008. Vol. 153, N 4. P. 715–727.
25. Liang Z., Manoj Kumar A.S., Jones M.S. et al. Phylogenetic analysis of the species Theilovirus: emerging murine and human pathogens // J. Virol. 2008. Vol. 82. P. 11545–11554.
26. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Alkhovsky S.V., Deryabin P.G. Zoonotic viruses of Northern Eurasia. Taxonomy and ecology. Elsevier; Academic Press, 2014. 452 p.
27. Lyles D.S. Cytopathogenesis and inhibition of host gene expression by RNA viruses // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2000. Vol. 64, N 4. P. 709–724.
28. Ng T.F. F., Mesquita J.R., Nascimento M.S., Kondov N.O. et al. Feline fecal virome reveals novel and prevalent enteric viruses // Vet. Microbiol. 2014. Vol. 171. P. 102–111.
29. Ohsawa K., Watanabe Y., Miyata H., Sato H. Genetic analysis of a Theiler's-like virus isolated from rats // Comp. Med. 2003. Vol. 53. P. 44–49.
30. Pritchard A.E., Strom T., Lipton H.L. Nucleotide sequence identifies Vilyuisk virus as a divergent Theiler's virus // Virology. 1992. Vol. 191, N 1. P. 469–472.

31. Sanfacon H., Gorbalenya A.E., Knowles N.J., Chen Y.P. Order Picornavirales // *Virus Taxonomy: Ninth report of the international committee on taxonomy of viruses* / eds A.M. Q. King, M.J. Adams, E.B. Carstens, E.J. Lefkowitz. Elsevier Science, 2011. P. 835–839.

32. Sasaya T., Kusaba S., Ishikawa K., Koganezawa H. The nucleotide sequence of RNA1 of Lettuce big-vein virus, genus Varicosavirus, reveals its relation to nonsegmented negative-strand RNA viruses // *Virology*. 2002. Vol. 297, N 2. P. 289–297.

33. Stanway G., Brown F., Christian P. et al. Picornaviridae // *Virus Taxonomy. Eight Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses* / eds. C.M. Fauquet, M.A. Mayo, J. Maniloff et al. Elsevier; Academic Press, 2005. P. 757–778.

34. Sun G., Zhang X., Yi M., Shao S., Zhang W. Analysis of the genomic homologous recombination in Theilovirus based on complete genomes // *Viol. J.* 2011. Vol. 8. P. 439.

REFERENCES

1. Gavryushina E.S. Cooperation between picornavirus proteins to overcome cells protective mechanisms. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal. Society. Biology]. 2009. Vol. 70 (3): 245–8. (in Russian)

2. Lvov D.K. Birth and formation of virology. *Virology guidelines. Viruses and viral infections of humans and animals* / ed. D.K. Lvov. M.: MIA, 2013: 29–46. (in Russian)

3. Lvov D.K., S.V. Alhovskiy, Schelkanov M.Yu., Deryabin P.G. et al. Usage of modern molecular genetic techniques for biosafety. *Vestnik Rossiyskoy voenno-meditsinskoy akademii* [Bulletin of the Russian Medical Military Academy]. 2014; 3: 115–27. (in Russian)

4. Lvov D.K., Alhovskiy S.V., Schelkanov M.Yu., Schetin A.M. et al. Genetic characterization of the Syr Darya valley fever virus (SDVFF – Syr-Darya valley fever virus) (Picornaviridae, Cardiovirus), isolated from humans and ticks *Hyalomma as. asiaticum* (Hyalomminae), *Dermacentor daghestanicus* (Rhipicephalinae) (Ixodidae) and *Ornithodoros coniceps* (Argasidae) in Kazakhstan and Turkmenistan. *Problemy virusologii* [Problems. of Virusol.]. 2014; Vol. 59 (4): 15–9. (in Russian)

5. Lvov D.K., Schelkanov M.Y. Picornavirales military force. *Virology guidelines. Viruses and viral infections of humans and animals* / ed. D.K. Lvov. Moscow: MIA, 2013: 220–5. (in Russian)

6. Lvov D.K., Schelkanov M.Y. Dicistroviruses (Dicistroviridae). *Virology guideline. Viruses and viral infections of humans and animals* / ed. D.K. Lvov. Moscow: MIA, 2013: 225–8. (in Russian)

7. Lvov D.K., Schelkanov M.Y. Iflaviruses (Iflaviridae). *Virology guideline. Viruses and viral infections of humans and animals* / ed. D.K. Lvov. Moscow: MIA, 2013: 228–30. (in Russian)

8. Lvov D.K., Schelkanov M.Y. Marnaviruses (Marnaviridae). *Virology guideline. Viruses and viral infections of humans and animals* / ed. D.K. Lvov. Moscow: MIA, 2013: 230–2. (in Russian)

9. Lvov D.K., Schelkanov M.Y. Picornaviruses (Picornaviridae). *Virology guideline. Viruses and viral infections of humans and animals* / ed. D.K. Lvov. Moscow: MIA, 2013: 232–49. (in Russian)

10. Lvov D.K., Schelkanov M.Y. Sekoviruses (Secoviridae). *Virology guideline. Viruses and viral infections of humans and animals* / ed. D.K. Lvov. Moscow: MIA, 2013: 249–55. (in Russian)

11. Sarmanova E.S. The study of the etiology of Viliuisk encephalomyelitis. Message 1. Study of biological charac-

teristics of virus strains isolated from patients. *Questions of Medical Virology*. Moscow: 1960: 211–4. (in Russian)

12. Agol V.I. Picornavirus genome: an overview. *Molecular Biology of Picornaviruses* / eds. B.L. Semler, E. Wimmer, Washington D.C.: ASM Press, 2002: 127–48.

13. Azzam O., Chancellor T.C. B. The biology, epidemiology, and management of rice tungro disease in Asia. *Plant Dis.* 2002; Vol. 86: 88–100.

14. Boros A., Kiss T., Kiss O., Pankovics P. et al. Genetic characterization of a novel picornavirus distantly related to the marine mammal-infecting aquamaviruses in a long-distance migrant bird species, European Roller (*Coracias garrulus*). *J Gen Virol.* 2013; Vol. 94: 2029–35.

15. Bullman S., Kearney K., O'Mahony M., Kelly L. et al. Identification and genetic characterisation of a novel picornavirus from chickens. *J Gen Virol.* 2014; Vol. 95: 1094–103.

16. Casals J. Immunological characterization of Vilyuisk human encephalomyelitis virus. *Nature.* 1963; Vol. 26 (200): 339–41.

17. Choe S.S., Dodd D.A., Kirkegaard K. Inhibition of cellular protein secretion by picornaviral 3A proteins. *Virology.* 2005; Vol. 337: 18–29.

18. Culley A.I., Lang A.S., Suttle S.A. Family Marnaviridae. *Virus Taxonomy: Ninth report of the international committee on taxonomy of viruses* / eds A.M. Q. King, M.J. Adams, E.B. Carstens, E.J. Lefkowitz. Elsevier Science, 2011: 850–4.

19. Drexler J.F., Grywna K., Stcker A. et al. Novel human parechovirus from Brazil. *Emerg. Infect. Dis.* 2009; Vol. 15: 310–3.

20. Firth C., Bhat M., Firth M.A., Williams S.H. et al. Detection of zoonotic pathogens and characterization of novel viruses carried by commensal *Rattus norvegicus* in New York City. *MBio.* 2014; Vol. 5 (5): e01933–14.

21. Harding H.B., Schmidt N., Harding E.B. What are the poliomyelitis viruses? *Q. Bull Northwest Univ. Med. Sch.* 1952; Vol. 26 (3): 228–34.

22. Juneau P., Lawrence J.E., Suttle C.A., Harrison P.J. Effects of viral infection on photosynthetic processes in the bloom-forming alga *Heterosigma akashiwo*. *Aquat Microb Ecol.* 2003; Vol. 31: 9–17.

23. Kuppeveld F.J. M., Melchers W.J. G., Kirkegaard K., Doedens J.R. Structure-function analysis of Coxsackie B3 virus protein 2B. *Virology.* 1997; Vol. 227: 111–8.

24. Le Call O., Christian P., Fauquet C.M. et al. Picornavirales, a proposed order of positive-sense single-

stranded RNA viruses with pseudo T=3 virion architecture. *Arch Virol.* 2008; Vol. 153 (4): 715–27.

25. Liang Z., Manoj Kumar A.S., Jones M.S. et al. Phylogenetic analysis of the species Theilovirus: emerging murine and human pathogens. *J Virol.* 2008; Vol. 82: 11545–54.

26. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Alkhovsky S.V., Deryabin P.G. Zoonotic viruses of Northern Eurasia. Taxonomy and ecology. Elsevier; Academic Press, 2014: 452 p.

27. Lyles D.S. Cytopathogenesis and inhibition of host gene expression by RNA viruses. *Microbiol Mol Biol Rev.* 2000; Vol. 64 (4): 709–24.

28. Ng T.F.F., Mesquita J.R., Nascimento M.S., Kondov N.O. et al. Feline fecal virome reveals novel and prevalent enteric viruses. *Vet Microbiol.* 2014; Vol. 171: 102–11.

29. Ohsawa K., Watanabe Y., Miyata H., Sato H. Genetic analysis of a Theiler's-like virus isolated from rats. *Comp Med.* 2003; Vol. 53: 44–9.

30. Pritchard A.E., Strom T., Lipton H.L. Nucleotide sequence identifies Vilyuisk virus as a divergent Theiler's virus. *Virology.* 1992; Vol. 191 (1): 469–72.

31. Sanfacon H., Gorbalenya A.E., Knowles N.J., Chen Y.P. Order Picornavirales. Virus taxonomy: Ninth report of the international committee on taxonomy of viruses / eds A.M. Q. King, M.J. Adams, E.B. Carstens, E.J. Lefkowitz. Elsevier Science, 2011: 835–9.

32. Sasaya T., Kusaba S., Ishikawa K., Koganezawa H. The nucleotide sequence of RNA1 of Lettuce big-vein virus, genus Varicosavirus, reveals its relation to nonsegmented negative-strand RNA viruses. *Virology.* 2002; Vol. 297 (2): 289–97.

33. Stanway G., Brown F., Christian P. et al. Picornaviridae. Virus taxonomy. Eight report of the International Committee on taxonomy of viruses / eds C.M. Fauquet, M.A. Mayo, J. Maniloff et al. Elsevier; Academic Press, 2005: 757–78.

34. Sun G., Zhang X., Yi M., Shao S., Zhang W. Analysis of the genomic homologous recombination in Theilovirus based on complete genomes. *Virol J.* 2011; Vol. 8: 439 p.