

ISSN 2224-5308

ҚАЗАҚСТАН РЕСПУБЛИКАСЫ  
ҰЛТТЫҚ ҒЫЛЫМ АКАДЕМИЯСЫНЫҢ

# Х А Б А Р Л А Р Ы

---

---

## ИЗВЕСТИЯ

НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН

## NEWS

OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES  
OF THE REPUBLIC OF KAZAKHSTAN

**БИОЛОГИЯ ЖӘНЕ МЕДИЦИНА  
СЕРИЯСЫ**



**СЕРИЯ  
БИОЛОГИЧЕСКАЯ И МЕДИЦИНСКАЯ**



**SERIES  
OF BIOLOGICAL AND MEDICAL**

**5 (311)**

**ҚЫРКҮЙЕК – ҚАЗАН 2015 ж.  
СЕНТЯБРЬ – ОКТЯБРЬ 2015 г.  
SEPTEMBER – OCTOBER 2015**

**1963 ЖЫЛДЫҢ ҚАҢТАР АЙЫНАН ШЫҒА БАСТАҒАН  
ИЗДАЕТСЯ С ЯНВАРЯ 1963 ГОДА  
PUBLISHED SINCE JANUARY 1963**

**ЖЫЛЫНА 6 РЕТ ШЫҒАДЫ  
ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД  
PUBLISHED 6 TIMES A YEAR**

АЛМАТЫ, ҚР ҰҒА  
АЛМАТЫ, НАН РК  
ALMATY, NAS RK

Б а с р е д а к т о р

ҚР ҰҒА академигі

**Ж. А. Арзықұлов**

Р е д а к ц и я а л қ а с ы:

биол. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА академигі **Айтхожина Н.А.**; биол. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА академигі **Байгулин И.О.** (бас редактордың орынбасары); биол. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА академигі **Берсімбаев Р.И.**; биол. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА академигі **Бишімбаева Н.К.**; мед. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА академигі **Күзденбаева Р.С.**; мед. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА академигі **Рахышев А.Р.**; мед. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА корр. мүшесі **Ақшолақов С.К.**; мед. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА корр. мүшесі **Алшынбаев М.К.**; биол. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА корр. мүшесі **Березин В.Э.**; мед. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА корр. мүшесі **Ботабекова Т.К.**; биол. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА корр. мүшесі **Жамбакин К.Ж.**; мед. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА корр. мүшесі **Қайдарова Д.Р.**; мед. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА корр. мүшесі **Локшин В.Н.**; биол. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА корр. мүшесі **Огарь Н.П.**; мед. ғ. докторы, проф., ҚР ҰҒА корр. мүшесі **Рахыпбеков Т.К.**

Р е д а к ц и я к ең е с і:

**Абжанов Архат** (Бостон, АҚШ); **Абелев С.К.** (Мәскеу, Ресей); **Лось Д.А.** (Мәскеу, Ресей); **Бруно Луненфелд** (Израиль); доктор, проф. **Харун Парлар** (Мюнхен, Германия); философия докторы, проф. **Стефано Перни** (Кардиф, Ұлыбритания); **Саул Пуртон** (Лондон, Ұлыбритания); **Сапарбаев Мурат** (Париж, Франция); **Сарбассов Дос** (Хьюстон, АҚШ); доктор, проф. **Гао Энджун** (Шэньян, ҚХР)

Главный редактор

академик НАН РК

**Ж. А. Арзыкулов**

Редакционная коллегия:

доктор биол. наук, проф., академик НАН РК **Н.А. Айтхожина**; доктор биол. наук, проф., академик НАН РК **И.О. Байтулин** (заместитель главного редактора); доктор биол. наук, проф., академик НАН РК **Р.И. Берсимбаев**; доктор биол. наук, проф., академик НАН РК **Н.К. Бишимбаева**; доктор мед. наук, проф., академик НАН РК **Р.С. Кузденбаева**, доктор мед. наук, проф., академик НАН РК **А.Р. Рахисhev**, доктор мед. наук, проф., чл.-корр. НАН РК **С.К. Акшулаков**, доктор мед. наук, проф., чл.-корр. НАН РК **М.К. Алчинбаев**; доктор биол. наук, проф., чл.-корр. НАН РК **В.Э. Березин**; доктор мед. наук, проф., чл.-корр. НАН РК **Т.К. Ботабекова**; доктор биол. наук, проф., чл.-корр. НАН РК **К.Ж. Жамбакин**; доктор мед. наук, проф., чл.-корр. НАН РК **Д.Р. Кайдарова**; доктор мед. наук, проф., чл.-корр. НАН РК **В.Н. Локшин**; доктор биол. наук, проф., чл.-корр. НАН РК **Н.П. Огарь**; доктор мед. наук, проф., чл.-корр. НАН РК **Т.К. Рахыпбеков**

Редакционный совет:

**Абжанов Архат** (Бостон, США); **С.К. Абелев** (Москва, Россия); **Д.А. Лось** (Москва, Россия); **Бруно Луненфельд** (Израиль); доктор, проф. **Харун Парлар** (Мюнхен, Германия); доктор философии, проф. **Стефано Перни** (Кардиф, Великобритания); **Саул Пуртон** (Лондон, Великобритания); **Сапарбаев Мурат** (Париж, Франция); **Сарбассов Дос** (Хьюстон, США); доктор, проф. **Гао Энджун** (Шэньян, КНР)

«Известия НАН РК. Серия биологическая и медицинская». ISSN 2224-5308

Собственник: РОО «Национальная академия наук Республики Казахстан» (г. Алматы)

Свидетельство о постановке на учет периодического печатного издания в Комитете информации и архивов Министерства культуры и информации Республики Казахстан №5546-Ж, выданное 01.06.2006 г.

Периодичность: 6 раз в год

Тираж: 300 экземпляров

Адрес редакции: 050010, г. Алматы, ул. Шевченко, 28, ком. 219, 220, тел. 272-13-19, 272-13-18,  
[www.nauka-nanrk.kz/biological-medical.kz](http://www.nauka-nanrk.kz/biological-medical.kz)

---

© Национальная академия наук Республики Казахстан, 2015

Адрес типографии: ИП «Аруна», г. Алматы, ул. Муратбаева, 75

Editor in chief

**Zh.A. Arzykulov**,  
academician of NAS RK

Editorial board:

**N.A. Aitkhozhina**, dr. biol. sc., prof., academician of NAS RK; **I.O. Baitulin**, dr. biol. sc., prof., academician of NAS RK (deputy editor); **R.I. Bersimbayev**, dr. biol. sc., prof., academician of NAS RK; **N.K. Bishimbayeva**, dr. biol. sc., prof., academician of NAS RK; **R.S. Kuzdenbayeva**, dr. med. sc., prof., academician of NAS RK; **A.R. Rakhishev**, dr. med. sc., prof., academician of NAS RK; **S.K. Akshulakov**, dr. med. sc., prof., corr. member of NAS RK; **M.K. Alchinbayev**, dr. med. sc., prof., corr. member of NAS RK; **V.E. Berezin**, dr. biol. sc., prof., corr. member of NAS RK; **T.K. Botabekova**, dr. med. sc., prof., corr. member of NAS RK; **K.Zh. Zhambakin**, dr. biol. sc., prof., corr. member of NAS RK; **D.R. Kaidarova**, dr. med. sc., prof., corr. member of NAS RK; **V.N. Lokshin**, dr. med. sc., prof., corr. member of NAS RK; **N.P. Ogar**, dr. biol. sc., prof., corr. member of NAS RK; **T.K. Rakhypbekov**, dr. med. sc., prof., corr. member of NAS RK

Editorial staff:

**Abzhanov Arkhat** (Boston, USA); **S.K. Abelev** (Moscow, Russia); **D.A. Los** (Moscow, Russia); **Bruno Lunenfeld** (Israel); **Harun Parlar**, dr., prof. (Munich, Germany); **Stefano Perni**, dr. phylos., prof. (Cardiff, UK); **Saparbayev Murat** (Paris, France); **Saul Purton** (London, UK); **Sarbassov Dos** (Houston, USA); **Gao Endzhun**, dr., prof. (Shenyang, China)

**News of the National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan. Series of biology and medicine.**  
**ISSN 2224-5308**

Owner: RPA "National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan" (Almaty)

The certificate of registration of a periodic printed publication in the Committee of information and archives of the Ministry of culture and information of the Republic of Kazakhstan N 5546-Ж, issued 01.06.2006

Periodicity: 6 times a year

Circulation: 300 copies

Editorial address: 28, Shevchenko str., of. 219, 220, Almaty, 050010, tel. 272-13-19, 272-13-18,  
<http://nauka-nanrk.kz/biological-medical.kz>

---

© National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan, 2015

Address of printing house: ST "Aruna", 75, Muratbayev str, Almaty

## NEWS

OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE REPUBLIC OF KAZAKHSTAN

SERIES OF BIOLOGICAL AND MEDICAL

ISSN 2224-5308

Volume 5, Number 311 (2015), 5 – 11

**MARKERS GENES AND EVOLUTION CHARACTERISTICS  
OF WATER ECOSYSTEMS BACTERIOPHAGES****M. S. Alexyuk, A. S. Turmagambetova, P. G. Alexyuk, A. P. Bogoyavlenskiy, V. E. Berezin**

RSE «Institute of microbiology and virology» SC MES RK, Almaty, Kazakhstan.

E-mail: virprot@mail.ru

**Keywords:** ecology, biodiversity, bacteriophage, markers genes.

**Abstract.** In recent decades, interest in the study of viral communities of aquatic ecosystems has been steadily increasing due to their role in the global ecological interactions of the hydrosphere of the planet. In turn, the study of bacteriophages is complicated by the fact that they have a pronounced heterogeneity of genetic material, characterized by a large variety of sizes of the genome, which complicates the classification of bacteriophages and creates the need for new approaches in the study of phylogenetic relationships.

A short review is dedicated to assessing the possibility of a comparative study of the nucleotide sequences of bacteriophage aquatic ecosystems for understanding evolutionary processes of picophytoplankton. It is shown that the use of one or more marker genes allows an adequate picture of the phylogenetic relationships bacteriophages isolated from marine or freshwater systems, and in the case of reducing the cost, enables a new generation sequencing become the gold standard in the study of the diversity of phages.

УДК 578.832

**ГЕНЫ МАРКЕРЫ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
БАКТЕРИОФАГОВ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ****М. С. Алексюк, А. С. Турмагамбетова, П. Г. Алексюк, А. П. Богоявленский, В. Э. Березин**

РГП «Институт микробиологии и вирусологии» КН МОН РК, Алматы

**Ключевые слова:** экология, биоразнообразие, бактериофаг, гены маркеры.

**Аннотация.** В последние десятилетия интерес к изучению вирусных сообществ водных экосистем неуклонно растет, что обусловлено их глобальной ролью в экологических взаимодействиях гидросферы планеты. В свою очередь изучение бактериофагов осложняется тем, что они обладают ярко выраженной гетерогенностью генетического материала, характеризующейся большим разнообразием размеров генома, что затрудняет классификации бактериофагов и создаёт необходимость поиска новых подходов в изучении их филогенетических взаимоотношений.

Краткий обзор посвящен оценке возможности сравнительного изучения нуклеотидных последовательностей бактериофагов водных экосистем для понимания эволюционных процессов пикофитопланктона. Показано, что использование одного или нескольких маркерных генов позволяет получить адекватную картину филогенетических взаимоотношений бактериофагов, выделенных из морских или пресноводных экосистем и, в случае снижения стоимости, дает возможность секвенированию нового поколения стать золотым стандартом при изучении разнообразия бактериофагов.

В конце прошлого века было установлено, что численность вирусов в морях и океанах, достигает величин до  $10^8$  единиц в 1 мл воды. Из их числа бактериофаги, поражающие микроорганизмы, входящие в состав планктона и бентоса, оказались самыми многочисленными компонентами водных экосистем, что позволяет им играть ключевую роль в контроле численного

и видового многообразия простейших. Ежедневно бактериофаги приводят к гибели около 20 % гетеротрофных бактерий и 3–5 % фитопланктонных прокариот [1].

В последние десятилетия интерес к изучению вирусных сообществ водных экосистем неуклонно растет, что обусловлено их глобальной ролью в экологических взаимодействиях гидросферы планеты. В особенности это относится к цианофагам – вирусам, инфицирующим цианобактерии и тем самым регулирующим плотность бактериальных популяций и их видовой состав. Кроме того, являясь переносчиками генетического материала, цианофаги способны вызывать изменения в геноме сине-зелёных водорослей, влияя на их эволюционное развитие. Таким образом, бактериофаги можно отнести к мощному биологическому фактору, определяющему формирование микробных сообществ гидроэкосистем. Эти новые знания о роли бактериофагов в циркуляции органического углерода в Мировом океане перевернули сложившиеся ранее представления о структуре и функционировании «микробной пищевой петли» в водных экосистемах, и многократно увеличили интерес к исследованиям вирусных сообществ водных экосистем [2, 3].

Проведенные за последние 2 десятилетия исследования показали, что большинство известных бактериофагов обитающих в водных экосистемах принадлежат к трём семействам характеризующимся наличием хвостового отростка (отряд *Caudovirales*): *Myoviridae*, *Podoviridae* и *Siphoviridae* [4].

Отряд *Caudovirales* (лат. cauda — «хвост»; англ. Tailed bacteriophages, Хвостатые фаги) представляет собой ДНК-содержащие бактериофаги, вирионы которых имеют икосаэдрическую форму головки и спиральный отросток (рисунок 1) [5]. Геном этих фагов представлен одной несегментированной линейной двухцепочной молекулой ДНК. В некоторых случаях линейная молекула может приобретать форму кольцевой ДНК, а также в двухцепочной структуре могут встречаться одноцепочные промежутки. Концы молекулы ковалентно связаны с терминальными белками. Геном может содержать от 18 до 500 тысяч пар нуклеотидов и кодирует как структурные, так и не структурные белки [5, 6].

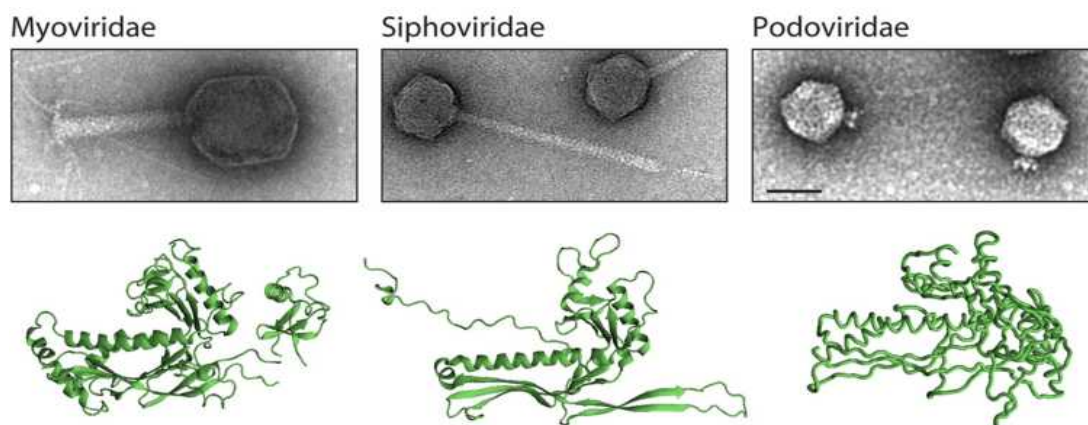


Рисунок 1 – Электронная микроскопия вирусов отряда *Caudovirales*

Согласно VIII докладу Международного комитета по вирусной таксономии (ICTV, International Committee on the Taxonomy of Viruses) семейство *Myoviridae* включает 3 подсемейства: *Teequatrovirinae*, *Pedovirinae* и *Spounavirinae*, пять родов бактериофагов: *MU*, *P1*, *P2*, *SPO1*, *T4*-подобные вирусы и один род вирусов архей [7].

Подсемейство *Teequatrovirinae* названо в честь ее видового фага энтеробактерий T4. Члены этого подсемейства морфологически неотличимы, обладают умеренно удлинённой головкой около 110 нм в длину, длинным хвостом размером 114 нм и базальной пластинкой с короткими шипами.

Согласно кластерной дендограмме ICTV подсемейство *Teequatrovirinae* можно подразделить на две группы: фаги типа T4 и KVP40 подобные вирусы [9, 10].

T4 подобные вирусы состоят из икосаэдральной головки, содержащей вирусную ДНК, ствола, основания ствола и ствольных отростков – шести длинных и шести коротких. Длинные отростки

вначале находят клетку бактерии, а, затем короткие прочно прикрепляются к ней. Основание при этом передает импульс в ствол, который сокращается, как мускул, выдавливая из себя вирусную ДНК в клетку-хозяина. Основание вируса управляет прокалывающим устройством, расположенным у ствола, и энзимом, режущим мембрану клетки бактерии. Этот энзим делает наноразмерное отверстие в мембране клетки, через которое вирусная ДНК поступает в цитоплазму. Таким образом, производится инфицирование бактерии, после чего ее биохимическая система начинает синтезировать новые фаговые частицы. В конце концов, клетка истощается, лизируется и происходит высвобождение новой генерации бактериофагов [11, 12].

Группа KVP40 вирусов состоит из двух морских вибриофагов: KVP40 и NT-1, с геномами примерно 246 кб. Вирус KVP40 был выделен из морской воды и является облигатным паразитом *Vibrio parahaemolyticus*. *Vibrio parahaemolyticus* - паразитический вибрион – это условно патогенный микроорганизм, обитающий в соленых водоемах. Выделяют его из морской воды, рыб, крабов, креветок, мидий, устриц, омаров. Фаг NT -1 паразитирует на *Vibrio natriegens* и выделяется из прибрежных болот. Данная группа фагов отличается от T-чёрных фагов по длине головки (137 нм против 111 нм), но имеет идентичную морфологию хвостового отростка [13, 14].

Подсемейство *Peduvirinae* представляют собой вирионы с головкой размером 60 нм в диаметре и хвостом размером в  $135 \times 18$  нм. Характерной особенностью данного подсемейства является то, что после сокращения и введения в клетку-хозяина нуклеиновой кислоты происходит соскальзывание чехла со стержня отростка [15].

Бактериофаги подсемейства *Spounavirinae* - обладают изометрической головкой 87-94 нм в диаметре, длинным хвостом размером 140-219 нм и двойной базальной пластинкой. *Spounavirinae* являются паразитами бактерий типа *Firmicutes*. Члены этого подсемейства, как правило, обладают большим (127-142 кб) геномом с 3.1-20 кб концевой избыточностью. Название данного подсемейства является производным от SPO плюс Una (от латинского «один») [16-18].

Из выше перечисленного видно, что бактериофаги семейства *Myoviridae*, имеют различное строение вирусной частицы и обладают ярко выраженной гетерогенностью генетического материала, характеризующейся большим разнообразием размеров генома (рисунок 2) [19]. Что в свою очередь осложняет классификацию бактериофагов данного семейства и создает необходимость поиска новых подходов в изучении их филогенитических взаимоотношений.

При анализе нуклеотидных последовательностей бактериофагов установлено, что более 60% белков вирионов являются протеинами неустановленной функциональности. Кроме того, при сравнительном изучении 105 белков с выясненной функциональностью установлено, что у бактериофагов нет ни одного гена, встречающегося у большинства этих фагов, что в значительной степени осложняет филогенетические исследования вирусов.

Возможность сравнительного изучения эволюции вирусов по структуре одного гена ограничена большей или меньшей группой вирусов, однако использование подобных маркерных генов остается единственной возможностью изучения эволюционных изменений бактериофагов. На сегодняшний день существует более 10 подобных маркерных генов, формирующих три основные группы: гены, кодирующие структурные белки капсида или отростка вируса, гены полимеразного комплекса, участвующие в процессе репликации вируса и вспомогательные метаболические гены, придающие бактериофагам уникальные свойства (рисунок 3) [20].

При изучении генов первой группы – структурных генов, отвечающих за синтез головки или отростка фага, было установлено, что морфология капсида вируса в силу мозаичности структуры гена может изменяться в пределах одной группы бактериофагов. Изменение морфологии капсида вируса за счет дополнительных вставок олигонуклеотидов, по-видимому, позволяет вирусу приспосабливаться к разным бактериальным клеткам. Такая же закономерность обнаружена при сравнительном изучении генов, отвечающих за структуру отростка вириона. На основании сравнительного изучения генов структурных белков, все исследованные бактериофаги можно условно разделить на 11 групп, 9 из которых относятся к вирусам, выделенным из морских или океанических образцов, а 2 получены из пресноводных водоемов. Установлено, что бактериофаги относятся к древним биологическим объектам, так как фаги из пресноводных остатков океанов (оз Байкал) находятся в достаточно близком родстве с вирусами, выделенными в тихом и атлантическом океанах. Показано, что эволюция данных групп фагов происходит не столько по горизонтальному

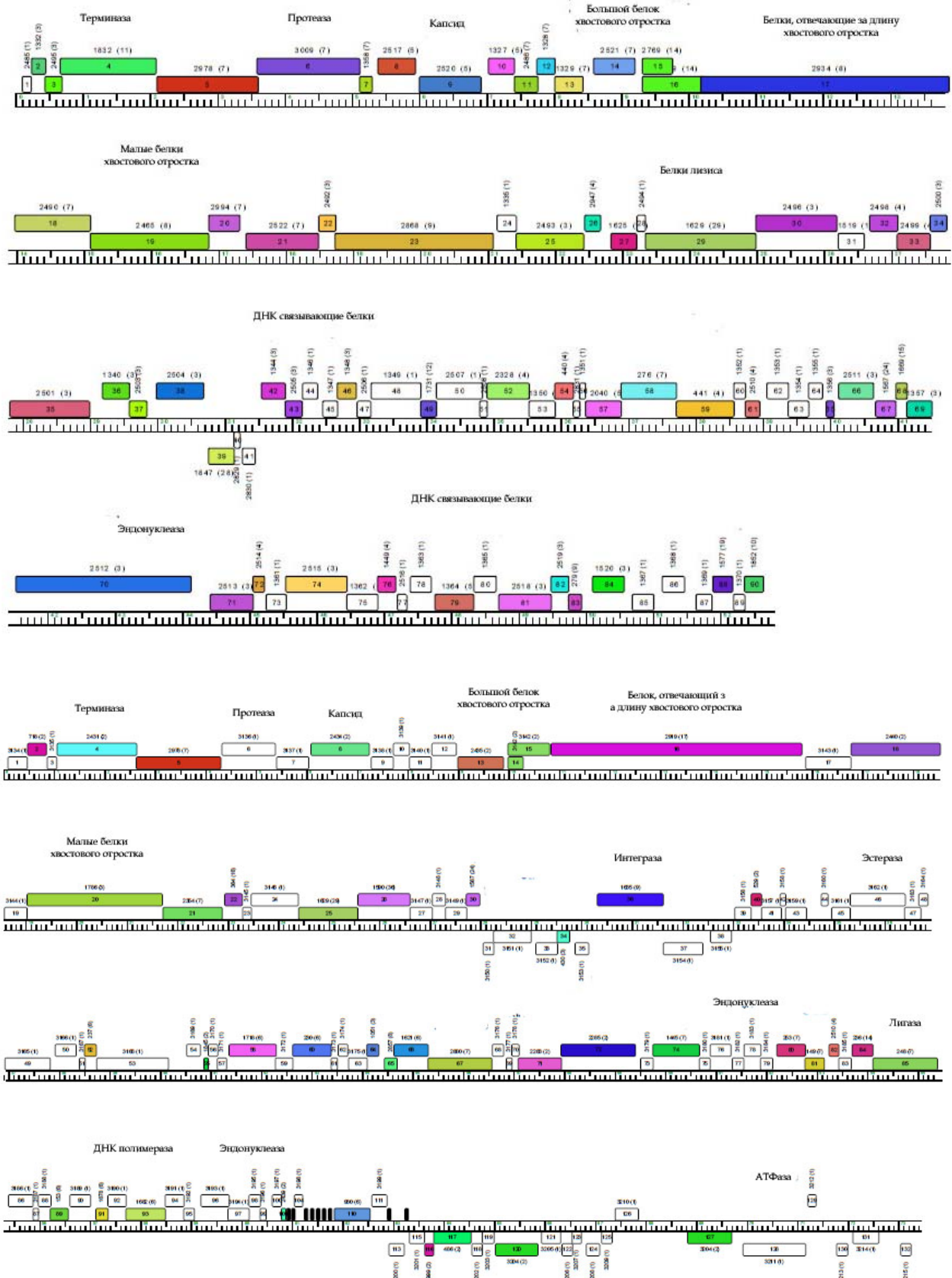


Рисунок 2 – Карта геномов разных бактериофагов семейства Myoviridae



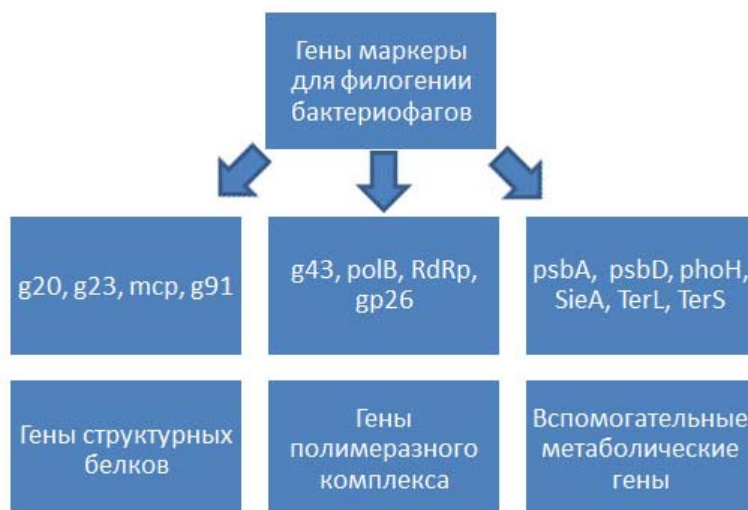


Рисунок 3 – Гены маркеры бактериофагов

направлению (географическому), сколько по вертикальному (глубина), что соответствует основным принципам структурной биологии, характерным для большинства обитателей водных экосистем (изменение структурных белков в соответствии с повышением давления на единицу поверхности организма) [21].

К сожалению, данные гены структурных белков бактериофагов могут быть использованы только для сравнительного изучения третьей части изученных бактериофагов. Это обусловлено рядом причин, одной из которых является мозаичность строения данных генов.

Вторая группа маркерных генов, основу которых составляют гены, связанные с фотосинтетическими процессами, обнаружена у бактериофагов, помогающих фотосинтетическим процессам фитопланктона, не менее 10% которого составляют сине-зеленые водоросли *Cyanochoococcus* и *Prochlorococcus*. Анализ эволюционного разнообразия вирусов на основе этих генов показал, что данные маркеры могут быть использованы для классификационных исследований вирусов, но не географических, так как вирусы Средиземного моря и Северного ледовитого океана имеют достаточно близкое эволюционное родство [22, 23].

Наиболее важной группой маркерных генов являются гены полимеразного комплекса, присутствующие практически у всех живых организмов, что позволяет в той или иной степени осуществлять филогенетические исследования разных групп бактериофагов, осуществляя сравнения не только таксономического, но и географического плана. На основе изучения структуры этих генов было показано, что белки полимеразного комплекса бактериофагов разделяются на 3 группы, соответствующих структурным особенностям фермента, что позволяет достаточно легко идентифицировать подклассы полимераз исследуемых вирусов. Вместе с тем подобное исследование не дает ответа на эволюционные изменения в связи с географическим местоположением или воздействиями абиотических факторов [24].

Таким образом, сравнительное изучение нуклеотидных последовательностей бактериофагов водных экосистем необходимо для понимания эволюционных процессов пикофитопланктона. Использование одного или нескольких маркерных генов дает адекватную картину филогенетических взаимоотношений бактериофагов, выделенных из морских или пресноводных экосистем и, в случае снижения стоимости анализа, дает возможность секвенированию нового поколения стать золотым стандартом при изучении разнообразия бактериофагов

#### ЛИТЕРАТУРА

- [1] Wommack K.E., Colwell R.R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* - 2000. - N 64. - P. 69–114.
- [2] Clokie M.R., Millard A.D., Mann N.H. T4 genes in the marine ecosystem: studies of the T4-like cyanophages and their role in marine ecology // *Virology* - 2010. - № 7. - P. 291

- [3] Дрюккер В. В. Дутова Н. В. Бактериофаги как новое трофическое звено в экосистеме глубоководного озера Байкал // Докл. Акад. наук. - 2009. - Т. 427. - С. 277–281.
- [4] Aksyuk A.A., Rossmann M.G. Bacteriophage Assembly // *Viruses*. - 2011. - №3. - P. 172-203.
- [5] Krupovic M., Prangishvili D., Hendrix R.W., Bamford D.H. Genomics of Bacterial and Archaeal Viruses: Dynamics within the Virosphere // *Microbiology and molecular biology reviews*. - 2011. - P. 610–635.
- [6] King A.M., Adams M.J., Carstens E.B., Lefkowitz E.J. Classification and Nomenclature of Viruses // *Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*.
- [7] Зимин А.А., Микулинская Г.В., Нигматуллина Л.Ф., Назипова Н.Н. Сравнительный анализ аминокислотных последовательностей отдельных доменов белков Нос бактериофагов подсемейства Teequatrovirinae // *Математическая биология и биоинформатика*. - 2012. - Т. 7, № 2. - С. 611–631.
- [8] Lavigne R., Darius P., Summer E.J., Seto D., Mahadevan P., Nilsson A.S., Ackermann H.W., Kropinski A.M. Classification of Myoviridae bacteriophages using protein sequence similarity // *BMC Microbiology*. - 2009. - № 9. - P. 224
- [9] Desplats C., Dez C., Ttart F., Eleaume H., Krisch H.M. Snapshot of the genome of the pseudo-T-even bacteriophage RB49 // *Journal of Bacteriology*. - 2002. - №184. - P. 2789-2804.
- [10] Monod C., Repoilat F., Kutateladze M., Ttart F., Krisch H.M. The genome of the pseudo T-even bacteriophages, a diverse group that resembles T4 // *Journal of Molecular Biology*. - 1997. - № 267. - P. 237-249.
- [11] Tiemann B., Depping R., Gineikiene E., Kaliniene L., Nivinskis R., Ruger W. ModA and ModB, two ADP-ribosyltransferases encoded by bacteriophage T4: catalytic properties and mutation analysis // *Journal of Bacteriology*. - 2004. - №186. - P. 7262-7272.
- [12] Pulitzer J.F., Colombo M., Ciaramella M. New control elements of bacteriophage T4 pre-replicative transcription // *Journal of Molecular Biology*. - 1985. - №182. - P. 249-263.
- [13] Ackermann H.W., DuBow M.S. *Viruses of Prokaryotes* Boca Raton // FL: CRC Press. - 1987.
- [14] Ackermann H.W., Kasatiya S.S., Kawata T., Koga T., Lee J.V., Mbuguino A., Newman F.S., Vieu J.F., Zachary A. Classification of Vibrio bacteriophages // *Intervirolgy*. - 1984. - Vol. 22. - P 61-71.
- [15] Nilsson A.S., Haggard-Ljungquist E. The P2-like bacteriophages. In the bacteriophages second edition // Oxford University Press. - 2006. - P. 365-390.
- [16] Uchiyama J., Rashel M., Maeda Y., Takemura I., Sugihara S., Akechi K., Muraoka A., Wakiguchi H., Matsuzaki S. Isolation and characterization of a novel Enterococcus faecalis bacteriophage fEF24C as a therapeutic candidate // *FEMS Microbiology Letters*. - 2008. - №278. - P. 200-206.
- [17] Uchiyama J., Rashel M., Takemura I., Wakiguchi H., Matsuzaki S. In silico and in vivo evaluation of bacteriophage fEF24C, a candiBMC date for treatment of Enterococcus faecalis infections // *Applied & Environmental Microbiology*. - 2008. - № 74. - P. 4149-4163.
- [18] Klumpp J., Dorscht J., Lurz R., Biemann R., Wieland M., Zimmer M., Calendar R., Loessner M.J. The terminally redundant, nonpermuted genome of Listeria bacteriophage A511: a model for the SPO1-like myoviruses of gram-positive bacteria // *Journal of Bacteriology*. - 2008. - №190. - P. 5753-5765.
- [19] Adriaenssens E.M., Cowan D.A. Using signature genes as tools to assess environmental viral ecology and diversity // *Appl Environ Microbiol*. - 2014. - Vol. 80, №15. - P. 4470-80.
- [20] Natsuko Nakayama, Susumu Asakawa, Makoto Kimura. Comparison of g23 gene sequence diversity between Novosphingobium and Sphingomonas phages and phage communities in the floodwater of a Japanese paddy field // *Soil Biology and Biochemistry*. - 2009. - Vol. 41, № 2. - P. 179-185
- [21] Huang S., Wang K., Jiao N., Chen F. Genome sequences of siphoviruses infecting marine Synechococcus unveil a diverse cyanophage group and extensive phage-host genetic exchanges // *Environ Microbiol*. - 2012. - Vol. 14, № 2. - P. 540–558.
- [22] Sullivan M.B., Lindell D., Lee J.A., Thompson L.R., Bielawski J.P., Chisholm S.W. Prevalence and evolution of core photosystem II genes in marine cyanobacterial viruses and their hosts // *PLoS Biol*. - 2006. - Vol. 4, № 8. - P. 234.
- [23] Huang S, Zhang S, Jiao N, Chen F. Marine cyanophages demonstrate biogeographic patterns throughout the global ocean // *Appl Environ Microbiol*. - 2015. - № 81(1). - P. 441-52.
- [24] Goldsmith D.B., Crosti G., Dwivedi B., McDaniel L.D., Varsani A., Suttle C.A., Weinbauer M.G., Sandaa R.A., Breitbart M. Development of phoH as a novel signature gene for assessing marine phage diversity // *Appl. Environ. Microbiol*. - 2011. - Vol. 77, №21. - P. 7730-7739.

## REFERENCES

- [1] Wommack K.E., Colwell R.R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **2000**. N 64. P. 69–114.
- [2] Clokie M.R., Millard A.D., Mann N.H. T4 genes in the marine ecosystem: studies of the T4-like cyanophages and their role in marine ecology. *Virology*. **2010**. №7. P. 291
- [3] Дрюккер В. В. Дутова Н. В. Бактериофаги как новое трофическое звено в экосистеме глубоководного озера Байкал. *Докл. Акад. наук*. **2009**. Т. 427. С. 277–281 (inRuss.).
- [4] Aksyuk A.A., Rossmann M.G. Bacteriophage Assembly. *Viruses*. **2011**. №3. P.172-203.
- [5] Krupovic M., Prangishvili D., Hendrix R.W., Bamford D.H. Genomics of Bacterial and Archaeal Viruses: Dynamics within the Virosphere. *Microbiology and molecular biology reviews*. **2011**. P. 610–635.
- [6] King A.M., Adams M.J., Carstens E.B., Lefkowitz E.J. Classification and Nomenclature of Viruses. *Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*.
- [7] Зимин А.А., Миклинская Г.В., Нигматуллина Л.Ф., Назипова Н.Н. Сравнительный анализ аминокислотных последовательностей отдельных доменов белков Нос бактериофагов подсемейства Teequatrovirinae. *Математическая биология и биоинформатика*. **2012**. Т. 7, № 2. С. 611–631. (inRuss.).

- [8] Lavigne R., Darius P., Summer E.J., Seto D., Mahadevan P., Nilsson A.S., Ackermann H.W., Kropinski A.M. Classification of Myoviridae bacteriophages using protein sequence similarity. *BMC Microbiology*. **2009**. № 9. P. 224
- [9] Desplats C., Dez C., Ttart F., Eleaume H., Krisch H.M. Snapshot of the genome of the pseudo-T-even bacteriophage RB49. *Journal of Bacteriology*. **2002**. №184. P. 2789-2804.
- [10] Monod C., Repoila F., Kutateladze M., Ttart F., Krisch H.M. The genome of the pseudo T-even bacteriophages, a diverse group that resembles T4. *Journal of Molecular Biology*. **1997**. №267. P. 237-249.
- [11] Tiemann B., Depping R., Gineikiene E., Kaliniene L., Nivinskas R., Ruger W. ModA and ModB, two ADP-ribosyltransferases encoded by bacteriophage T4: catalytic properties and mutation analysis. *Journal of Bacteriology*. **2004**. №186. P. 7262-7272.
- [12] Pulitzer J.F., Colombo M., Ciaramella M. New control elements of bacteriophage T4 pre-replicative transcription. *Journal of Molecular Biology*. **1985**. №182. P. 249-263.
- [13] Ackermann H.W., DuBow M.S. Viruses of Prokaryotes Boca Raton. FL: CRC Press. **1987**.
- [14] Ackermann H.W., Kasatiya S.S., Kawata T., Koga T., Lee J.V., Mbiguino A., Newman F.S., Vieu J.F., Zachary A. Classification of Vibrio bacteriophages. *Intervirology*. **1984**. Vol. 22. P 61-71.
- [15] Nilsson A.S., Haggerd-Ljungquist E. The P2-like bacteriophages. In the bacteriophages second edition. *Oxford University Press*. **2006**. P.365-390.
- [16] Uchiyama J., Rashel M., Maeda Y., Takemura I., Sugihara S., Akechi K., Muraoka A., Wakiguchi H., Matsuzaki S. Isolation and characterization of a novel Enterococcus faecalis bacteriophage fEF24C as a therapeutic candidate. *FEMS Microbiology Letters*. **2008**. №278. P. 200-206.
- [17] Uchiyama J., Rashel M., Takemura I., Wakiguchi H., Matsuzaki S. In silico and in vivo evaluation of bacteriophage fEF24C, a candiBMC date for treatment of Enterococcus faecalis infections. *Applied & Environmental Microbiology*. **2008**. №74. P. 4149-4163.
- [18] Klumpp J., Dorscht J., Lurz R., Biemann R., Wieland M., Zimmer M., Calendar R., Loessner M.J. The terminally redundant, nonpermuted genome of Listeria bacteriophage A511: a model for the SPO1-like myoviruses of gram-positive bacteria. *Journal of Bacteriology*. **2008**. №190. P. 5753-5765.
- [19] Adriaenssens E.M, Cowan D.A. Using signature genes as tools to assess environmental viral ecology and diversity. *Appl Environ Microbiol*. **2014**. Vol. 80, №15. P. 4470-4480.
- [20] Natsuko Nakayama, Susumu Asakawa, Makoto Kimura. Comparison of g23 gene sequence diversity between Novosphingobium and Sphingomonas phages and phage communities in the floodwater of a Japanese paddy field. *Soil Biology and Biochemistry*. **2009**. V. 41, № 2. P. 179-185
- [21] Huang S., Wang K., Jiao N., Chen F. Genome sequences of siphoviruses infecting marine Synechococcus unveil a diverse cyanophage group and extensive phage-host genetic exchanges. *Environ Microbiol*. **2012**. Vol. 14, № 2. P. 540 – 558.
- [22] Sullivan M.B., Lindell D., Lee J.A., Thompson L.R., Bielawski J.P., Chisholm S.W. Prevalence and evolution of core photosystem II genes in marine cyanobacterial viruses and their hosts. *PLoS Biol*. **2006**. Vol. 4, № 8. P. 234.
- [23] Huang S, Zhang S, Jiao N, Chen F. Marine cyanophages demonstrate biogeographic patterns throughout the global ocean. *Appl Environ Microbiol*. **2015**. № 81(1). P. 441-52.
- [24] Goldsmith D.B., Crosti G., Dwivedi B., McDaniel L.D., Varsani A., Suttle C.A., Weinbauer M.G., Sandaa R.A., Breitbart M. Development of phoH as a novel signature gene for assessing marine phage diversity. *Appl. Environ. Microbiol*. **2011**. Vol. 77, №21. P. 7730-7739.

## БАКТЕРИОФАГТАРДЫҢ СУЛЫ ЭКОЖҮЙЕДЕГІ ГЕНДІК МАРКЕРІ ЖӘНЕ ЭВОЛЮЦИЯЛЫҚ МІНЕЗДЕМЕСІ

М. С. Алексюк, А. С. Турмагамбетова, П. Г. Алексюк, А. П. Богоявленский, В. Э. Березин

ҚР БҒМ ҒК «Микробиология және вирусология институты», Алматы, Қазақстан

**Тірек сөздер:** экология, биологиялық әртүрлілік, бактериофаг, гендік маркер.

**Аннотация.** Соңғы он жылдықта су экожүйелерінің вирустық бірлестіктеріне зерттеу ұдайы өсіп жатыр, ғаламшар гидросферасына экологиялық өзара әрекеттесулері олардың глобалді рөлі. Өз кезегінде бактериофагтарды зерттеу ол генетикалық материалдың жарық бейнеленген гетерогенділіктеріне ие болғанын анықтайды, бактериофагтардың жіктеуін қиындатқан геномның өлшемдерін айқындайтыны бар, және олардың қарым-қатынастарын филогенетикалық зерттеуде жаңа тәсілдерді іздестірудің қажеттілігін жасайды.

Пикофитопланктон эволюциялық процестері үшін сулы экожүйелердің бактериофагтардың нуклеотид тізбектерін салыстырмалы зерттеуді мүмкіндіктеріне арналған бағалауына қысқаша шолу. Көрсеткен, бір немесе бірнеше таңбалық тұқымдарды пайдалану бактериофагтардың филогенез қарым-қатынастары адекватты сипат алуға рұқсат береді, немесе тұщы су экожүйелер және құнның төмендету жағдайында, жаңа ұрпаққа бактериофагты секвенирлеуді зерттеу әр түрлі салада алтын стандарт бола алады.

Поступила 31.07.2015 г.

## **Publication Ethics and Publication Malpractice in the journals of the National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan**

For information on Ethics in publishing and Ethical guidelines for journal publication see <http://www.elsevier.com/publishingethics> and <http://www.elsevier.com/journal-authors/ethics>.

Submission of an article to the National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan implies that the described work has not been published previously (except in the form of an abstract or as part of a published lecture or academic thesis or as an electronic preprint, see <http://www.elsevier.com/postingpolicy>), that it is not under consideration for publication elsewhere, that its publication is approved by all authors and tacitly or explicitly by the responsible authorities where the work was carried out, and that, if accepted, it will not be published elsewhere in the same form, in English or in any other language, including electronically without the written consent of the copyright-holder. In particular, translations into English of papers already published in another language are not accepted.

No other forms of scientific misconduct are allowed, such as plagiarism, falsification, fraudulent data, incorrect interpretation of other works, incorrect citations, etc. The National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan follows the Code of Conduct of the Committee on Publication Ethics (COPE), and follows the COPE Flowcharts for Resolving Cases of Suspected Misconduct ([http://publicationethics.org/files/u2/New\\_Code.pdf](http://publicationethics.org/files/u2/New_Code.pdf)). To verify originality, your article may be checked by the Cross Check originality detection service <http://www.elsevier.com/editors/plagdetect>.

The authors are obliged to participate in peer review process and be ready to provide corrections, clarifications, retractions and apologies when needed. All authors of a paper should have significantly contributed to the research.

The reviewers should provide objective judgments and should point out relevant published works which are not yet cited. Reviewed articles should be treated confidentially. The reviewers will be chosen in such a way that there is no conflict of interests with respect to the research, the authors and/or the research funders.

The editors have complete responsibility and authority to reject or accept a paper, and they will only accept a paper when reasonably certain. They will preserve anonymity of reviewers and promote publication of corrections, clarifications, retractions and apologies when needed. The acceptance of a paper automatically implies the copyright transfer to the National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan.

The Editorial Board of the National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan will monitor and safeguard publishing ethics.

Правила оформления статьи для публикации в журнале смотреть на сайте:

[www.nauka-nanrk.kz](http://www.nauka-nanrk.kz)

<http://www.biological-medical.kz/index.php/ru/>

Редактор *М. С. Ахметова*  
Верстка на компьютере *Д. Н. Калкабековой*

Подписано в печать 15.09.2015.  
Формат 60x881/8. Бумага офсетная. Печать – ризограф.  
6,5 п.л. Тираж 300. Заказ 4.