ВИРУСЫ ЗЛАКОВЫХ КУЛЬТУР И ИХ ПЕРЕНОСЧИКИ НА ЮГЕ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА*

(обзор)

Н.Н. КАКАРЕКА¹, Ю.Г. ВОЛКОВ¹, М.В. САПОЦКИЙ¹, В.Ф. ТОЛКАЧ¹,
М.Ю. ЩЕЛКАНОВ^{1, 2, 3}

В обзоре представлены данные по современному таксономическому статусу и экологии 10 вирусов, поражающих злаковые (*Poaceae*) на территории южной части российского Дальнего Востока. Barley stripe mosaic virus (BSMV, вирус штриховатой мозаики ячменя) (*Virgaviridae*, *Hordeivirus*) наиболее распространен и поражает около трети посевов (за исключением овса, который заражен BSMV незначительно). Хлоротичная полосатость кукурузы, которая встречается в Приморье, тоже этиологически связана с BSMV. В отличие от европейской части России, на юге российского Дальнего Востока Bromo mosaic virus (BMV, вирус мозаики коостреца безостого) (*Bromoviridae*, *Bromovirus*) представлен среди культурных злаков незначительно, поскольку здесь отсутствуют его массовые переносчики из многолетних растений-резервуаров. На юге российского Дальнего Востока Poa semilatifolius virus (PSLV, полудатентный вирус мятлика) (*Virgaviridae*, *Hordeivirus*) был изолирован из пшеницы (*Triticum* spp.), болотного (*Poa palustris*) и лугового (*P. pratensis*) мятлика. Переносчики для этого вируса до сих пор не установлены. Эпичесентр штаммового разнообразия Northern cereal mosaic virus (NCMV, вирус северной мозаики злаков) (*Mononegavirales: Rhabdoviridae, Cytorhabdovirus*) на юге российского Дальнего Востока находится в Амурской области, в Приморском и Хабаровском краях этот вирус встречается гораздо реже. Латентно инфицированные многолетние дикие злаки служат природным резервуаром NCMV, который эффективно распространяется темной цикадкой (*Laodelphax striatella*). В организме цикадок NCMV способен реплицироваться, он также сохраняется в личинках при перезимовке. Russian oat mosaic virus (ROMV, вирус русской мозаики овса) (*Bunyavirales: Phenuiviridae, Tenuivirus*) поражает широкий круг злаковых растений и известен под несколькими синонимичными названиями. Нельзя исключать, что по крайней мере некоторые варианты этого вируса представляют собой смесь с фитоплазмами. В Приморском крае этот вирус в большинстве случаев встречается совместно с NCMV и тоже передается темной цикадкой. Основные переносчики Rice stripe virus (RSV, вирус штриховатости риса) (*Phenuiviridae, Tenuivirus*) на юге российского Дальнего Востока — темная и буряя рисовая (*Nilaparvata lugens*) цикадки, а также рисовая пяденица (*Oulema oryzae*). Рисовая пяденица является механическим переносчиком Rice spotted mosaic virus (RSMV, вирус крапчатой мозаики риса). Дальневосточные виды тлей (*Hemiptera: Aphidoidea*) переносят Maize dwarf mosaic virus (MDMV, вирус карликовости мозаики кукурузы) (*Potyviridae, Potyvirus*) и Barley yellow dwarf virus (BYDV, вирус желтой карликовости ячменя) (*Luteoviridae, Luteovirus*). На рисовых полях Приморья выявлено 44 вида тлей, среди которых доминируют сорговая (*Rhopalosiphum maidis*), черемуховая (*Rh. padi*), большая злаковая (*Sitobion avenae*) и обыкновенная злаковая (*Schizaphis graminum*) тли. В дальневосточных агроценозах обнаружены крупные очаги заболеваний, вызываемых Wheat streak mosaic virus (WSMV, вирус полосатой мозаики пшеницы) (*Potyviridae, Tritimovirus*), который может передаваться галловыми четырехногими клещами (*Trombidiformes: Eriophyoidea*). Паутинные клещи (*Trombidiformes: Tetranychidae*) предположительно выступают переносчиками BYDV, NCMV, MDMV и WSMV. Основу представленного обзора составляют данные многолетнего (с 1962 года) регулярного мониторинга вирусов злаковых культур, осуществляемого лабораторией вирусологии ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (г. Владивосток). Вирусные штаммы, изолированные в результате этого мониторинга, хранятся в Российской коллекции вирусов Восточной Азии (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН).

Ключевые слова: фитовирус, злаки, таксономия, переносчик, тли, цикадовые, галловые клещи.

Южная часть Дальнего Востока относится к областям умеренно муссонного внетропического климата, с равнинно-увалистым рельефом и аккумулятивными впадинами. Здесь распространены почвы тяжелого гранулометрического состава с низкой водопроницаемостью, но регулярным

* Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 8-016-00194_а «Молекулярно-генетическая идентификация штаммов фитовирусов, хранящихся в Российской коллекции вирусов Восточной Азии на базе ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН».

переувлажнением, небольшим количеством органического вещества и фосфора (1).

Выращивание зерновых культур имеет в регионе давнюю историю. В VII веке товарное производство зерна стало одним из ключевых оснований создания древнего государства Бохай на территории Маньчжурии, Приморья и северной части Корейского полуострова (2). С X века здесь возникает государство чжурчжэней Цзинь и начинается формироваться система землепользования, характерная для Китая (3). Районирование европейских зерновых культур на Дальнем Востоке началось с XVII века в процессе активного освоения этих земель Российской империей. Масштабное расширение площадей зерновых культур приходится на период аграрной реформы П.А. Столыпина (1906-1913 годы), когда происходило массовое переселение крестьян на Дальний Восток (4). Изменения схем землепользования неминуемо сопровождались интенсификацией внутри- и межпопуляционных взаимодействий, проникновением новых патогенов в местную флору и адаптацией природно-очаговых вирусов к новым культурам (5, 6).

В СССР разрабатывались и находили практическое применение фундаментальные основы производства зерна на Дальнем Востоке, что позволяет и до сегодняшнего времени не только удовлетворять потребности этих территорий, но и выходить на зерновой рынок стран Азиатско-Тихоокеанского региона. Из группы колосовых злаковых (*Poales* Small, 1903: *Poaceae* Barnhart, 1895) на российском Дальнем Востоке возделывается пшеница (*Triticum* L., 1753), ячмень (*Hordeum* L., 1753) и рожь (*Secale cereale* L., 1753), из метельчатых — рис (*Oryza* L., 1753), просо (*Panicum* L., 1753), овес (*Avena* L., 1753), сорго (гаолян) (*Sorghum bicolor* Moench, 1794 subsp. *chinense*), кукуруза (*Zea mays* L., 1753) и чумиза (*Setaria italica* P. Beauv., 1812 subsp. *italica*). Опережающее развитие Дальнего Востока связано с увеличением регионального производства зерновых культур, в том числе на основе профилактики и борьбы с вирусными инфекциями злаковых.

В настоящем обзоре использованы данные начатого в 1962 году многолетнего регулярного мониторинга вирусов злаковых культур, осуществляемого лабораторией вирусологии ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, до 2018 года — Биолого-почвенный институт ДВО РАН). Вирусные штаммы, изолированные в результате этого мониторинга, представлены в Российской коллекции вирусов Восточной Азии (ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН) (7-9).

С 1962 по 2019 год распространенность вирусоподобных заболеваний в деляночных посевах и селекционных питомниках Приморского и Хабаровского краев была значительно выше, чем в производственных посевах: для пшеницы эти показатели составляли 0,2-1,9 % против 0,01-0,03 %, для ячменя — 0,3-2,5 % против 0,02-0,8 %, овса — 0,3-6,0 % против 0,05-0,4 %, кукурузы — 0,7-14,0 % против 0,06-0,7 %, ржи — 0,02-0,1 % (производственные посевы ржи на юге Дальнего Востока отсутствуют). Эти различия связаны с более благоприятными для распространения инфекции условиями в деляночных посевах (малая площадь, изреженность, облегченный доступ насекомых к растениям, повышенный риск механического распространения инфекций). Максимальная экстенсивность заражения и в питомниках, и в рядовых посевах характерна для Амурской области, где самые распространенные представители царства *Virae*, поражающие злаковые, — это вирусы Barley stripe mosaic virus (BSMV, вирус штриховатой мозаики ячменя) (*Virgaviridae*, *Hordeivirus*), Brome mosaic virus (BMV, вирус мозаики кострца безостого) (*Bromoviridae*, *Bromovirus*), Russian oat mosaic virus (ROMV, вирус русской мозаики овса) (*Bunyavirales*: *Phenuiviridae*, *Tenuivirus*) и Northern

cereal mosaic virus (NCMV, вирус северной мозаики злаков) (*Mononegavirales: Rhabdoviridae, Cytorhabdovirus*). В некоторых агроценозах обнаружены крупные очаги заболеваний, вызываемых Wheat streak mosaic virus (WSMV, вирус полосатой мозаики пшеницы) (*Potyviridae, Tritimovirus*) и Poa semilatifolius virus (PSLV, полулатентный вирус мятлика) (*Virgaviridae, Hordeivirus*). Широко распространены смешанные инфекции (в некоторых случаях тремя-четырьмя вирусами) (10-15).

BSMV — наиболее распространенный вирус злаковых на юге российского Дальнего Востока: около трети посевов (особенно небольшой площади) поражены этим вирусом. В деляночных посевах процент поражения BSMV пшеницы в 2-5 раз меньше, чем ячменя. Овес этим вирусом поражается незначительно независимо от сорта. BSMV легко распространяется контактным путем и через семена (13, 15). Большое разнообразие штаммов этого вируса отмечается как в диких, так и в культурных фитоценозах (16, 17). Показано, что BSMV — этиологический агент распространяемой на Дальнем Востоке хлоротичной полосатости кукурузы, при поражении BSMV снижается завязываемость семян и образуются уродливые початки (18-20).

Реконструкция молекулярной эволюции BSMV с использованием образцов семян ячменя из археологических раскопок показывает, что не менее 2000 лет назад предшественник этого вируса сформировался в Северной Африке и на Ближнем Востоке (21). По-видимому, он первоначально циркулировал в естественном ареале дикого ячменя (*Hordeum vulgare* L., 1753) (22). О. Smith с соавт. (21) на основании анализа филогенетического положения современной китайской линии BSMV (23-26), распространенной в Восточной Азии, выдвигают предположение, что средневековые штаммы BSMV проникли сюда в XIII-XV веках в период оживления транспортных потоков вдоль Великого шелкового пути под контролем Монгольской империи (27). Отметим, однако, что ячмень был известен на Корейском полуострове еще в древнем государстве Ко Чосон в начале первого тысячелетия до н.э. (28, 29), и нельзя исключать, что в Восточной Азии сохранились еще более древние генетические линии BSMV, причем их обнаружение наиболее вероятно как раз на юге российского Дальнего Востока, который исторически хоть и находился в зоне влияния Китая, но всегда обладал той или иной степенью обособленности (2, 3).

Полосатая мозаика, этиологически связанная с BMV и широко распространенная среди зерновых на юге европейской части России (30, 31), незначительно (не более чем на 5 % от общего числа делянок) представлена на юге Дальнего Востока (32). Поскольку этот вирус в основном передается механическим путем и массовый переносчик отсутствует, невелика эффективность распространения BMV в популяции культурных злаков с многолетних растений-резервуаров, к которым в условиях Дальнего Востока относятся кострец безостый (*Bromopsis inermis* Leyss., 1761), пырей ползучий (*Elytrigia repens* Desvaux ex Nevski, 1933), серобородник сибирский (*Spodiopogon sibiricus* Trinius, 1820), вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorfii* Trinius, 1824), петушье просо (*Echinochloa crus-galli* Beauvois, 1812), тимopheвка луговая (*Phleum pratense* L., 1753). Пшеница поражается этим вирусом в наибольшей степени (до 50 % больных растений), ячмень и овес — незначительно (32).

PSLV был впервые описан у пырейника шероховатостебельного (*Elymus trachycaulus* Gould ex Shinnars, 1833) и мятлика болотного (*Poa palustris* L., 1759) на территории Канады (33). Пырейники (*Elymus* L., 1753) и мятлики (*Poa* L., 1753) широко распространены во внутритропических зонах обоих полушарий Земли. На юге российского Дальнего Востока PSLV был

выделен из растений пшеницы, мятлика болотного и мятлика лугового (*P. pratensis* L., 1753). Вирус идентифицировали иммунохимическими методами с использованием поликлональной антисыворотки, предоставленной сотрудниками кафедры вирусологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Учитывая возможную серологическую кросс-реактивность между различными представителями *Hordeivirus*, нельзя исключать самостоятельный таксономический статус дальневосточных штаммов PSLV. Переносчики для PSLV не установлены, распространение происходит контактным способом (13, 14).

Эпицентр разнообразия штаммов NCMV на Дальнем Востоке находится в Приамурье; в Приморском и Хабаровском краях этот вирус встречается значительно реже (11, 12). NCMV эффективно распространяется темной цикадкой (*Laodelphax striatella* Fallen, 1826). Сложный характер взаимоотношений цикадок с растительными сообществами отражается и на распространении этого вируса. NCMV размножается непосредственно в переносчике, делая инфицированное насекомое постоянным (вплоть до гибели) источником инфекции, кроме того, из-за высокой мобильности представителей этого вида каждая инфицированная особь может заразить большое число растений (11, 34, 35). Этот патоген перезимовывает в инфицированных личинках. Значительная часть многолетних злаков устойчива к NCMV. Так, по данным П.Ю. Мамаева (11), в латентной форме и в незначительной степени поражаются полёвица гигантская (*Agrostis gigantea* Roth, 1788), полёвица побегоносная (*A. stolonifera* L., 1753), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L., 1753), бекмания восточная (*Beckmania syzigachne* Fernald, 1928), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* Roth, 1788) и вейник Лангсдорфа (*C. langsdorfii*). Распространение NCMV в значительной степени зависит от особенностей агроценозов. Например, в Амурской области, где зерновые злаки выращивают на обширных площадях при отсутствии естественных преград, распространение инфекции сдерживается только энтомофагами и агротехническими приемами, снижающими численность темной цикадки (36). В Приморском и Хабаровском краях распространение NCMV ограничивается наличием естественных преград: поля находятся среди лесов, их площади значительно уступают площадям в Амурской области, и цикадки-переносчики размножаются гораздо менее интенсивно. Если в Амурской области в августе на однолетних злаках и посевах овса на корм отлавливают 1000-1500 цикадок на 100 взмахов сачка, то в Приморском и Хабаровском краях — всего 30-40 (11). Слабое распространение NCMV в Приморье, по-видимому, обусловлено менее благоприятными условиями выраженного муссонного климата. Кроме того, на большей части территории Приморского и Хабаровского краев озимые формы зерновых отсутствуют. Это подрывает кормовую базу тлей приморской популяции в ранневесенний и позднеосенний периоды.

По поводу ROMV следует принимать во внимание историю его изучения и распространенные синонимы. Этот вирус был описан К. Суховым в 1940 году как вирус закукливания злаков (37). Позднее В.Л. Федотина (38) обнаружила в больных растениях бациллоподобные вирусные частицы и фитоплазмы (*Acholeplasmatales: Acholeplasmataceae*), что позволило сделать предположение о смешанной этиологии заболевания. Дальнейшие исследования не только не добавили ясности в понимание таксономической принадлежности возбудителя (одни авторы относили его к тенуивирусам, другие — к фиторабдовирусам), но еще больше запутали ситуацию в связи с появлением синонимических названий (вирус закукливания овса, вирус закукливания ячменя, вирус закукливания пшеницы и т.д.). В настоящее время этот

вирус, поражающий широкий спектр злаковых, вызывая карликовую кустистость, предложено называть ROMV (39). Однако нельзя исключать смешанную инфекцию ROMV с фитоплазмами, для поражений которыми характерно развитие кустистости (многостебельности) растений. В Приморском крае этот вирус в большинстве случаев встречается совместно с NCMV и тоже переносится темной цикадкой (12, 38, 40). Отличительная особенность tenuivirusов заключается в синтезе большого количества так называемого растворимого антигена — низкомолекулярного белка, образующего петлевидные внутриклеточные включения (41). Поэтому выделение К. Суховым (37) «растворимого антигена» из «больных закукливанием» растений (согласно определениям автора) указывает на принадлежность изученного им возбудителя к tenuivirusам, а выявление частиц другой морфологии — о сопутствующей инфекции. Так как симптомокомплекс заболеваний злаков не позволяет однозначно идентифицировать возбудителя (особенно при смешанных инфекциях, часто встречающихся у этой группы растений), то вирусные изоляты могут существенно различаться.

Еще один tenuivirus — Rice stripe virus (RSV, вирус штриховатости риса) (*Phenuiviridae*, *Tenuivirus*) был обнаружен в Приморском крае (10). В эксперименте RSV успешно передавался темной цикадкой. Среди переносчиков в Приморском крае большое значение имеет бурая рисовая цикадка (*Nilaparvata lugens* Stal, 1854). Всего на рисовых чеках Приморья выявлены 47 видов цикадок (*Hemiptera* L., 1758: *Cicadellidae* Latreille, 1802). Известно, что tenuivirusы способны репродуцироваться в тканях насекомых и передаваться трансовариально (42, 43).

Рисовая пьявица (*Oulema oryzae* Kuwayama, 1931), которую на юге российского Дальнего Востока долгое время ошибочно ассоциировали с красногрудой пьявицей (*Oulema melanopus* L., 1758), — по-видимому, еще один переносчик RSV в регионе. В указанном случае вирус передается непersistентным путем. Кроме того, этот жук-листоед — переносчик еще одного пока что не идентифицированного Rice spotted mosaic virus (RSMV, вирус крапчатой мозаики риса), который вызывает деформацию метелки (укорочение оси и опушение) (10).

Тли (*Hemiptera: Aphidoidea* Latreille, 1802) были вредителями возделываемых злаков и эффективными переносчиками фитовирусов, влияющих на урожайность, с начала хлебопашества. Богатейшее видовое разнообразие злаков и различные экологические условия их произрастания создавали предпосылки для формирования столь же разнообразной афидофауны злаковых растений (44, 45). Эти насекомые перешли на зерновые культуры с их диких сородичей — природных резервуаров многих фитовирусов и сохранили с ними трофические связи (46, 47). Вместе с тем переносимых тлями вирусов злаковых немного. Из них наиболее известные и вредоносные — Maize dwarf mosaic virus (MDMV, вирус карликовой мозаики кукурузы) (*Potyviridae*, *Potyvirus*) и Barley yellow dwarf virus (BYDV, вирус желтой карликовости ячменя) (*Luteoviridae*, *Luteovirus*), вызывающие большие потери урожая зерновых культур как на юге российского Дальнего Востока (48-51), так и в сопредельных странах — Китае и Японии (52-55). Группа тлей-переносчиков этих вирусов включает 15-20 видов, присутствующих в дальневосточной афидофауне, среди которых наиболее значимы обыкновенная черемуховая (*Rhopalosiphum padi* L., 1758), сорговая, или кукурузная (*Rh. maidis* Fitch, 1856), большая злаковая (*Sitobion avenae* Fabricius, 1775) и обыкновенная злаковая (*Schizaphis graminum* Rondani, 1852) тли. В настоящее время BYDV обнаружен нами в образцах овса и ячменя во всех регионах юга российского Дальнего Востока (7-9).

Наши исследования состава афидофауны рисового поля с выявлением переносчиков вирусной инфекции и установлением путей их возможной миграции в Приморском крае (Дальневосточная опытная рисовая станция, Спасский р-н; Сиваковское рисоводческое хозяйство, Хорольский р-н), а также в разнотравье вблизи рисовых полей позволили выявить 44 вида тлей. Из них 35 видов (80 %) оказались случайными посетителями растений риса и сорняков рисового поля. Непосредственными заселителями и вредителями культуры в условиях Приморского края выступают 10 видов тлей: серая свидиново-злаковая (*Anoecia corni* Fabricius, 1775), розанно-злаковая (*Metopolophium dirhodum* Walker, 1849), яблонно-злаковая (*Rhopalosiphum insertum* Walker, 1849), сорговая (*Rh. maidis*), кувшинковая (*Rh. nymphaeae* L., 1761), обыкновенная черемуховая (*Rh. padi*), обыкновенная злаковая (*Schizaphis graminum*), большая злаковая (*Sitobion avenae*), вязовая (*Tetraneura ulmi* L., 1758) и тростниковая (*Hyalopterus pruni* Geoffroy, 1762). Из них на рисе доминируют четыре вида афидид: *Rh. maidis*, *Rh. padi*, *S. avenae* и *Sch. graminum*. Что касается *H. pruni*, то этот вид на рисе не самый массовый, зато, по-видимому, может его колонизировать. Случайно попадают на растения риса тли-полифаги, в массе развивающиеся на других кормовых растениях, — персиковая (*Myzodes persicae* Sulzer, 1776), капустная (*Brevicoryne brassicae* L., 1758), бахчевая (*Aphis gossypii* Glover, 1877), люцерновая, или акациевая (*A. craccivora* C.L. Koch, 1854). Все перечисленные тли обладают вирофорными свойствами в отношении RSMV, что усугубляет их вредоносность (13, 56, 57).

В настоящее время в Приморском крае восстанавливаются посевы риса, утраченные в 1980-1990-е годы. Однако на заброшенных рисовых чеках сформировались дикие фитоценозы со своими переносчиками фитовирусов, и в каждом случае необходим соответствующий подход, чтобы оценить опасность распространения возбудителей инфекционных заболеваний (58). Постоянно возрастающий грузовой и пассажирский поток между Российской Федерацией и Китайской Народной Республикой создает дополнительную опасность проникновения китайских штаммов вирусов риса на Дальний Восток (59-61). Поэтому следует усилить эколого-вирусологический мониторинг, в том числе отслеживать видовое и штаммовое разнообразие тех потенциально опасных для риса вирусов, которые пока не обнаружены на юге российского Дальнего Востока: Rice dwarf virus (RDV, вирус карликовости риса) (*Reoviridae*, *Phytoreovirus*) (62), Rice gall dwarf virus (RGDV, вирус галловой карликовости риса) (*Reoviridae*, *Phytoreovirus*) (63), Rice bunchy stunt virus (RBSV, вирус изогнутой низкорослости риса) (*Reoviridae*, *Phytoreovirus*) (64), Rice ragged stunt virus (RRSV, вирус лохматой низкорослости риса) (*Reoviridae*, *Oryzavirus*) (65), Rice black streaked dwarf virus (RBSDV, вирус черно-полосатой карликовости риса) (*Reoviridae*, *Fijivirus*) (66), Southern rice black streaked dwarf virus (SRBSDV, вирус южной черно-полосатой карликовости риса) (*Reoviridae*, *Fijivirus*) (66), Rice grassy stunt virus (RGSV, вирус травянистой низкорослости риса) (*Bunyavirales*: *Phenuiviridae*, *Tenuivirus*) (67), Rice yellow stunt virus (RYSV, вирус желтой низкорослости риса) (*Mononegavirales*: *Rhabdoviridae*, *Nucleorhabdovirus*) (68), Rice tungro bacilliform virus (RTBV, бациллоидный вирус тунгро риса) (*Caulimoviridae*, *Tungrovirus*), Rice tungro spherical virus (RTSV, сферический вирус тунгро риса) (*Picornavirales*: *Secoviridae*, *Waikavirus*) (69).

Галловые четырехногие (вследствие редукции задней пары конечностей у постэмбриональных стадий) клещи (*Trombidiformes* Reuter, 1909: *Eriophyoidea* Nalepa, 1898) (70) являются переносчиками WSMV. Сами клещи имеют микроскопические размеры (~ 0,1 мм), но формируемые их колониями

Таксономическое описание и пути распространения вирусов злаковых культур на юге российского Дальнего Востока

Таксономическое положение			Название		Характерный способ распространения
отряд	семейство	род	международное	русское	
<i>Incerti ordinis</i>	<i>Bromoviridae</i>	<i>Bromovirus</i>	Brome mosaic virus (BMV)	Вирус мозаики костреца безостого	Контактный путь
<i>Incerti ordinis</i>	<i>Luteoviridae</i>	<i>Luteovirus</i>	Barley yellow dwarf virus (BYDV)	Вирус желтой карликовости ячменя	Тли: <i>Rhopalosiphum padi</i> , <i>Rh. maidis</i> , <i>Schizaphis graminum</i> , <i>Sitobion avenae</i>
<i>Bunyavirales</i>	<i>Phenuiviridae</i>	<i>Tenuivirus</i>	Russian oat mosaic virus (ROMV) Rice stripe virus (RSV)	Вирус русской мозаики овса Вирус штриховатости риса	Тёмная цикадка (<i>Laodelphax striatella</i>) Тёмная (<i>Laodelphax striatella</i>) и бурая рисовая (<i>Nilaparvata lugens</i>) цикадки, рисовая пяденица (<i>Oulema oryzae</i>)
<i>Incerti ordinis</i>	<i>Potyviridae</i>	<i>Potyvirus</i>	Maize dwarf mosaic virus (MDMV)	Вирус карликовой мозаики кукурузы	Семена, контактный путь, тли: <i>Myzodes persicae</i> , <i>Brevicoryne brassicae</i> , <i>Aphis gossypii</i> , <i>A. craccivora</i>
		<i>Tritimovirus</i>	Wheat streak mosaic virus (WSMV)	Вирус полосатой мозаики пшеницы	Контактный путь, галловые клещи: <i>Aceria tosichella</i> , <i>A. tulipae</i> , <i>A. tritici</i>
<i>Mononegavirales</i>	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Cytorhabdovirus</i>	Northern cereal mosaic virus (NCMV)	Вирус северной мозаики злаков	Тёмная цикадка (<i>Laodelphax striatella</i>)
<i>Incerti ordinis</i>	<i>Virgaviridae</i>	<i>Hordeivirus</i>	Barley stripe mosaic virus (BSMV) Poa semilatifolia virus (PSLV)	Вирус штриховатой мозаики ячменя Полулатентный вирус мятлики	Семена, контактный путь Контактный путь
<i>Incerti ordinis</i>	<i>Incertae familiae</i>	<i>Incerti genus</i>	Rice spotted mosaic virus (RSMV)	Вирус крапчатой мозаики риса	Рисовая пяденица (<i>Oulema oryzae</i>), тли: <i>Myzodes persicae</i> , <i>Brevicoryne brassicae</i> , <i>Aphis gossypii</i> , <i>A. craccivora</i>

Примечание. Таксономические группы упорядочены в алфавитном порядке названий семейств, поскольку не все вирусы имеют таксономический статус уровня отряда; список замыкает вирус, не классифицированный на настоящий момент.

галлы хорошо различимы невооруженным глазом. Основной вектор для WSMV — пшенично-завитушный клещ (*Aceria tosichella* Keifer, 1969) (71-73) (синонимы — чесночный клещ *A. tulipae* Keifer, 1938 и пшеничный клещ *A. tritici* Shevtchenko, 1970) (73).

Среди переносчиков вирусов злаков следует отметить паутинных клещей (*Trombidiformes: Tetranychidae* Donnadieu, 1875) (74). N.L. Robertson и T.W. Carroll (75) описали передачу Barley yellow streak mosaic virus (вирус желтой полосатости ячменя) (*Mononegavirales: Rhabdoviridae, Cytorhabdovirus*) петробией многоядной (*Petrobia latens* Muller, 1776) в посевах ячменя на территории Канады и США. Позднее E.D. Smidansky и T.W. Carroll (76) подтвердили быстрое накопление этого вируса в тканях имаго и преимаго у *P. latens*, а также показали его трансовариальную передачу.

Обнаружение паутинных клещей в полевых условиях затруднительно в связи с небольшими размерами (~ 0,5 мм), а симптоматика вызываемых ими *per se* заболеваний напоминает индуцированную вирусом патологию (хлоротичные пятна, пожелтение жилок, скручивание листовой пластинки). В Приморском и Хабаровском краях широко распространены туркестанский (*Tetranychus turkestanicus* Ug. et Nik.) и красный плодовый (*Panonychus ulmi* Koch, 1836) паутинные клещи, которые, будучи полифагами, часто оказываются на злаковых растениях и предположительно могут быть переносчиками BYDV, NCMV, MDMV и WSMV. Паутинные клещи легко разносятся ветром, что делает распространение связанных с ними фитовирусов еще более интенсивным (5). Нельзя исключать, что дальнейшее более детальное изучение тетранихид расширит наши представления об их роли как векторов возбудителей фитовирусных инфекций.

Суммируя, отметим, что в фитоценозах южной части российского Дальнего Востока описаны 10 вирусов, поражающих злаковые растения (табл.). Их штаммы депонированы и сохраняются в Российской коллекции вирусов Восточной Азии (лаборатория вирусологии ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН) (7-9).

Таким образом, на территории южной части российского Дальнего Востока регулярный мониторинг вирусов злаковых культур осуществляется с 1962 года. Вирусные штаммы, изолированные в результате этого мониторинга, хранятся в Российской коллекции вирусов Восточной Азии (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН). В представленном обзоре мы в основном сосредоточились на данных о современном таксономическом статусе и экологии следующих вирусов, поражающих злаковые растения в регионе: Barley stripe mosaic virus (BSMV, вирус штриховатой мозаики ячменя), Brome mosaic virus (BMV, вирус мозаики костреча безостого), Poa semilatifolia virus (PSLV, полупатентный вирус мятлика), Northern cereal mosaic virus (NCMV, вирус северной мозаики злаков), Russian oat mosaic virus (ROMV, вирус русской мозаики овса), Rice stripe virus (RSV, вирус штриховатости риса), Rice spotted mosaic virus (RSMV, вирус крапчатой мозаики риса), Maize dwarf mosaic virus (MDMV, вирус карликовой мозаики кукурузы), Barley yellow dwarf virus (BYDV, вирус желтой карликовости ячменя) и Wheat streak mosaic virus (WSMV, вирус полосатой мозаики пшеницы). Анализ распространения вирусов и их переносчиков показывает, что в агроценозах Приморья эпифитотическую ситуацию по злаковым нужно признать относительно благополучной, тогда как в Хабаровском крае и в Амурской области — гораздо более напряженной. В регионе следует обратить особое внимание на мониторинг как агро-, так и диких фитоценозов с целью профилактики распространения вирусных болезней.

VIRUSES OF CEREAL CROPS AND THEIR VECTORS IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST (review)

N.N. Kakareka¹, Yu.G. Volkov¹, M.V. Sapotskiy¹, V.F. Tolkach¹, M.Yu. Shchelkanov^{1, 2, 3}

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch RAS, 159, Prosp. 100-letiya Vladivostoka, Vladivostok, 690022 Russia, e-mail kakareka@biosoil.ru, ygvolkov@mail.ru, mikhael.sapotskiy@mail.ru, valentina_tolkach@mail.ru, adarob@mail.ru (✉ corresponding author);

²National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch RAS, 17, Palchevskogo, Vladivostok, 690041 Russia, e-mail adarob@mail.ru (✉ corresponding author);

³Far Eastern Federal University, 8, Sukhanovs, Vladivostok, 690091 Russia, adarob@mail.ru (✉ corresponding author)
ORCID:

Kakareka N.N. orcid.org/0000-0002-2567-0452

Tolkach V.F. orcid.org/0000-0002-1893-9580

Volkov Yu.G. orcid.org/0000-0002-4631-1678

Shchelkanov M.Yu. orcid.org/0000-0001-8610-7623

Sapotskiy M.V. orcid.org/0000-0002-8707-7152

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially by Russian Foundation for Basic Research (grant No. 8-016-00194_a "Molecular genetic identification of plant virus strains of the Russian East Asian virus collection on the basis of the Federal Research Center for Biodiversity of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences")

Received February 6, 2020

doi: 10.15389/agrobiol.2020.3.439eng

Abstract

The review presents data on the current taxonomic status and ecology of 10 viruses infecting cereals (*Poaceae*) in the South of the Russian Far East. Barley stripe mosaic virus (BSMV) (*Virgaviridae*, *Hordeivirus*) is the most common virus affecting about a third of crops (with the exception of oat, which is slightly infected with BSMV). The maize chlorotic stripe disease occurring in Primorye is also etiologically linked with BSMV. Unlike the European part of Russia, Brome mosaic virus (BMV) (*Bromoviridae*, *Bromovirus*) is slightly represented among cultivated cereals in the South of the Russian Far East since there are no its numerous vectors from perennial plants-reservoirs. In the South of the Russian Far East *Poa semilatifolia* virus (PSLV) (*Virgaviridae*, *Hordeivirus*) was isolated from wheat (*Triticum* spp.), swamp (*Poa palustris*) and meadow (*P. pratensis*) bluegrass. Vectors for this virus have not yet been established. The epicenter of the Northern cereal mosaic virus (NCMV) (*Mononegavirales*: *Rhabdoviridae*, *Cytorhabdovirus*) strain diversity in the South of the Russian Far East is located in the Amur region whereas in the Primorsky and Khabarovsk territories this virus is much less common. Latently infected perennial wild grasses are a natural reservoir of NCMV that is effectively spread by small brown planthopper (*Laodelphax striatella*). In the body of planthopper NCMV is capable of replication as well as overwintering in larvae. Russian oat mosaic virus (ROMV) (*Bunyavirales*: *Phenuiviridae*, *Tenuivirus*) infects wide range of cereals and is known by several synonymous names. It is possible that at least some variants of this virus are a mixture with phytoplasma. In the Primorye territory this virus is mostly found together with NCMV and is also carried by small brown planthopper. The main vectors of Rice stripe virus (RSV) (*Phenuiviridae*, *Tenuivirus*) in the South of the Russian Far East are small brown and brown (*Nilaparvata lugens*) planthopper as well as rice beetle (*Oulema oryzae*). Rice beetle is a mechanical vector of Rice spotted mosaic virus (RSMV). Far Eastern aphid (*Hemiptera*: *Aphidoidea*) species are vectors of the Maize dwarf mosaic virus (MDMV) (*Potyviridae*, *Potyvirus*) and Barley yellow dwarf virus (BYDV) (*Luteoviridae*, *Luteovirus*). In the rice fields of Primorye 44 species of aphids were identified, among which green com (*Rhopalosiphum maidis*), bird cherry-oat (*Rh. padi*), English Grain (*Sitobion avenae*) and greenbug (*Schizaphis graminum*) aphids dominate. Large foci of diseases caused by Wheat streak mosaic virus (WSMV) (*Potyviridae*, *Tritimovirus*) were found in the far Eastern agrocenoses, which can be transmitted by herbivorous mites (*Trombidiformes*: *Eriophyoidea*). Spider mites (*Trombidiformes*: *Tetranychidae*) are presumably the carriers of BYDV, NCMV, MDMV, and WSMV. The basis of the presented review is the data of long-term

(since 1962) regular monitoring of cereal crop viruses carried out by the Laboratory of Virology in the Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch RAS. The strains obtained during this monitoring are stored in the Russian Collection of East Asia viruses (the Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch RAS).

Keywords: plant viruses, cereals, taxonomy, vector, aphid, planthopper, gall mites.

REFERENCES

1. Timofeeva Y.O., Kosheleva Y., Semal V., Burdukovskii M. Origin, baseline contents, and vertical distribution of selected trace lithophile elements in soils from nature reserves, Russian Far East. *Journal of Soils and Sediments*, 2018, 18(3): 968-982 (doi: 10.1007/s11368-017-1847-5).
2. Kim A., Min K. The state Bohai and its provincial government system (698 A.D.-926 A.D.). *Nuova Rivista Storica*, 2015, 99(2): 421-434.
3. *China under Jurchen rule: Essays on Chin intellectual and cultural history*. H.C. Tillman, S.H. West (eds.). NY, 1995.
4. Shelokhaev V.V. The Stolypin variant of Russian modernization. *Russian Social Science Review*, 2016, 57(5): 350-377 (doi: 10.1080/10611428.2016.1229962).
5. *Rukovodstvo po virusologii. Virusy i virusnye infektsii cheloveka i zhivotnykh* /Pod redaktsiei D.K. L'vova [Virology guide. Viruses and viral infections of humans and animals. D.K. L'vov (ed.)]. Moscow, 2013 (in Russ.).
6. *Plant viruses in Asia*. D. Murayama, H.O. Agrawal, T. Inoue, I. Kimura, E. Shikata, K. Tomaru, T. Tsuchizaki, Triharso (eds.). Bulaksumur, Gadjah Mada University Press, 2000.
7. Shchelkanov M.Yu., Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Sapotskii M.V., Tolkach V.F., Pleshakova T.I., Gapeka A.V., Galkina I.V. *Materialy Mezhdunarodnykh nauchnykh chtenii «Primorskie Zori 2017»* [Proc. Int. Scientific Readings «Primorye Dawns 2017»]. Vladivostok, 2017: 466-470 (in Russ.).
8. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Shchelkanov M.Yu. *Materialy IV Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii «Ekologicheskaya bezopasnost' zashchity rastenii»* [Proc. IV Int. Conf. «Eco-friendly plant protection»]. Minsk, 2017: 79-84 (in Russ.).
9. Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Tolkach V.F., Shchelkanov M.Yu. Russian collection of viruses from East Asia as an element of biological safety ensuring. *Proc. 1st Int. Conf. «North-East Asia Biodiversity»*. Vladivostok, 2018: 114.
10. Lebedeva E.G., D'yakonov K.P., Nemilostiva N.I. *Nasekomye — perenoschiki virusov rastenii na Dal'nem Vostoke* [Plant viral insect vectors in the Far East]. Vladivostok, 1982 (in Russ.).
11. Mamaev P.Yu. V sbornike: *Fitovirusy Dal'nego Vostoka* /Pod redaktsiei R.V. Gnutovoi [Plant viruses of the Far East. R.V. Gnutova (ed.)]. Vladivostok, 1993: 39-57 (in Russ.).
12. Sapotski M.V., Kakareka N.N. Cereal mosaic virus at the Far East (Russia). In: *Viruses and virus diseases of Poaceae (Gramineae)*. H. Lapierre, P. Signoret (eds.). Paris, 2004: 480-483.
13. D'yakonov K.P., Sapotskii M.V. About phytovirological state of cereal crops at Primorsky province. *Russian Agricultural Sciences*, 2004, 30(1): 92-96.
14. Volkov Y.G., Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Klykov A.G. Evaluation of plant virus infection of cereal crops and prediction of spread of disease in Primorskii krai. *Russian Agricultural Sciences*, 2011, 37, 392-394 (doi: 10.3103/S1068367411050259).
15. Klykov A.G., Volkov Y.G., Gapeka A.V. Agrobiological features and technologies cultivation of spring barley in Primorsky Krai. In: *Barley: Physical properties, genetic factors and environmental impacts on growth*. K. Hasunuma (ed.). New York, 2014: 21-36.
16. Zarzyńska-Nowak A., Jeżewska M., Hasiyw-Jaroszewska B., Zielińska L. A comparison of ultra-structural changes of barley cells infected with mild and aggressive isolates of Barley stripe mosaic virus. *J. Plant Dis. Prot.*, 2015, 122: 153-160 (doi: 10.1007/BF03356545).
17. Zarzyńska-Nowak A., Hasiyw-Jaroszewska B., Jeżewska M. Molecular analysis of barley stripe mosaic virus isolates differing in their biological properties and the development of reverse transcription loop-mediated isothermal amplification assays for their detection. *Archives of Virology*, 2018, 163(5): 1163-1170 (doi: 10.1007/s00705-018-3725-x).
18. Gapeka A.V., Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Pleshakova T.I., Kozlovskaya Z.N., Klykov A.G., Murugova G.A., Bogdan P.M., Konovalova I.V. Efficiency of phytovirological monitoring of cereal crop breeding in Primorsky krai. *Russian Agricultural Sciences*, 2016, 42: 431-434 (doi: 10.3103/S1068367416060069).
19. Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Kozlovskaya Z.N., Pleshakova T.I., Gapeka A.V. *Zashchita i karantin rastenii*, 2017, 1: 24-26 (in Russ.).
20. Gapeka A.V., Zelikova A.A., Zhmurkina S.K., Ledneva V.A., Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Shchelkanov M.Yu. Barley stripe mosaic virus (Virgaviridae, Hordeivirus) as etiological agent of maize chlorotic stripe disease. *Russian Agricultural Sciences*, 2018, 44(2): 142-145 (doi: 10.3103/S1068367418020052).
21. Smith O., Clapham A., Rose P., Liu Y., Wang J., Allaby R.G. A complete ancient RNA genome:

- identification, reconstruction and evolutionary history of archaeological Barley Stripe Mosaic Virus. *Scientific Reports*, 2014, 4: 4003 (doi: 10.1038/srep04003).
22. Vavilov N.I. *Teoreticheskie osnovy selektsii. Tom 1* [Theoretical foundations of breeding. Vol. 1]. Moscow-Leningrad, 1935: 17-73 (in Russ.).
 23. Yuan C., Li C., Yan L., Jackson A.O., Liu Z., Han C., Yu J., Li D. A high throughput barley stripe mosaic virus vector for virus induced gene silencing in Monocots and Dicots. *PLoS ONE*, 2011, 6(10): e26468 (doi: 10.1371/journal.pone.0026468).
 24. Lee W.S., Hammond-Kosack K.E., Kanyuka K. Barley stripe mosaic virus-mediated tools for investigating gene function in cereal plants and their pathogens: virus-induced gene silencing, host-mediated gene silencing, and virus-mediated overexpression of heterologous protein. *Plant Physiology*, 2012, 160(2): 582-590 (doi: 10.1104/pp.112.203489).
 25. Sun X., Zhang C. A conserved C-terminal motif is essential for self-interaction of Barley stripe mosaic virus China strain TGB3 protein. *Biochemical and Biophysical Research Communication*, 2012, 426(1): 153-157 (doi: 10.1016/j.bbrc.2012.08.056).
 26. Tao Y., Man J., Wu Y. Development of a multiplex polymerase chain reaction for simultaneous detection of wheat viruses and a phytoplasma in China. *Archives of Virology*, 2012, 157(7): 1261-1267 (doi: 10.1007/s00705-012-1294-y).
 27. Aigul T., Zibagul I., Saira S. The Great silk road as a cultural phenomenon. *International Journal of Economic Perspectives*, 2016, 10(4): 41-46.
 28. Crawford G.W., Lee G.A. Agricultural origins in the Korean peninsula. *Antiquity*, 2003, 77(295): 87-95 (doi: 10.1017/S0003598X00061378).
 29. Hatada T., Smith Jr W.W., Hazard B.H. *A history of Korea*. Santa Barbara, 1969.
 30. Vlasov Yu.I., Teploukhova T.N. V sbornike: *Tezisy dokladov soveshchaniya «Problemy virusnykh boleznei zernovykh kul'tur i puti ikh resheniya»* [Abstracts of the meeting «Viral diseases of grain crops — problems and solutions»]. Tver', 1993: 7-8 (in Russ.).
 31. Panarin I.V. *Zashchita zlakovykh kul'tur ot virusnykh boleznei* [Cereal protection from viral diseases]. Moscow, 1985 (in Russ.).
 32. Volkov Yu.G., Kakareka N.N. *Vestnik DVO RAN*, 2017, 2: 43-50 (in Russ.).
 33. Slykhuis J.T. Poa semilatifolius virus from native grasses. *Phytopathology*, 1972, 62(5): 508-513 (doi: 10.1094/Phyto-62-508).
 34. Goodin M.M., Min B.E. Virus host protein interaction of plant adapted rhabdoviruses. In: *Rhabdoviruses: molecular taxonomy, evolution, genomics, ecology, host-vector interaction, cytopathology and control*. R.G. Dietzgen, I.V. Kuzmin (eds.). London, 2012: 133-146.
 35. Redinbaugh M.G., Whitfield A.E., Ammar E.D. Insect vector interaction and transmission of cereal infecting rhabdoviruses. In: *Rhabdoviruses: molecular taxonomy, evolution, genomics, ecology, host-vector interaction, cytopathology and control*. R.G. Dietzgen, I.V. Kuzmin (eds.). London, 2012: 133-146.
 36. Ostapenko K.A. *Ekologiya i geografiya tsikadovykh (Homoptera, Cicadina) yuga Primorskogo kraja. Kandidatskaya dissertatsiya* [Ecology and geography of cicadas (Homoptera, Cicadina) in the south of Primorsky Krai. PhD Thesis]. Vladivostok, 2010 (in Russ.).
 37. *Plant viruses online. Descriptions and lists from the VIDE database*. A.A. Brunt, K. Crabtree, M.J. Dallwitz, A. Gibbs, L. Watson, E. Zurcher (eds.). Cambridge, 1996.
 38. Fedotina V.L. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1974, 218(5): 1211-1213 (in Russ.).
 39. Sapotskii M.V., Kakareka N.N. Oat Russian mosaic. In: *Viruses and virus diseases of Poaceae (Gramineae)*. H. Lapiere, P. Signoret (eds.). Paris, 2004: 498-500.
 40. Sapotskii M.V. V sbornike: *Fitovirusy Dal'nego Vostoka* /Pod redaktsiei R.V. Gnutovoi [In: Plant viruses of the Far East. R.V. Gnutova (ed.)]. Vladivostok, 1993: 81-89 (in Russ.).
 41. Sapotskii M.V., Artyukova E.V. V sbornike: *Stanovlenie i razvitiye fitovirusologii na Dal'nem Vostoke Rossii* /Pod redaktsiei K.P. D'yakonova, Yu.G. Volkova, V.D. Kostina, V.I. Malinovskii [In: Formation and development of plant virology in the Russian Far East. K.P. D'yakonov, Yu.G. Volkov, V.D. Kostin, V.I. Malinovskii (eds.)]. Vladivostok, 2002: 37-58 (in Russ.).
 42. Hogenhout S.A., Ammar E.D., Whitfield A.E., Redinbaugh M.G. Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annual Review of Phytopathology*, 2008, 46: 327-359 (doi: 10.1146/annurev.phyto.022508.092135).
 43. Raga I.N., Ito K., Matsui M., Okada M. Effect of temperature on adult longevity, fertility, and rate transovarial passage of rice stripe virus in the small brown planthopper *Laodelphax striatellus* Fallen (Homoptera: Delphacidae). *Applied Entomology and Zoology*, 1988, 23(1): 67-75.
 44. *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR. T. 2. Ravnokrylye i poluzhestkokrylye* /Otv. red. A.S. Lelei. L., 1988.
 45. Moran N.A. The evolution of aphid life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1992, 37: 321-348 (doi: 10.1146/annurev.en.37.010192.001541).
 46. Kieckhefer R.W., Thysell J.R. Host preferences and reproduction of four cereal aphids on 20 triticale cultivars. *Crop Science*, 1981, 21(2): 322-324 (doi: 10.2135/cropsci1981.0011183X002100020029x).
 47. Kieckhefer R.W. Cereal aphid (Homoptera: Aphididae) preferences for and reproduction on some warm-season grasses. *Environmental Entomology*, 1984, 13(3): 888-891 (doi: 10.1093/ee/13.3.888).
 48. Peresypkin V.F. *Sel'skokhozyaistvennaya fitopatologiya* [Agricultural plant pathology]. Moscow, 1989.

49. Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Gapeka A.V. *Zashchita i karantin rastenii*, 2015, 8: 49-50 (in Russ.).
50. Mozhaeva K.A., Kastal'eva T.B. *Agroekologicheskii zhurnal*, 2002, 1: 28-33 (in Russ.).
51. Mozhaeva K.A., Kastal'eva T.B., Girsova N.V. *Virus zheltoi karlikovosti yachmenya i drugie virusy zernovykh kul'tur na territorii Rossiiskoi Federatsii* [Barley yellow dwarf virus and other grain viruses in the Russian Federation]. Moscow, 2007 (in Russ.).
52. Rosenkranz E., Scott G.E. Effect of plant age at time of inoculation with maize dwarf mosaic virus on disease development and yield in corn. *Phytopathology*, 1978, 68(12): 1688-1692.
53. Gray S., Gildow F.E. Luteovirus-aphid interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 2003, 41: 539-566 (doi: 10.1146/annurev.phyto.41.012203.105815).
54. Wang X., Chang S., Jin Z., Li L., Zhou G. Nucleotide sequences of the coat protein and readthrough protein genes of the Chinese GAV isolate of barley yellow dwarf virus. *Acta Virologica*, 2001, 45(4): 249-252.
55. Jin Z., Wang X., Chang S., Zhou G. The complete nucleotide sequence and its organization of the genome of Barley yellow dwarf virus-GAV. *Science in China Series C Life Sciences*, 2004, 47(2): 175-182 (doi: 10.1360/03yc0076).
56. D'yakonov K.P. *Chteniya pamyati Alekseya Ivanovicha Kurentsova*, 2000, 10: 5-16 (in Russ.).
57. D'yakonov K.P. *Chteniya pamyati Alekseya Ivanovicha Kurentsova*, 2003, 13: 53-60 (in Russ.).
58. Kostin V.D. *Virozy dikorastushchikh rastenii Dal'nego Vostoka Rossii* [Wild plant viral diseases in the Russian Far East]. Vladivostok, 2005 (in Russ.).
59. Arita H., Yamamoto M., Ohkuro T., Tomosyou T. The cost of restoring abandoned paddy fields invaded by grass in a wet soil environment. *Transactions of the Japanese Society of Irrigation, Drainage and Reclamation Engineering*, 2007, 248: 55-60.
60. Uehara-Ichiki T., Shiba T., Matsukura K., Ueno T., Hirae M., Sasaya T. Detection and diagnosis of rice-infecting viruses. *Frontiers of Microbiology*, 2013, 4: 289 (doi: 10.3389/fmicb.2013.00289).
61. Abo M.E., Ali Fadhila H. Epidemiology and management of rice viruses and virus diseases. *Proc. of a Conference Organized by IITA*. Ibadan, 2001: 112-127.
62. Chen H., Wie T., Saotome A., Sakaguchi K., Shikamoto Y., Mizuno H., Akita F., Shimizu T., Uehara-Ichiki T., Omura T. Aggregation ability of virus-specific antibodies is correlated with their capacity to neutralize Rice dwarf virus. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 2012, 46(1): 65-71 (doi: 10.6090/jarq.46.65).
63. Omura T., Morinaka T., Inoue H., Saito Y. Purification and some properties of Rice gall dwarf virus, a new phyto-reovirus. *Phytopathology*, 1982, 72: 1246-1249 (doi: 10.1094/Phyto-72-1246).
64. Xie L.H., Lin Q.Y., Zhou Q.L. On the bunchy stunt disease of rice. II. The distribution, loss, hosts and overwintering of rice bunchy stunt. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1982, 12: 16-20 (in Chinese).
65. Hibino H., Kimura I. Detection of Rice ragged stunt virus in insect vectors by enzyme-linked immunosorbent assay. *Phytopathology*, 1982, 72: 656-659 (doi: 10.1094/phyto-72-656).
66. Zhang P., Mar T.T., Liu W., Li L., Wang X. Simultaneous detection and differentiation of Rice black streaked dwarf virus (RBSDV) and Southern rice black streaked dwarf virus (SRBSDV) by duplex real time RT-PCR. *Virology Journal*, 2013, 10: 24 (doi: 10.1186/1743-422X-10-24).
67. Hibino H., Usugi T., Oraura T., Tsuchizaki T., Shohara K., Iwasaki M. Rice grassy stunt virus: a planthopper-borne circular filament. *Phytopathology*, 1985, 75: 894-899 (doi: 10.1094/Phyto-75-894).
68. Hiraguri A., Hibino H., Hayashi T., Shimizu T., Uehara-Ichiki T., Omura T., Sasaya T. Complete sequence analysis of rice transitory yellowing virus and its comparison to rice yellow stunt virus. *Archives of Virology*, 2010, 155: 243-245 (doi: 10.1007/s00705-009-0557-8).
69. Sharma S., Dasgupta I. Development of SYBR Green I based real-time PCR assays for quantitative detection of Rice tungro bacilliform virus and Rice tungro spherical virus. *Journal of Virological Methods*, 2012, 181(1): 86-92 (doi: 10.1016/j.jviromet.2012.01.018).
70. Chetverikov F.E. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*, 2016, 320(S4): 349-376 (in Russ.).
71. Ranabhat N.B., Seipel T., Lehnhoff E.A., Miller Z.J., Owen K.E., Menalled F.D., Burrows M.E. Temperature and alternative hosts influence *Aceria tosichella* infestation and wheat streak mosaic virus infection. *Plant Diseases*, 2018, 102(3): 546-551 (doi: 10.1094/PDIS-06-17-0782-RE).
72. Navia D., de Mendonça R.S., Skoracka A., Szydło W., Knihinicki D., Hein G.L., da Silva Pereira P.R., Truol G., Lau D. Wheat curl mite, *Aceria tosichella*, and transmitted viruses: an expanding pest complex affecting cereal crops. *Experimental and Applied Acarology*, 2013, 59(1-2): 95-143 (doi: 10.1007/s10493-012-9633-y).
73. Razvyazkina G.M. *Virusnye zabollevaniya zlakov* [Viral diseases of cereals]. Novosibirsk, 1975 (in Russ.).
74. Mitrofanov V.I., Strunkova Z.I., Livshits I.Z. *Opredelitel' tetranikhovykh kleshchei fauny SSSR i soprodel'nykh stran (Tetranychidae, Bryobiidae)* / Pod redaktsiei V.G. Babaevoi [Key to the tetranychid tick fauna (*Tetranychidae*, *Bryobiidae*) of the USSR and neighboring countries. V.G. Babaeva (ed.)]. Dushanbe, 1987 (in Russ.).
75. Robertson N.L., Carroll T.W. Virus-like particles and a spider mite intimately associated with a new disease of barley. *Science*, 1988, 240(4856): 1188-1190 (doi: 10.1126/science.240.4856.1188).
76. Smidansky E.D., Carroll T.W. Factors influencing the outcome of barley yellow streak mosaic virus-brown wheat mite-barley interactions. *Plant Diseases*, 1996, 80: 186-193 (doi: 10.1094/PD-80-0186).