

РАЗНООБРАЗИЕ ВИРУСОВ РАСТЕНИЙ В ВОСТОЧНОАЗИАТСКОМ РЕГИОНЕ РОССИИ: ИТОГИ 50-ЛЕТНЕГО ИЗУЧЕНИЯ*

Р.В. ГНУТОВА

Снижение продуктивности и качества возделываемых декоративных, плодово-ягодных, овощных, зерновых, бобовых культур при поражении вирусами особенно проявляется в южных регионах земледелия на Дальнем Востоке в условиях, где создается один из самых высоких инфекционных фонов. Кроме того, вирусная инфекция усиливает предрасположенность растений к поражению другими фитопатогенами — бактериям и грибам, провоцирует вырождение ценных сортов. В настоящее время самым эффективным методом борьбы с вирусами признана селекция вирусоустойчивых сортов и гибридов. При этом знание характерных особенностей вируса становится ключевым фактором, определяющим стратегию защиты растений от фитопатогена. Более чем за полувековой период на азиатской части территории России в агроценозах обнаружены вирусы на овощных, зерновых, бобовых, декоративных культурах, ягодниках и картофеле, а в биоценозах — на сорной и дикой растительности. Выявлено свыше 50 вирусов растений. Свыше 10 были идентифицированы впервые не только на Дальнем Востоке и Сибири, но и в России. На основании биологических особенностей, физико-химических свойств вирусспецифических белков и нуклеиновых кислот, антигенных свойств капсидных белков определяли таксономический статус азиатских российских изолятов вирусов, изучали их ареал, патогенность и вредоносность. Выявлены и описаны *Brome mosaic virus*, *Vicia unijuga mosaic virus*, *Alfalfa mosaic virus*, *Cucumber mosaic virus IA and IB East-Asian isolates*, *Soybean stunt virus*, *Tomato aspermy virus*, *Cauliflower mosaic virus Far-East Russian isolates*, *Dahlia mosaic virus*, *Radish mosaic virus type isolate*, *Red clover mottle virus*, *Arabis mosaic virus*, *Raspberry ringspot virus*, *Tobacco ringspot virus*, *Tomato ringspot virus*, *Potato leafroll virus*, *Barley yellow dwarf virus — PAV*, *Pea enation mosaic virus 1*, *Bean common mosaic virus*, *Bean yellow mosaic virus*, *Dahlia mild green mottle virus*, *Hippeastrum mosaic virus*, *Onion yellow dwarf virus*, *Potato virus A*, *Potato virus Y*, *Soybean mosaic virus*, *Tobacco etch virus*, *Tradescantia mosaic virus*, *Trifolium montanum (clover) mosaic virus*, *Turnip mosaic virus*, *Watermelon mosaic virus (WMW-W)*, *Cereal (Oat) Russian pupation (pseudo-roset) virus*, *Northern cereal mosaic virus*, *Lily symptomless virus*, *Potato virus M*, *Potato virus S*, *Vicia pseudorobus mosaic virus*, *Hydrangea ringspot virus*, *Plantago asiatica mosaic virus*, *Potato aucuba mosaic virus*, *Potato virus X*, *White clover mosaic virus*, *Tobacco necrosis virus*, *Rice stripe virus*, *Tobacco rattle virus*, *Tobacco mosaic virus*, *Tomato mosaic virus*, *Cucumber green mottle mosaic virus*, *Barley stripe mosaic virus*, *Rice mottle virus*, *Grapevine plum line virus*, *Pea streak virus*, *Potato yellow dwarf virus*, *Carnation ringspot dianthovirus*, *Carnation mottle virus* (некоторые в настоящее время не вошли в список Международного комитета по таксономии вирусов). По результатам классических и молекулярных методов идентификации дальневосточные изоляты вирусов отнесены к 18 родам 10 семейств из известных к настоящему времени 87 родов и 20 семейств вирусов растений. С учетом отдаленности Дальневосточного региона от центральных районов России, сложных природно-климатических факторов и нестабильности погодных условий, была разработана стратегия проведения фитосанитарного мониторинга вирусов растений. В южных и центральных районах главное внимание акцентировано на выявлении вирусов у таких важных культур как рис и соя, что касается вирусов картофеля, овощей и других сельскохозяйственных культур, то их выявление проходило на всей азиатской территории России как в открытом, так и защищенном грунте.

Ключевые слова: вирусы растений, методы идентификации, таксономия, восточноазиатская территория России.

Вирусы — одна из причин снижения продуктивности возделываемых растений. Особенно это проявляется в южных регионах земледелия на Дальнем Востоке в условиях, где создается один из самых высоких инфекционных фонов. Поражение вирусами ухудшает внешний вид и качество декоративных, плодово-ягодных, овощных, зерновых, бобовых культур. Кроме того, вирусная инфекция усиливает предрасположенность растений к поражению другими фитопатогенами — бактериям и грибам, провоцирует вырождение ценных сортов. В настоящее время самым эффективным методом борьбы с вирусами признана селекция вирусоустойчивых сортов и гибридов. При этом знание характерных особенностей вируса

* Работа частично поддержана грантами Президиума ДВО РАН (2004–2008, 2010 годы).

становится ключевым фактором, определяющим стратегию защиты растений от фитопатогена. Уже сейчас, например, во многих европейских странах создания сортов, устойчивых к вирусным болезням, и конструирование адаптивных агроэкосистем не только приносит большую экономическую

Систематика вирусов растений азиатской территории России (28)

| Геном, порядок, семейство | Род | Вид | | |
|--|--|--|------------------------|--|
| ssRNA(+) <i>Bromoviridae</i> | { <i>Bromovirus</i> <i>Alfavirus</i> <i>Cucumovirus</i> | <i>Brome mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Vicia unijuga mosaic virus</i> ¹ | | |
| | | <i>Alfalfa mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Cucumber mosaic virus</i> IA and IB East-Asian isolates <i>Soybean stunt virus</i> ¹ <i>Tomato aspermy virus</i> | | |
| dsDNA-RT <i>Caulimoviridae</i> | <i>Caulimovirus</i> | <i>Cauliflower mosaic virus</i> Far-East Russian isolates <i>Dahlia mosaic virus</i> | | |
| ssRNA(+) <i>Pecornovirales</i> <i>Comoviridae</i> | { <i>Comovirus</i> <i>Nepovirus</i> | <i>Radish mosaic virus</i> type isolate | | |
| | | <i>Red clover mottle virus</i> | | |
| | | <i>Arabidopsis mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Raspberry ringspot virus</i> | | |
| | | <i>Tobacco ringspot virus</i> <i>Tomato ringspot virus</i> | | |
| ssRNA(+) <i>Luteoviridae</i> | { <i>Poterovirus</i> <i>Luteovirus</i> <i>Enamovirus</i> | <i>Potato leafroll virus</i> | | |
| | | <i>Barley yellow dwarf virus — PAV</i> | | |
| | | <i>Pea enation mosaic virus 1</i> | | |
| ssRNA(+) <i>Potyviridae</i> | <i>Potyvirus</i> | <i>Bean common mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Bean yellow mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Dahlia mild green mottle virus</i> ¹ | | |
| | | <i>Hippeastrum mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Onion yellow dwarf virus</i> | | |
| | | <i>Potato virus A</i> | | |
| | | <i>Potato virus Y</i> | | |
| | | <i>Soybean mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Tobacco etch virus</i> | | |
| | | <i>Tradescantia mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Trifolium montanum</i> (clover) mosaic virus ¹ | | |
| | | <i>Turnip mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Watermelon mosaic virus (WMW-W)</i> | | |
| | | ssRNA(-) <i>Rhabdoviridae</i> | <i>Cytorhabdovirus</i> | <i>Cereal (Oat) Russian pupation (pseudo-roset) virus</i> ¹ |
| | | | | <i>Northern cereal mosaic virus</i> |
| ssRNA(+) <i>Tymovirales</i> <i>Betaflexiviridae</i> | <i>Carlavirus</i> | <i>Lily symptomless virus</i> | | |
| | | <i>Potato virus M</i> | | |
| | | <i>Potato virus S</i> | | |
| | | <i>Vicia pseudorobus mosaic virus</i> ¹ | | |
| ssRNA(+) <i>Tymovirales</i> <i>Alphaflexiviridae</i> | <i>Potexvirus</i> | <i>Hydrangea ringspot virus</i> | | |
| | | <i>Plantago asiatica mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Potato aucuba mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Potato virus X</i> | | |
| | | <i>White clover mosaic virus</i> | | |
| ssRNA(+) <i>Tombusviridae</i> | <i>Necrovirus</i> | <i>Tobacco necrosis virus</i> | | |
| ssRNA(+) «плавающий» род | <i>Tenuivirus</i> | <i>Rice stripe virus</i> | | |
| ssRNA(+) <i>Virgaviridae</i> | { <i>Tobravirus</i> <i>Tobamovirus</i> <i>Hordievirus</i> | <i>Tobacco rattle virus</i> | | |
| | | <i>Tobacco mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Tomato mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Cucumber green mottle mosaic virus</i> | | |
| | | <i>Barley stripe mosaic virus</i> | | |
| ssRNA(+) Неклассифицированные вирусы | | <i>Rice mottle virus</i> | | |
| | | <i>Grapevine plum line virus</i> | | |
| | | <i>Pea streak virus</i> | | |
| | | <i>Potato yellow dwarf virus</i> | | |
| | | <i>Carnation ringspot dianthovirus</i> | | |
| | | <i>Carnation mottle virus</i> | | |

Примечание. 1 — вирусы, которые не вошли в список Международного комитета по таксономии вирусов (МКТВ — International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ICTVdb/ICTVdB/>).

выгоду, но и позволяет существенно улучшить экологическую ситуацию. Использование устойчивых к вирусам сортов дает возможность значительно снижать количество применяемых пестицидов и получать стабильно высокие урожаи.

Первые исследования фитопатогенных вирусов на Дальнем Востоке связаны с изучением болезней картофеля. Вегетативный способ размножения этого растения облегчал сохранение и быстрое накопление вирусов в течение нескольких вегетационных сезонов, что приводило к вырождению этой ценной продовольственной культуры. Вирусы снижали урожайность (потери — 10-50 %) и ухудшали качество клубней, уменьшая содержание крахмала и витамина С. Актуальным было изучение не только вредоносности и патогенности моно- и смешанных инфекций вирусов, но и получение здорового семенного материала для возделывания вирусостойчивых сортов картофеля. Сначала были выявлены и изучены наиболее вредоносные и распространенные вирусы картофеля: X-вирус (ХВК), вирус скручивания листьев, Y- и A-вирусы (YBK и ABK), аукуба мозаики, M- и S-вирусы (MBK и SBK) (табл.). Со временем список расширился, добавились вирусы погрешности табака, мозаики люцерны, табачной мозаики (ВТМ) и огуречной мозаики (ВОМ). Оказалось, что для ХВК, YBK, MBK и SBK характерно большое штаммовое разнообразие (1, 2). К началу XXI столетия система безвирусного семеноводства картофеля, основанная на оздоровлении сортов и ускоренном размножении исходного семенного материала в условиях, исключающих повторное заражение вирусами, успешно решила многие проблемы в регионе благодаря применению метода апикальной меристемы и использованию для выбраковки растений с вирусной инфекцией антивирусных сывороток (3, 4). Правда, в 1990-е годы в связи с открытием новых фитопатогенов — виридов и микоплазм их изучение и поиск мер обозначились как новая проблема. На картофеле выявили вириод веретенности клубней картофеля *Potato spindle tuber viroid* (5) и фитоплазмы, вызывающие пурпурное закручивание верхушки картофеля *Potato purple dwarf* и краевое пожелтение листьев картофеля (6).

У овощных культур, главным образом растений из семейств Крестоцветные (*Brassicaceae* Burnett.), Пасленовые (*Solanaceae* Juss.), Тыквенные (*Cucurbitaceae* Juss.), Лилейные (*Liliaceae* Juss.), Сельдерейные (бывшие Зонтичные) (*Apiaceae* Lindl.), Маревые (*Chenopodaceae* Vent.) и Бобовые (*Fabaceae* Lindl.), идентифицирована самая многочисленная группа вирусов — более 20 (7). Вирусами чаще всего поражались тыквенные растения (кабачок, тыква, дыня, огурец, патиссон, арбуз и др.), пасленовые (томаты, баклажаны, перец сладкий и др.), капустные (разные виды капусты белокочанной и цветной, редис, лоба, дайкон и др.) и бобовые (овощная фасоль, горох овощной, бобы конские, и др.). Фитомониторинг (2000-2013 годы) показал, что для тыквенных наиболее распространен и вредоносен ВОМ, для пасленовых — ВТМ. Оба вируса проявляют большое разнообразие: только на Дальнем Востоке из овощных, лекарственных, декоративных и других растений выделили и изучили около двух-трех десятков изолятов ВТМ и более четырех десятков — ВОМ (8).

Особенность ВОМ — трехпартидный (+)РНК геном, что вызывает интерес к изучению генетической вариативности многочисленных дальневосточных изолятов вируса. В Хабаровском крае по бассейну реки Амур они заражали томат (*Lycopersicon esculentum* L.), перец *Capsicum annuum* L.), тыкву крупноплодную (*Cucurbita maxima* spp.), дыню (*Cucurbita melo* spp.) и огурец посевной (*Cucumis sativus* spp.), в Приморском крае — обычно томат, огурец, перец, реже арбуз, кабачок, патиссон, баклажан и тыкву (9,

10). Обнаружен вирус и на Камчатке. Не выявили ВОМ на капусте, хрене, салате и петрушке. Нередко вирус встречался в смешанной инфекции с ВТМ, потери урожая при этом были довольно существенны и составляли иногда от 80 до 100 %. Результаты изучения дальневосточных изолятов ВОМ совпадали с данными для обычного штамма (11). Изоляты вируса легко передавались тлями и механически, не распространялись семенами. По антигенным свойствам капсидных белков мы отнесли изоляты ВОМ к дальневосточному серотипу, а по результатам ПЦР — к подгруппам IV восточноазиатских изолятов ВОМ (овощные хабаровские изоляты) и IA (декоративные приморские изоляты) (12). Отметим, что в последние десятилетия постоянно предпринимались попытки предложить рациональную классификацию изолятов ВОМ. Сначала на основании биологических свойств их разделили на группы I и II, и это подтвердилось при использовании молекулярных методов. Впоследствии из популяции штаммов ВОМ сформировали две группы — Fny (I) и Q (II), между которыми генетическая изменчивость первичной нуклеотидной последовательности генома составляет 60-70 %. Затем в группе I выделили подгруппы IV и IA (соответственно восточноазиатские и наиболее распространенные в мире изоляты).

В настоящее время мы изучаем генетическую вариабельность семи наиболее оригинальных восточноазиатских изолятов ВТМ, поражающих овощные культуры, для уточнения их принадлежности к роду *Tobamovirus* (13). Род *Tobamovirus* ранее не входил ни в одно известное семейство, и только в 2009 году он наряду с другими пятью «плавающими» родами был включен в семейство *Virgaviridae*. По результатам сиквенсов тобамовирусов известно, что они обладают очень близким родством по сравнению с другими родами этого семейства. Поэтому Международный комитет по таксономии вирусов — МКТВ (International Committee on Taxonomy of Viruses — ICTV, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ICTVdb/ICTVdB/>) рекомендовал пересмотреть атрибутирование известных и вновь выявленных тобамовирусов с целью уточнения их видовой принадлежности по различиям в полногеномных нуклеотидных сиквенсах (если она меньше 10 %, то речь идет о штаммах одного вида, а не о видовом разнообразии). При проведении сравнительного филогенетического анализа последовательностей генов у изолятов, полученных нами, и изолятов ВТМ из GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucscore/>) ген белка оболочки (ГБО) длиной 480 п.н. был секвенирован у баклажанного изолята из Приамурья (TMV-eggA) и северокорейского изолята (TMV-tNK), выделенного из растений томата в теплице Института экспериментальной биологии (г. Пхеньян, КНДР — Institute of Experimental Biology, Academia of Science, DPRK, Ryangyang) и использованного в качестве контроля. По биологическим и антигенным свойствам TMV-eggA отнесли к томатной группе, TMV-tNK — к табачной группе. Результаты сравнения показали, что эти изоляты имеют высокую степень родства с ВТМ и меньшую — с *Rehmannia mosaic virus* (RMV) и *Tomato mosaic virus* (ToMV). Нуклеотидные последовательности генома TMV-tNK и большинства изолятов ВТМ имели 97-99 % гомологии. Доля гомологии изучаемых нами изолятов по аминокислотной последовательности белка оболочки с RMV — 94-95 %, с ToMV — только 83-85 %. TMV-eggA соответствует типовому изоляту TMV U1 по аминокислотной последовательности белка оболочки на 95 %, по нуклеотидной — на 89 %. Наибольшее родство обнаружено с изолятами Mx из Мексики (соответственно 96 и 96 %), pet-TW из Тайваня (97 и 96 %), Ohio V из США (99 и 98 %). Это позволяет сформировать из них отдельный кластер. К ним очень близок TMV-eggA: его гомология по нуклеотидной последо-

вательности ГБО с изолятом Ohio V составляет 99 %, что может свидетельствовать об общем происхождении. При этом родство Ohio V и типового изолята TMV U1 по нуклеотидной последовательности ГБО — 90 %, по аминокислотной — 96 %, что совпадает с данными для изолята TMV-eggA. К тому же дальневосточный российский баклажанный изолят, как и другие изоляты из его кластера, демонстрирует такую отличительную особенность от остальных изолятов TMV, как экстремальное накопление молчащих мутаций. При сравнении с TMV U1 из 50 точечных мутаций ГБО только пять привели к замене аминокислот в белке. Может ли это быть приспособлением к определенной группе тест-растений или наблюдаемый феномен возник в результате длительной географической изоляции от основной популяции ВТМ, предстоит выяснить при дальнейшем изучении геномов восточноазиатских изолятов ВТМ. По нашим данным, генетическое разнообразие нуклеотидных последовательностей у большинства изолятов ВТМ из мировой популяции очень низкое (в пределах 6 %), и на этом фоне дивергенция на уровне 11 % выглядит очень значительной. Ohio V — единственный изолят, имеющий опубликованный сиквенс, в то время как другие только депонированы в GenBank. Дополнительные результаты, полученные при изучении генома дальневосточного баклажанного изолята, могли бы помочь в определении таксономического статуса ВТМ из обсуждаемого кластера.

На капустных овощных растениях и георгине обнаружены ДНК-каулимовирусы мозаики цветной капусты (ВМЦК) и мозаики георгины. Молекулярно-биологическое исследование восьми изолятов ВМЦК (из дайкона, цветной и белокочанной капусты, редиса) показало, что они формируют российскую дальневосточную популяцию, которая отличается от зарубежных изолятов, представленных в GenBank (14). После секвенирования их генома можно будет обсуждать эти взаимоотношения более детально.

Фитомониторинг продемонстрировал, что на овощных культурах наиболее распространены представители рода *Potyvirus* семейства *Potyviridae* (10). В Приморье на перце однолетнем выявлен новый для России вирус гравировки табака. Изучен сибирский изолят вируса желтой карликовости лука, обнаруженный в Новосибирской и Иркутской областях. Другой потивирус (вирус желтой мозаики фасоли — ВЖМФ) раньше поражал единичные растения главным образом из семейства *Fabacea* — сою, клевер красный, горох, фасоль обыкновенную. Сейчас он стал все чаще встречаться в ценозах на различных видах клевера, и самым неожиданным оказалось то, что его впервые в России выделили на тыквенных овощных культурах. Был обнаружен и другой не выявлявшийся до того в России потивирус — вирус мозаики арбуза (ВМА). В настоящее время ВМА представлен двумя патотипами — ВМА-П и ВМА-А. У ВМА-П основное тест-растение — папайя *Papaya*, у ВМА-А — арбуз *Watermelon*. Дальневосточный изолят ВМА по изученным нами свойствам имеет все основания быть причисленным к патотипу ВМА-А. В Приморском крае он изолирован из растений кабачка и арбуза, на Сахалине — из кабачка. На овощных культурах также идентифицированы вирусы мозаики люцерны, мозаики редиса, мозаики турнепса, мозаики томата и УВК, мозаики белого клевера (ВМБК), ХВК, ВТМ, зеленой крапчатой мозаики огурца (ВЗКМО) и СВК.

Декоративные растения — петунья, мальва, львиный зев (впервые описан в качестве тест-растения для ВОМ), дельфиниум, фикус, фасхеда, георгины, орхидеи (каттлея, фаленопсис и камбрия) наиболее часто поражались ВОМ, хотя, по данным литературы, в жарких странах орхидеи ин-

фицируются им редко (15). На георгине, помимо ВОМ и ДНК-вируса мозаики георгины, нами идентифицирован не описанный ранее вирус слабой зеленой крапчатости георгины, причем до этого названный вирус не был известен не только для рода *Potyvirus*, но и как патоген *Dahlia* ssp. (16). В специальной литературе из вирусов рода *Potyvirus* на георгинах сообщается только о вирусе мозаики свеклы (17). Вирусы бессимптомности лилии и пестролепестности тюльпана имели круг растений, ограниченный в основном видами семейства *Liliaceae*. Мы установили номенклатурное название вируса мозаики традесканции — нового для Дальнего Востока и России вида из рода *Potyvirus*. Этот вирус заражал только растения семейства *Commelinaceae* и первоначально получил название вируса традесканции белоцветковой. Проведенное недавно сравнение полученных нами результатов с имеющимися в базе данных (18) показало, что дальневосточный изолят по свойствам, согласно правилам МКТВ, все же следует считать вирусом мозаики традесканции — одним из представителей рода *Potyvirus*.

Нарциссы поражаются вирусом некроза табака и двумя оригинальными штаммами ВТМ. ХВК выделен из петунии, белены и хризантемы, вирус кольцевой пятнистости гортензии — из гортензии, вирус кольцевой пятнистости гвоздики — из гвоздики (обычно встречался в смешанной инфекции с вирусом крапчатости гвоздики), ВЖМФ — из гладиолуса гибридного, аукубы японской, ириса гибридного и тигридии павлиньей (28). Вирус аспермии томата обнаружен в Приморском и Хабаровском краях на хризантемах в тепличных хозяйствах (8).

К сожалению, среди вирусов, поражающих на Дальнем Востоке зерновые культуры, по правилам МКТВ идентифицированы лишь четыре (хотя их список гораздо шире): вирус штриховатости ячменя, выделенный из ячменя и пшеницы в Приморском крае, вирус мозаики костра, обнаруженный впервые в Амурской области на культурных и дикорастущих злаках (8), и два циторабдовируса — новый для России вирус северной мозаики злаков (ВСМЗ) и вирус закукливания злаков (ВЗЗ). Последний можно назвать русским вирусом, так как он распространен только в России подобно вирусу русской мозаики озимой пшеницы, который встречается только в европейской части России. Изучены не только свойства двух упомянутых рабдовирусов, но и биология их единственного переносчика — темной цикадки *Laodelphax striatellus* F. (19). Ареалы этих вирусов не совпадают (19): в сибирских регионах встречается только ВЗЗ, а ВСМЗ приурочен к бассейну реки Амур, он отмечен в Приморском, Хабаровском краях и в Читинской области. Наибольшее распространение ВСМЗ получил на юге Амурской области, что связано с производственным выращиванием зерновых культур (поражение посевов овса, пшеницы и ячменя часто носит эпифитотийный характер и вызывает значительные потери урожая). К тому же циркуляция ВСМЗ в естественных условиях непосредственно связана с биологией переносчика, а поражаемость посевов зерновых — с вирофорностью цикадок и численностью ВСМЗ. На Сахалине, Камчатке и в Сибири ВСМЗ не обнаружен.

В посевах риса были выявлены теновирус штриховатости риса и вирус крапчатости риса (8).

Вирусным инфекциям бобовых культур в регионе всегда уделялось особое внимание (прежде всего потому, что юг Дальнего Востока был и остается основной российской территорией, где возделывается соя). Вирусы, поражающие растения семейства *Fabaceae*, по характеру симптомов на растениях можно разделить на две группы — с узкой и широкой специализацией. Для первых характерен ограниченный круг растений-хозяев, для

вторых — высокая частота передачи инфекции несколькими способами и через семена культурных растений, а также связь с природными очагами инфекции (многолетними сорными и дикорастущими растениями) и т.д. Сейчас в мире известно более 30 вирусов, поражающих бобовые растения, на Дальнем Востоке России изучено около 10. К ним относится вирус мозаики белого клевера, обнаруженный в Приморье и на Сахалине на горохе, белом и красном клевере. Вирус деформирующей мозаики гороха 1 имеет узкий круг растений-хозяев, ограниченный в основном видами семейства *Fabacea*, и в Приморье обнаружен на горохе (20). Вирус обыкновенной мозаики фасоли (ВОМФ) впервые выделен из растений фасоли. Круг растений-хозяев ограничивается представителями семейства *Fabacea*, главным образом различными сортами фасоли (роды *Phaseolus*, *Pisum*, *Trifolium*, *Vicia*, *Vigna* и др.). Вирус переносится непersistентно многими видами тлей и механически, для него характерен высокий процент семенной передачи. Сравнительный анализ биологических и антигенных свойств у трех изолятов ВОМФ (российского дальневосточного, китайского и северо-корейского) показал их сходство по многим признакам (8). ВЖМФ выделен из гороха посевного и фасоли овощной. Приморский фасолевый изолят вируса заражал только бобовые растения, легко переносился тлей и при механической инокуляции, отмечен небольшой процент семенной передачи, которая зависела от сорта и вида растения. Есть единственное сообщение о вирусе крапчатости красного клевера, обнаруженном в России на Дальнем Востоке на растениях гороха (21). Вирус кольцевой пятнистости табака, выделенный из сои, легко передавался механически на *Nicotiana tabacum* L., горох, вигну и с семенами, был очень чувствителен к внешним условиям, при 28-30 °С не проявлялись видимые симптомы поражения (20).

Самым распространенным и вредоносным вирусом при обследовании посевов сои в Приморском и Хабаровском краях, а позже и в Амурской области оказался ВМС. Он имеет довольно узкий круг растений-хозяев, долгое время считалось, что вирус поражает только сою *Glycine max* (L.) Merr. Сейчас известно свыше 30 видов растений, у 10 из которых проявляется только местная реакция на заражение ВМС или развивается скрытая (латентная) инфекция. ВМС легко передается при инокуляции сока, а из поколения в поколение — семенами (обычный способ передачи). К основным переносчикам вируса относится более 20 видов тлей. По характеру вызываемых симптомов и патогенности штаммы ВМС разделяются на сильно-, слабо- и среднепатогенные. Слабопатогенный штамм ВМС встречался чаще всего на посевах сои в Амурской области. Однако большинство сортов сои поражены среднепатогенным штаммом, который по свойствам близок к японскому штамму В. Сильнопатогенный штамм вызывал пожелтение и некротизацию листьев и верхушек растений сои, которые нередко погибали или не образовывали бобов. Вирус поражает также некоторые виды фасоли.

Вирус задержки роста сои выделен в Амурской области из сои (20), легко передается при инокуляции сока, различными видами тлей и семенами. Природное растение-хозяин вируса — соя. У инфицированной вирусом сои наблюдали пигментацию кольцевого типа на оболочке семян. Вирус имеет широкий экспериментальный круг растений-хозяев из семейств *Amaranthaceae*, *Compositae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Solanaceae*, *Polynaceae* и др. Распространен в странах Юго-Восточной Азии (Китай, Индонезия, Япония и др.). Он пока не включен в список, представленный МКТВ, но по изученным свойствам мы отнесли его к роду *Cucumovirus* семейства *Bromoviridae*.

Вирусы ягодных культур изучены довольно слабо. На малине и смородине выявлены неповирусы — кольцевой пятнистости томата, мозаика резухи, кольцевой пятнистости малины (8). Те же авторы обнаружили ВОМ на ягодниках.

Фитомониторинг агро- и биоценозов Дальнего Востока показал, что резерваторами вирусов служат не только сами зараженные растения, но и культивируемые овощные, декоративные, бобовые и картофель, а также природные травянистые растения — разные виды клевера, подорожник и др. Выявлены патогены и на сорной и дикой растительности (вирусы мозаики белого клевера, крапчатости красного клевера, мозаики подорожника азиатского на Сахалине и в Приморье, ХВК, ВТМ на подорожнике и ВЖМФ на клевере белом на Сахалине и др.). На бобовых растениях в биоценозах идентифицированы ранее не изученные вирусы — мозаики горошка ложносочевичного, мозаики горошка однопарного и мозаики клевера гибридного (22). Вирус мозаики люцерны обнаружен на растениях клевера красного. В последние годы, как мы отмечали выше, на разных видах клевера довольно часто стал встречаться ВЖМФ. Приморские и хабаровские изоляты ВЖМФ из клевера гибридного имели узкий круг растений-хозяев по сравнению с таковым у известного из литературы типичного штамма.

Иммунохимические исследования капсидных белков (наряду с определением биологических свойств) стали ключевыми при идентификации дальневосточных вирусов (1). Были разработаны методы препаративного выделения вирусов и применены высокочувствительные иммунохимические тесты для выявления антигенного родства видов внутри рода. Для задач безвирусного растениеводства использовалась иммунодиагностика. Одновременно дальневосточные фитовирусологи изучали биологию переносчика вируса, способы его передачи насекомыми (главным образом, тлями и цикадками) в природе и экспериментально, а также через семена и др. Выявлялись вирусы дикорастущей и сорной растительности, внедрялись биофизические методы для оздоровления семян растений и т.д. (23).

Использование молекулярных технологий позволило не только подтвердить результаты, полученные с помощью классических методов идентификации, но и исследовать генетическую изменчивость некоторых дальневосточных изолятов вирусов (ВМЦК, ВОМ, ВТМ и др.), а также провести филогенетический анализ изолятов с использованием данных из GenBank. К концу 1990-х годов около 40 вирусов были идентифицированы и еще больше изолятов и штаммов изучено. Описанные вирусы отнесли к 16 родам и 5 семействам (1, 24). Спустя десятилетие число изученных вирусов увеличилось, и они вошли уже в 17 родов и 8 семейств (8). Изоляты, выявленные на азиатской территории России, представляют 18 родов и 10 семейств (см. табл.) из 87 родов и 20 семейств вирусов растений, известных к настоящему времени (25). В таблице не приведены вирусы, свойства которых недостаточно изучены. Это вирусы винограда *Grapevine plum line virus*, полосатости гороха *Pea streak virus*, желтой карликовости картофеля *Potato yellow dwarf virus* (26), кольцевой пятнистости *Carnation ringspot dianthovirus*, крапчатости гвоздики *Carnation mottle virus* и др.

В вирусологии произошедшие за последние 20 лет изменения в таксономии более кардинальны, чем в любой другой биологической науке. В отличие от вирусов позвоночных и микроорганизмов многие вирусы растений ранее не ассоциировались со специфическими таксонами, и большинство из них относили к категории групп, а не родов. Только в конце прошлого—начале наступившего столетия была разработана оптимальная и обоснованная систематика вирусов, включающая иерархические

уровни — порядок, семейство, род, вид (вирус). Дополнительные сведения о вирусных геномах в сочетании со стандартными тестами позволили более точно проводить идентификацию. В последние годы появились новые роды и семейства вирусов. Сравнение полученных нами данных и результатов, представленных в докладах МКТВ (27, 28), позволило впервые описать систематику вирусов растений российского восточноазиатского региона в соответствии с представлениями, принятыми в современной вирусологии. Но уже следующий доклад МКТВ (25) содержал существенные дополнения по вопросам таксономии и номенклатуры. В частности, наряду с известными были описаны вновь образованные роды и из них сформированы новые семейства. Эти изменения коснулись и российских азиатских вирусов (см. табл.). Например, представители рода *Tobamovirus* вошли во вновь образованное семейство *Virgaviridae*. Семейство *Flexiviridae* преобразовали в три новых, причем два из них (*Alphaflexiviridae* и *Betaflexiviridae*) пополнились новыми родами и т.д. Наиболее впечатляют данные, показывающие родственные связи у вирусов на уровне вида, которые получены с использованием методов молекулярной биологии. Однако несоответствия между систематиками, построенными на основании классического и молекулярного подхода, все же существуют, и это требует поиска критериев, сглаживающих эти противоречия. Безусловно, в таксономии вирусов в ближайшие годы должны произойти кардинальные изменения, так как характеристика многих вирусов все еще основывается на неполной информации об их геноме.

Таким образом, накопленный к настоящему времени фактический материал отражает состояние фитовирусологических исследований на азиатской территории России. Не вызывает сомнений, что в дальнейшем список выявленных здесь вирусов растений будет значительно расширен.

Современные подходы к оценке фитовирусологической ситуации и практические разработки на этой основе стали одним из приоритетов и целей совместных фундаментальных и прикладных исследований, проводимых с 2004 года в региональных научных учреждениях разной ведомственной принадлежности — в дальневосточном Биолого-почвенном институте РАН и Приморском, Дальневосточном, Сахалинском и Камчатском НИИ сельского хозяйства. С учетом особенностей территории (отдаленность от центральных районов России и нестабильность погодных условий) была сформулирована региональная стратегия развития сельскохозяйственного производства. Картофель и овощные культуры выращиваются здесь повсеместно, соя — в Приморском и Хабаровском краях, главная житница Дальнего Востока — Амурская область, зона выращивания риса — Приморский край и т.д. Проводимое изучение влияния вирусов на урожайность и качество продукции растениеводства было поддержано грантами, разрабатывались меры интегрированной защиты сельскохозяйственных культур от вирусов. Как показали наши многолетние исследования, успех при выращивании безвирусной продукции в огромной степени зависит от применения химических средств защиты от насекомых-переносчиков, но самый эффективный метод борьбы с вирусами — селекция устойчивых сортов и гибридов. В процессе эволюции на постоянном инфекционном фоне у растений сформировались различные защитные механизмы, препятствующие проникновению этих патогенов в клетки и ограничивающие инфекционный процесс. Различают растений-нехозяев, которые не заражаются вирусами, и растений-хозяев с неодинаковой устойчивостью. Нехозяйская устойчивость растений проявляется не индивидуально, а на уровне вида, когда у всех его представителей от-

сутствует или изменен фактор, необходимый для полноценного инфекционного процесса. В результате мутации вирус может приобрести способность поражать растения, которые не относятся к кругу хозяев для исходного штамма, но при этом перестать заражать растения, которые были его хозяевами раньше. Механизм нехозяйской устойчивости пока не изучен (29). Эти и многие другие проблемы важны при выведении вирусостойчивых сортов большинства культур.

Итак, выполнены масштабные работы по выявлению и идентификации вирусов в ценозах Дальнего Востока и Сибири и изучению передачи вирусов в природе, путей их распространения, взаимодействия с другими объектами сообществ, устойчивости растений к вирусам и т.д., охватывающие почти полувековой период. До настоящего времени подобные комплексные наблюдения были проведены только на Дальнем Востоке. При этом предпринятые маршрутные обследования по протяженности и масштабу территории, а также по разнообразию природно-климатических и ландшафтных условий можно назвать уникальными. Тем не менее, азиатская часть России (особенно регионы Сибири, Магаданской области, острова Сахалин и Камчатского края) до сих пор остается малоизученной по видовому составу, распространенности и вредоносности вирусов. Актуальность этих исследований продолжает оставаться очевидной, так как таксономия и номенклатура вирусов сейчас представляет собой один из постоянно совершенствующихся и наиболее динамично развивающихся разделов вирусологии. Решение многих теоретических и практических задач существенно продвигается благодаря применению молекулярных методов, что позволяет получать сведения о первичной структуре вирусного генома, выполнять филогенетический анализ вирусных изолятов из различных регионов мира, изучать их филогеографию и т.п.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гнутова Р.В. Серология и иммунохимия вирусов растений. М., 1993.
2. Романова С.А. Итоги изучения вирусных, виroidных и микоплазменных болезней картофеля на Дальнем Востоке России. В сб.: Становление и развитие фитовирусологии на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2002: 175-192.
3. Гнутова Р.В. Вирусные болезни картофеля на Дальнем Востоке России и современные методы их диагностики в системе вирусологического контроля в семеноводстве. В сб.: Состояние и перспективы развития селекции и семеноводства картофеля на Дальнем Востоке. Владивосток, 2010: 138-150.
4. Дьяконов К.П., Писецкая Н.Ф. Теория и практика семеноводства картофеля на безвирусной (оздоровленной) основе в условиях Российского Дальнего Востока. В сб.: Становление и развитие фитовирусологических исследований на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2002: 203-212.
5. Гнутова Р.В., Можаяева К.А. Вирусные и виroidные болезни картофеля на Дальнем Востоке и методы их диагностики в семеноводстве. Известия ТСХА, 2010, 2: 35-43.
6. Рейфман В.Г. Возбудители вирусных и микоплазменных болезней картофеля Дальнего Востока. В сб.: Возбудители болезней сельскохозяйственных растений. М., 1980: 293-315.
7. Гнутова Р.В., Золотарева Е.В. Болезни овощных культур и картофеля на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2011.
8. Гнутова Р.В. Таксономия вирусов растений Дальнего Востока. Владивосток, 2009.
9. Толкач В.Ф., Гнутова Р.В. Вредоносность вируса огуречной мозаики для овощных и декоративных культур. Защита и карантин растений, 2011, 7: 24-26.
10. Гнутова Р.В. Современное состояние изучения вирусов овощных культур на Дальнем Востоке. Известия ТСХА, 2013, 5: 321-340.
11. Virus Taxonomy. Seventh Report of ICTV /M.H.V. Van Regenmortel, C.M. Fauquet, D.H.L. Bishop et al. (eds.). NY, San Diego, Acad. Press, 2000.
12. Гнутова Р.В., Несмелов И.Б. Изменчивость гена *2b* российских дальневосточных изолятов вируса огуречной мозаики. Мат. Межд. конф. «Селекция и генетика сельскохозяйственных растений: традиции и перспективы». Одесса, 2012: 327-328.
13. Синявская А.А., Гнутова Р.В. Генетическая вариабельность восточноазиатских изолятов ВТМ. Тез. VII Межд. конф. «Биоресурсы и вирусы». Киев, 2013: 88.

14. Богунов Ю.В., Гнutowa P.B. Генетическая изменчивость российских дальневосточных изолятов вируса мозаики цветной капусты. Вестник КНУ (Киев), серия биол., 2005, 44: 10-12.
15. Толкач В.Ф., Гнutowa P.B. Растения семейства *Orchidaceae*, пораженные вирусом огуречной мозаики. Известия ТСХА, 2007, 4: 165-173.
16. Tolkach V.Fh., Gnutova R.V. New Potyvirus plants genus *Dahlia* spp. Proc. VI Int. Conf. «Bioresources and viruses». Kiev, 2010: 102.
17. Гнutowa P.B., Толкач В.Ф., Шелехова О.М. Оценка результатов идентификации дальневосточных изолятов вирусов на георгинах. Растительный мир азиатской России (Новосибирск), 2011, 1: 91-98.
18. STbDb — The Universal Virus Database. Index to ICTbDb virus descriptions. Version 4. NY, USA, 2006.
19. Мамаев П.Ю. Биология вирусов (северной) мозаики и закукливания злаков, их переносчика — темной цикадки *Laodelphax striatellus* F. Автореф. канд. дис. Владивосток, 1998.
20. Поливанова Т.А. Возбудители вирусных болезней сои. В сб.: Возбудители болезней сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. М., 1980: 51-84.
21. Крылов А.В. Вирусы растений Дальнего Востока. М., 1992.
22. Костин В.Д. Вирусы дикорастущих растений Дальнего Востока России. Владивосток, 2005.
23. Гнutowa P.B. Этапы развития вирусологии на Дальнем Востоке. Вестник ДВО РАН, 2007, 6: 34-41.
24. Tolkach V.Fh., Gnutova R.V. Taxonomy of phytopathogenic viruses identified in the Russian Far East. Arch. Phytopathol. Plant Protect., 2000, 33: 187-205 (doi: 10.1080/03235400009383345).
25. Virus taxonomy. Classification and nomenclature of Viruses. Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of viruses. Part I-IV /A.M.G. King, M.J. Adams, E.B. Carstens et al. (eds.). Elsevier Academic Press, Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, NY, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sidney, Tokyo, 2012.
26. Reifman V.G., Krylov A.V. Viruses affected on main crops and ornamental plants in Russia (Far East). In: Plant viruses in Asia. Yogyakarta, Indonesia, 1998: 986-989.
27. Virus Taxonomy. Eighth Report of ICTV /M.C. Fauquet, M.A. Mayo, U.M.J. Desselberger et al. (eds). Stat Louis, Danforth Sci. Centre. Univ. Missouri, Acad. Press, 2005.
28. Гнutowa P.B. Современные тенденции в таксономии и номенклатуре вирусов. Успехи современной биологии, 2011, 131(6): 563-577.
29. Малиновский В.И. Механизмы устойчивости растений к вирусам. Владивосток, 2010.

ФГБУН Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
690022 Россия, г. Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159,
e-mail: girina.vl@mail.ru, ibss@eastnet.febras.ru

Поступила в редакцию
23 апреля 2013 года

DIVERSITY OF PLANT VIRUSES IN THE EAST-ASIAN RUSSIA: 50 YEARS OF STUDYING

R.V. Gnutova

Institute of Biology and Soil Science, the Far East Branch of Russian Academy of Sciences, 159, prosp. 100-letiya Vladivostoka, Vladivostok, 690022 Russia, e-mail girina.vl@mail.ru, ibss@eastnet.febras.ru

Supported by Presidium of the Far East Branch of Russian Academy of Sciences (2004-2008, 2010)

Received April 23, 2013

doi: 10.15389/agrobiology.2014.5.16eng

Abstract

In ornamental plants, vegetables, fruits, berries, cereals and legumes the viral infections causes a decrease of productivity and yield quality, especially in the southern regions of agriculture in the Russian Far East where an infectious background is one of the highest. Besides, the viral infection leads to more impact from other phytopathogens, particularly under bacterial and fungal infections, and provokes degradation of varieties. Breeding varieties and hybrids resistant to viruses is now considered the most effective approach to antiviral plant protection. Therefore, the characteristic features of viruses are the key factors for plant protection strategy. For more than 50 years, in the Asian Russia more than 50 viruses have been found in agrocoenoses of vegetables, cereals, legumes, ornamental plants, berries and potato plants, and also in biocoenoses of wild plants and weeds. More than 10 of them have not been identified earlier not only in Far East and Siberia, but also in Russia. Basin on biological traits, physicochemical properties of viral polypeptides and nucleic acids, as well as antigenic characteristics of capsid proteins, a taxonomic status of the Asian Russian viral isolates has been identified, and their areal, pathogenicity and the impact have been studied. In Far East Russia, there have been revealed, described and identified the following viruses: *Brome mosaic virus*, *Vicia unijuga mosaic virus*, *Alfalfa mosaic virus*, *Cucumber mosaic virus* IA and IB East-Asian isolates, *Soybean stunt virus*, *Tomato aspermy virus*, *Cauliflower mosaic virus* Far-East Russian isolates, *Dahlia mosaic virus*, *Radish mosaic virus* type isolate, *Red clover mottle virus*, *Arabis mosaic virus*, *Raspberry ringspot virus*, *Tobacco ringspot virus*, *Tomato ringspot virus*, *Potato leafroll virus*, *Barley yellow dwarf*

virus — PAV, Pea enation mosaic virus 1, Bean common mosaic virus, Bean yellow mosaic virus, Dahlia mild green mottle virus, Hippeastrum mosaic virus, Onion yellow dwarf virus, Potato virus A, Potato virus Y, Soybean mosaic virus, Tobacco etch virus, Tradescantia mosaic virus, Trifolium montanum (clover) mosaic virus, Turnip mosaic virus, Watermelon mosaic virus (WMW-W), Cereal (Oat) Russian pupation (pseudo-roset) virus, Northern cereal mosaic virus, Lily symptomless virus, Potato virus M, Potato virus S, Vicia pseudorobus mosaic virus, Hydrangea ringspot virus, Plantago asiatica mosaic virus, Potato aucuba mosaic virus, Potato virus X, White clover mosaic virus, Tobacco necrosis virus, Rice stripe virus, Tobacco rattle virus, Tobacco mosaic virus, Tomato mosaic virus, Cucumber green mottle mosaic virus, Barley stripe mosaic virus, Rice mottle virus, Grapevine plum line virus, Pea streak virus, Potato yellow dwarf virus, Carnation ringspot dianthovirus, Carnation mottle virus. A few of them (marked as ordinary typed) are not still registered and entered into the list of International Committee on Taxonomy of Viruses (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ICTVdb/ICTVdB/>). Using routine and molecular methods, the isolates were attributed to 18 genera from 10 families of 87 genera and 20 families described presently. Considering distance of Far East from the Central Russia, specific ecological factors, the local climate and unstable weather, a strategy for phytomonitoring of plant viruses has been worked out. In the southern and central zones, the most attention was paid to viruses on rice and soybean plants. The phytomonitoring of potato, vegetable plants and other crops was carried out all over the Asian Russia in both field conditions and greenhouses.

Keywords: plant viruses, methods of identification, taxonomy, East-Asian territory of Russia.

Адрес сайта журнала в Интернете — www.agrobiology.ru

Статьи, события, информация — 7500 просмотров за месяц

73 % — посетители из России, около 7 % — из США и Канады, 20 % — из других стран



КАРТА САЙТА

Сообщаем, что...

- В правилах оформления направлений к представляемым рукописям произошли изменения
- На сайте открыт новый раздел - "Зарубежные публикации", в котором представлены публикации авторов журнала в зарубежных изданиях
- Изменился фактический адрес редакции. Копейно можно отправлять по адресу: 127434, Москва, Дмитровское шоссе, д. 11, оф. 343.
- Телефонный код редакции изменился на 499. Новые телефоны: (499) 976-32-73; (499) 977-88-19.
- В разделе "Архив" нашего сайта в открытом доступе представлены полнотекстовые версии статей с 2007 года.
- С 2010 года на нашем сайте размещаются англоязычные полнотекстовые версии основной части экспериментальных статей.

Включен в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий в Российской Федерации, в которых должны быть опубликованы основные результаты диссертаций на соискание ученой степени доктора и кандидата наук (Перечень ВАК) (по агрономии и лесному хозяйству, по зоотехническим и ветеринарным специальностям, а с 2007 года — также по биологическим наукам).

Динамичное развитие и высокий уровень публикаций определяют интерес к изданию и его признание в научной среде. Читатели журнала — ученые не только из России и стран СНГ, но и из Бразилии, Великобритании, Германии, Испании, Китая, Швейцарии, Японии.

С 1989 года журнал выходит двумя сериями: «Биология растений» (№№ 1, 3 и 5 — февраль, июнь и октябрь) «Биология животных» (№№ 2, 4 и 6 — апрель, август и декабрь)

Индекс журнала в Объединенном каталоге «Российские и зарубежные газеты и журналы» — 70804.

Подписка через Интернет-каталог.



От эксперимента — к практике



О журнале [Новости](#) [Редакционный совет](#) [Правила](#) [Анонс](#) [Архив](#) [Книги](#) [События](#) [Услуги](#) [Реквизиты](#) [Подписка](#) [Партнеры](#) [Авторы](#) [Контакты](#)

© 2009, «Сельскохозяйственная биология»
 тел. +7 (499) 977-88-19
www.agrobiology.ru
 Дизайн: **ИГОРЬ FABER**, программирование: журнал "Сельскохозяйственная биология"

