



ЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Экология микроорганизмов / Ecology of microorganisms

Обзорная статья / Review article

УДК 578.85/578.346:57.063.7/8

DOI: 10.18470/1992-1098-2017-4-105-119

НЕПОВИРУСЫ (*PICORNAVIRALES*, *SECOVIRIDAE*, *NEPOVIRUS*) НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА: РЕЗУЛЬТАТЫ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА

¹Надежда Н. Какарека, ¹Зинаида Н. Козловская,

¹Юрий Г. Волков, ¹Татьяна И. Плешакова,

¹Михаил В. Сапоцкий, ^{1,2,3}Михаил Ю. Щелканов*

¹Федеральный научный Центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия, adorob@mail.ru

²Школа биомедицины, Дальневосточный федеральный университет,
Владивосток, Россия

³Национальный научный Центр морской биологии ДВО РАН,
Владивосток, Россия

Резюме. Цель настоящей работы заключается в анализе результатов многолетнего мониторинга представителей одного из наиболее важных и интересных фитовирусных таксонов – рода *Nepovirus* (*Picomavirales*, *Secoviridae*, *Comovirinae*) – который с 1962 г. на плановой основе осуществляется на юге Дальнего Востока (Приморский край, Хабаровский край, Сахалинская обл.) лабораторией вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук (Владивосток, Россия). **Обсуждение.** Многие (возможно, все) неповирусы способны вызывать эпифитотии со значительным экономическим ущербом для мировой экономики. В работе обсуждаются организация генома неповирусов, принципы деления их на три генетические группы (А, В и С), морфология вириона, принципы разделения на три плотностные фракции (Т, М и В), характеристика фитопатологий, связанных с неповирусами, их экология на юге Дальнего Востока (включая источники изоляции и переносчиков), а также физико-химические свойства некоторых наиболее интересных штаммов из этого региона, которые по видимому могут представлять собой новые виды рода *Nepovirus*: вирус мозаики фримы азиатской (*PhAMV* – *Phryma asiatica* Mosaic Virus); вирус мозаики коммелины (*DFMV* – *DayFlower* Mosaic Virus); вирус некротической пятнистости пажитника (*FoNSV* – *Foenugreek* Necrotic Spot Virus); вирус некротической пятнистости овощного перца (*CaNSV* – *Capsicum annuum* Necrotic Spot Virus). **Заключение.** Неповирусы являются одними из наиболее приспособленных к циркуляции в фитоценозах умеренных широт, имеют природный резервуар в популяциях диких растений и представляют серьёзную угрозу для сельскохозяйственных культур. На основании экологических особенностей неповирусов приводится научно-обоснованный перечень профилактических и защитных мероприятий против эпифитотий неповирусной природы. Одним из важнейших элементов таких мероприятий является их плановый мониторинг на региональном уровне при обязательном сопоставлении получаемых результатов с общемировыми данными.

Ключевые слова: неповирус, *Nepovirus*, *Secoviridae*, *Picomavirales*, эпифитотия, природный резервуар, переносчик, нематода, антисыворотка.

Формат цитирования: Какарека Н.Н., Козловская З.Н., Волков Ю.Г., Плешакова Т.И., Сапоцкий М.В., Щелканов М.Ю. Неповирусы (*Picomavirales*, *Secoviridae*, *Nepovirus*) на юге Дальнего Востока: результаты многолетнего мониторинга // Юг России: экология, развитие. 2017. Т.12, N4. С.105-119. DOI: 10.18470/1992-1098-2017-4-105-119



VIRUSES OF *NEPOVIRUS* GENUS (*PICORNAVIRALES*, *SECOVIRIDAE*) IN THE SOUTH OF THE FAR EAST: RESULTS OF LONGITUDINAL MONITORING

¹Nadezhda N. Kakareka, ¹Zinaida N. Kozlovskaya,

¹Yuryi G. Volkov, ¹Tatyana I. Pleshakova,

¹Mikhail V. Sapotsky, ^{1,2,3}Mikhail Yu. Shchelkanov*

¹Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity
of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, Russia, adorob@mail.ru

²School of Biomedicine, Far Eastern Federal University,
Vladivostok, Russia

³National Scientific Center of Marine Biology of Far Eastern Branch
of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

Abstract. The *aim* of the presented work consists in the analysis of results of long-term monitoring of the members of one of the most important and interesting phytovirus taxons – genus *Nepovirus* (*Picornavirales*, *Secoviridae*, *Comovirinae*) – which is carried out since 1962 on the planned basis in the south of the Far East (Primorsky krai, Khabarovsk krai, the Sakhalin region) by the Laboratory of Virology of Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russia). **Discussion.** Many (it is possible – all) nepoviruses are capable to cause epiphytoticities with significant economic damage for world economy. In the current article the organization of nepovirus genome, the principles of their division into three genetic groups (A, B, and C), virion morphology, the principles of division into three beyond density fractions (T, M, and B), the characteristics of phytopathology connected with nepoviruses, their ecology in the south of the Far East (including sources of isolation and vectors) are discussed as well as physical-chemical properties of some the most interesting strains from this region which apparently could represent new species of *Nepovirus* genus: *Phryma asiatica* mosaic virus (PhAMV); dayflower mosaic virus (DFMV); foenugreek necrotic spot virus (FoNSV); *Capsicum annuum* necrotic spot virus (CaNSV). **Conclusion.** *Nepovirus* genus is one of the most adapted for circulation in the phytocenoses of midlatitudes having natural reservoir among wild plants and pose serious threat for crops. On the basis of ecological features of nepoviruses the scientifically based list of preventive and protective actions against epiphytoticities with nepovirus nature is provided. One of the most important elements of such actions is their planned monitoring at the regional level with obligatory comparison of the received results to universal data.

Keywords: *Nepovirus*, *Secoviridae*, *Picornavirales*, epiphytoticities, natural reservoir, vector, *Nematoda*, antisera.

For citation: Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Volkov Yu.G., Pleshakova T.I., Sapotsky M.V., Shchelkanov M.Yu. Viruses of *Nepovirus* genus (*Picornavirales*, *Secoviridae*) in the south of the Far East: results of longitudinal monitoring. *South of Russia: ecology, development*. 2017, vol. 12, no. 4, pp. 105-119. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2017-4-105-119

ВВЕДЕНИЕ

Неповирусы – представители рода *Nepovirus* – относятся к подсемейству *Comovirinae*¹ фитовирусного семейства *Secoviridae*², входящего в обширный и активно обновляющийся отряд *Picornavirales* [1-4]. Современный состав *Nepovirus* включает 38 видов, которые вызывают заболевания саговниковых (*Cycadales* Pers. ex Bercht. et J.Presl, 1820) и цветковых (*Magnoliophyta* Cronq., Takht. et W.Zimm., 1966) растений. Прототипным представителем рода является

вирус кольцевой пятнистости табака (TRSV – Tobacco RingSpot Virus) [1; 3].

Многие (возможно, все) неповирусы способны вызывать эпифитотии со значительным экономическим ущербом для мировой экономики – например, вирус чёрной кольцевой пятнистости картофеля (PBRV – Potato Black RingSpot Virus), вирус кольцевой пятнистости свёклы (BRSV – Beet RingSpot Virus), вирус кольцевой пятнистости томата (ToRSV – Tomato RingSpot Virus)³,

¹ Это подсемейство содержит ещё 2 рода: *Comovirus* и *Fabavirus*.

² Помимо *Comovirinae*, это семейство содержит ещё 5 родов, не классифицированных до уровня подсемейства: *Cheravirus*, *Sadwavirus*, *Sequivirus*, *Torradovirus*, *Waikavirus*.

³ ToRSV синонимичен ранее самостоятельным вирусам жёлтых жилок винограда (GrYVV – grape yellow vein virus), табака 13 (*Nicotiana virus* 13), мозаики и жёлтых почек персика (PeYBMV – peach yellow bud mosaic virus), кольцевой пятнистости табака 2 (TRSV2 – tobacco ringspot virus 2).



вирус чёрной кольцевой пятнистости томата (TBRV – Tomato Black Ring Virus)¹, вирус кольцевой пятнистости малины (RpRSV – Raspberry RingSpot Virus)², вирус мозаики резухи (ArMV – *Arabis* Mosaic Virus)³, вирус реверсии чёрной смородины (BRV – blackcurrant reversion virus), анатолийский вирус кольцевой пятнистости винограда (GARSV – Grapevine Anatolian RingSpot Virus), болгарский латентный вирус винограда (GBLV – grapevine Bulgarian latent virus), вирус хромовой мозаики винограда (GCMV – Grapevine Chrome Mosaic Virus), вирус деформации виноградной лозы (GDeV – Grapevine Deformation Virus), вирус короткоузлиия винограда (GFLV – Grapevine FanLeaf Virus)⁴, тунисский вирус кольцевой пятнистости винограда (GTRSV – Grapevine Tunisian RingSpot Virus), вирус скручивания листьев вишни (CLRV – Cherry Leaf Roll Virus)⁵, латентный вирус кольцевой пятнистости алычи (MLRSV – Myrobalan Latent RingSpot Virus), вирус розеточной мозаики персика (PRMV – Peach Rosette Mosaic Virus)⁶, вирус кольцевой пятнистости табака (TRSV – Tobacco RingSpot Virus), вирус некротической низкорослости саговой пальмы (CNSV – *Cycas* Necrotic Stunt Virus), американский латентный вирус маниока (CsALV – Cassava Amer-

ican Latent Virus), вирус зелёной крапчатости маниока (CsGMV – Cassava Green Mottle Virus) [3].

Характерной экологической особенностью неповирусов является их способность использовать специфических переносчиков – свободно живущих корневых нематод (*Nematoda* Rudolphi, 1808). Отсюда происходит и название рода: от англ. NEMatode-transmitted POLYhedral viruses (полиэдрические вирусы, передаваемые нематодами). Три рода корневых нематод, в настоящее время, описаны в качестве переносчиков неповирусов: *Xiphinema* Cobb, 1913, *Longidorus* Micoletzky, 1922 и *Paralongidorus* Siddiqi, Hooper et Khan, 1963 [1; 5-7], хотя можно предполагать, что этот список неполон. Репродукция неповирусов в тканях нематод не описана, однако вирусы длительное время (по крайней мере, до месяца) сохраняются в канале стилета и в пищевode нематод [8; 9]. Штаммы GFLV, содержащие в капсидном белке мутацию G297D, обладают резко пониженной способностью к векторной передаче нематодами [9], что указывает на рецепторные взаимодействия неповирусов с тканями переносчика и объясняет длительное сохранение вируса в нематодах.

Многие неповирусы способны с различной эффективностью распространяться семенами и пылью, поэтому насекомые-опылители могут также считаться неспецифическими контактными переносчиками вирусов этого рода [1; 3; 10].

ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОМА НЕПОВИРУСОВ

Геном неповирусов представлен двумя сегментами одноцепочечной РНК позитивной полярности⁷, обозначаемых РНК-1 (7200-8400 н.о.) и РНК-2 (3700-7200 н.о.). Оба генетических сегмента ковалентно связаны на 5'-конце с белком VPg (2-4 кДа), а 3'-конец полиаденилирован. В зависимости от размера РНК-2 неповирусы подразделяются на три группы: А, В и С (табл. 1).

Оба генетических сегмента транслируются в форме протяжённых белковых предшественников, которые затем нарезаются на более короткие функциональные белки вирусной 3С-подобной протеиназой (Pro).

¹ TBRV синонимичен ранее самостоятельным вирусам кольцевой пятнистости бобов (BeaRSV – bean ringspot virus) и кольцевой пятнистости салата-латука (LetRSV – lettuce ringspot virus).

² RpRSV синонимичен ранее самостоятельному шотландскому вирусу скрученности листьев малины (RpSLCV – raspberry Scottish leaf curl virus) и вирусу кольцевой пятнистости красной смородины (RCurRV – redcurrant ringspot virus).

³ ArMV синонимичен ранее самостоятельным вирусам кольцевой и линейной узорчатости ясеня (ARLPV – ash ring and line pattern virus), жёлтой сетчатости форзиции (FoYNV – *Forsythia* yellow net virus), жёлтой карликовости малины (RpYDV – raspberry yellow dwarf virus) и мозаики ревеня (RhuMV – rhubarb mosaic virus).

⁴ GFLV синонимичен ранее самостоятельному вирусу инфекционного вырождения винограда (GIDV – grapevine infectious degeneration virus).

⁵ CLRV синонимичен ранее самостоятельным вирусам мозаики вяза (ElmMV – Elm mosaic virus), бузины канадской (GEldV – golden elderberry virus) и чёрных полос грецкого ореха (WaBLV – walnut black line virus).

⁶ PRMV синонимичен ранее самостоятельным вирусам пожелтлости винограда (GrDV – grape decline virus) и вырождения винограда (GrvDV – grapevine degeneration virus).

⁷ Т.е. геномная РНК содержит триплетный код для считывания белка.



Таблица 1
Классификационные признаки разделения неовирусов на генетические группы [1; 3]
Table 1
Classification signs of nepoviruses division into genetic groups [1; 3]

Генетическая группа Genetic group	Длина РНК-2, в.о. Length of RNA-2, nt		Примеры* / Examples*	Плотный компонент** Buoyant density component**	Сайты протеолитического расщепления Protease cleavage sites
	min	max			
A	3700	4000	Вirus чёрной кольцевой пятнистости картофеля Potato black ringspot virus (PBRSV); Вirus кольцевой пятнистости малины Raspberry ringspot virus (RpRSV); Вirus мозаики резухи / Arabis mosaic virus (ArMV); Вirus деформированности виноградной лозы Grapevine deformation virus (GDeV); Вirus короткоузлия винограда / Grapevine fanleaf virus (GFLV); Вirus кольцевой пятнистости табака / Tobacco ringspot virus (TRSV); Американский латентный вирус маниока Cassava American latent virus (CaALV)	М или М и В	R/G, C/S, C/A, A/S, G/E, G/V, C/G
B	4400	4700	Вirus кольцевой пятнистости свёклы / Beet ringspot virus (BRSV); Вirus чёрных кругов томата / Tomato black ring virus (TBRV); Анатолийский вирус кольцевой пятнистости винограда Grapevine Anatolian ringpot virus (GARSV); Вirus хромовой мозаики винограда Grapevine chrome mosaic virus (GCMV); Вirus некротичной низкорослости саговой пальмы Cycas necrotic stunt virus (CNSV)	М	K/S, K/A, R/A, R/S, R/G
C	6400	7300	Вirus кольцевой пятнистости томата / Tomato ringspot virus (ToRSV); Вirus реверсии чёрной смородины / Blackcurrant reversion virus (BRV); Болгарский латентный вирус винограда Grapevine Bulgarian latent virus (GBLV); Тунисский вирус кольцевой пятнистости винограда Grapevine Tunisian ringspot virus (GTRSV); Вirus скручивания листьев вишни / Slerry leafroll virus (CLRV); Латентный вирус кольцевой пятнистости алычи Mugobalan latent ringspot virus (MLRSV); Вirus розеточной мозаики персика / Peach rosette mosaic virus (PRMV); Вirus зелёной крапчатости маниока Cassava green mottle virus (CsGMV)	М, приближающийся к В	Q/G, Q/S, D/S

* Приведены только те вирусы, которые встречаются в настоящей работе / * Only those viruses are presented that are used in the present article
** См. далее раздел о структуре вириона неовирусов / ** See below the section about Nepovirus virion structure

Сайты протеолитического расщепления различаются для различных генетических групп неовирусов (см. табл. 1). Последовательность генов с N-конца предшественника, транслируемого с РНК-1: X1-X2-NTV-VPg-Pro-Pol; с РНК-2 – P2A-MP-CP. Функция белка X1 достоверно не установлена; белки X2 и NTV (Nucleotide Triphosphate-Binding protein – белок, связывающий нуклеотидтрифосфаты) принимают участие в при-

креплении репликационного комплекса к эндоплазматическому ретикулуму инфицированной клетки; VPg копирует 5'-концы генетических сегментов; Pro (Protease – протеаза) обладает протеолитической активностью; Pol (Polymerase – полимеразы) обладает активностью РНК-зависимой РНК-полимеразы; P2A принимает участие в репликации сегмента РНК-2; MP (Movement Protein – белок перемещения) необходим для



транслокации вируса из инфицированной клетки в соседние через щелевые клеточные контакты; СР (Coat Protein – капсидный белок) составляет внешнюю оболочку вириона неповирусов [1; 3; 11-13].

В состав генома неповирусов могут входить короткие сателлитные РНК позитивной полярности двух типов: 1. линейные (1100-1800 н.о.) 5'-VPg-рваные и 3'-

полиаденилированные, кодирующие небольшой белок (35-50 кДа), способный модулировать патогенетический процесс; 2. кольцевые (300-500 н.о.) ковалентно-замкнутые, в которых не обнаружены открытые рамки считывания. По-видимому, сателлитные РНК представляют собой ранее самостоятельные вирусы-сателлиты и сателлитные вириды, соответственно [14].

МОРФОЛОГИЯ ВИРИОНА НЕПОВИРУСОВ

Подобно другим представителям *Secoviridae* неповирусы имеют безоболочечный вирион икосаэдрической формы (28–30 нм) с псевдо-($T = 3$)-симметрией (рис. 1), который формируется капсидным белком СР

(50-60 кДа). На электронно-микроскопических фотографиях (рис. 2) вирионы выглядят более округлыми, однако икосаэдрическая симметрия проявляется вполне отчетливо.

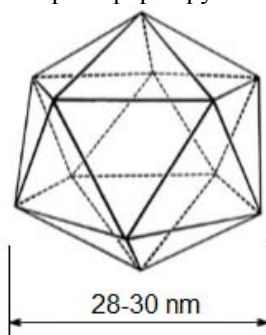


Рис. 1. Структура вириона представителей рода *Nepovirus*
Fig. 1. Virion structure of the members of *Nepovirus* genus

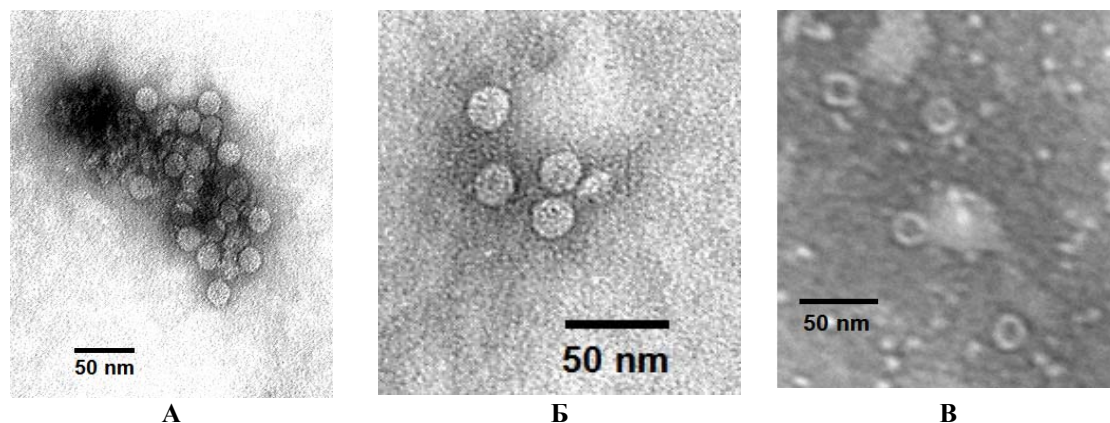


Рис. 2. Электронно-микроскопические снимки (негативное контрастирование) некоторых штаммов неповирусов из Российской государственной коллекции вирусов Восточной Азии (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН): А – *Nepovirus/Phryma asiatica/Primorje/2000* из фримы азиатской (см. рис. 3.Б); Б – *Nepovirus/Capsicum annuum/Primorje/2014* из перца овощного; В – *Nepovirus/Commelina communis/Primorje/2014* из коммелины обыкновенной (см. рис. 3.Г).

Fig. 2. Negative contrast electron micrographs of some *Nepovirus* strains from Russian State collection of viruses from Eastern Asia (Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity Far Eastern branch of Russian Academy of Sciences):

А – *Nepovirus/Phryma asiatica/Primorje/2000* from Asiatic phryma (*Phryma asiatica* O. Deg. et I. Deg.) (see Fig. 3.Б); Б – *Nepovirus/Capsicum annuum/Primorje/2014* from ornamental pepper plant (*Capsicum annuum* L.); В – *Nepovirus/Commelina communis/Primorje/2014* from Asiatic dayflower (*Comellina communis* L.) (see Fig. 3.Г).



При центрифугировании в градиенте плотности хлористого цезия препараты неповирусов разделяются на три компонента. Самый лёгкий (Т – от англ. Top, верх; 49-63 S) содержит пустые белковые оболочки, лишённые РНК. Этот компонент начинает доминировать при исчезновении симптомов заболевания. Вирионы среднего компонента (М – от англ. Medium, середина; 85-130 S)

содержат РНК-2, а тяжёлого (В – от англ. Bottom, низ; 110-135 S) – РНК-1. Некоторые вирионы неповирусов группы А могут включать по 2 молекулы РНК-2, что приводит к их появлению в составе В-компонента. Неповирусы группы С, содержащие протяжённые РНК-2, приближающиеся по размерам к РНК-1, имеют близкие, плохо различимые М- и В-фракции (см. табл. 1).

ЭКОЛОГИЯ НЕПОВИРУСОВ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Экологическими основаниями распространения неповирусов на юге Дальнего Востока является наличие здесь широкого круга потенциальных растений-хозяев (см. далее) и переносчиков – нематод *Xiphinema* и *Longidorus*. Последние встречаются по всей Восточной Азии [15-17] и, в частности, на Дальнем Востоке России (за исключением зоны вечной мерзлоты на севере) [18], паразитируя на многих видах травянистых и древесных растений. Для накопления вируса на стилетах нематод требуется от 15 до 60 мин. После этого нематоды становятся способными передавать патоген на все доступные кормовые растения, сохраняя эту способность вплоть до следующей линьки. Поэтому в эпифитотических очагах, этиологически связанных с неповирусами, могут присутствовать больные растения нескольких видов.

Представители рода *Nepovirus* постоянно сохраняются в корнях и появляются в листьях лишь в период активного роста и развития растения. Симптомы неповирусных заболеваний (рис. 3), как правило, проявляются в весенний период, чаще всего – в виде колец, иногда концентрических (рис. 3.А, Б). В этот период накапливается большое количество вируса и его легко тестировать. В дальнейшем вирусы в листьях не определяются или определяются в очень низкой концентрации. В это время вирионы зачастую неполноценны и принадлежат плотностному компоненту Т (см. выше). Связано это с тем, что продукция молекул РНК и образование белковых капсидов рассогласованы [19].

Наиболее часто неповирусы поражают многолетние листопадные садовые и парковые культуры, ягодники, плодовые деревья и декоративные растения [20-25]. Таким образом, на многолетних растениях (в том числе и древесных) образуются и поддерживаются постоянно действующие очаги инфекции. Из этого следует, что неповирусы

представляют собой большую опасность для естественных и искусственных растительных сообществ, вызывая заболевания, характеризующиеся опасными симптомами.

В результате многолетнего мониторинга, который на плановой основе проводится Лабораторией вирусологии ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН с 1962 г. по настоящее время было выявлено более десятка заболеваний, возбудители которых идентифицированы как неповирусы.

В 1976 г. в окрестностях с. Никитовка (Спасский район¹) было обнаружено несколько небольших очагов заболевания фримы азиатской (*Phryma asiatica* O. Deg. et I. Deg.)². Больные растения имели мозаичную расцветку листьев, иногда с деформацией и некротизацией черешков (рис. 3.В). Инфекция легко передавалась механически на здоровые растения фримы азиатской, киноа (*Chenopodium quinoa* Will.) и мари гигантской (*C. amaranticolor* Coste et Reyn.). На инокулированных листьях марей появлялись локальные жёлтые пятна, после чего листья быстро желтели полностью и опадали. С целью выявления круга растений-хозяев инокулировали 44 вида растений 11 семейств. Ни на одном растении симптомов поражения не выявлено. Исключение составила лишь свёкла обыкновенная (*Beta vulgaris* L.). На инокулированных листьях свеклы наблюдали некротические пятна. В дальнейшем некротизированная ткань чернела и выпадала. Электронно-микроскопическая (рис. 2.А) и серологическая идентификация возбудите-

¹ Здесь и далее районы без указания субъекта Российской Федерации будут относиться к Приморскому краю.

² Здесь и далее названия растений приводятся согласно сводке «Сосудистые растения Советского Дальнего Востока». Владивосток: Дальнаука, 1989. Т. 4. 365 с.



ля заболевания позволила отнести его к роду *Nepovirus* (см. далее) [26].

В приусадебных хозяйствах Партизанского района на растениях перца овощного (*Capsicum annuum* L.) сорта «Ласточка» были выявлены симптомы в виде некротических пятен неправильной кляксовидной формы. Больные растения были угнетены, листовые пластинки уменьшались и деформировались. Плоды опадали или не завязывались вовсе. Было показано, что изолированный штамм *Nepovirus/Capsicum annuum/Primorje/2014* (рис. 2.Б) заражает ряд растений-индикаторов. Для выявления экспериментального круга растений-хозяев инокулировали 34 вида растений из 6 семейств. Инфекцию удалось передать на 15 видов из сем. паслёновых (*Solanaceae* Juss., 1789) (7 видов), амарантовых (*Amaranthaceae* Juss., 1789) (3), бобовых (*Fabaceae* Lindl., 1836) (3) и маревых (*Chenopodioidae* Burnett, 1835) (2). Наилучшим тест-растением для данного штамма оказался дурман вонючий (*Datura stramonium* L.) [27-30].

В 2015 г. в Надеждинском районе было выявлено заболевание на сорном растении коммелина обыкновенная (*Commelina communis* L.), характеризующееся мозаикой и полосатостью (рис. 3.Г). В препаратах были выявлены изометрические частицы диаметром 26-30 нм характерной для неповирусов формы (рис. 2.В). Заболевание легко передавалось на ряд индикаторов из сем. маревых (свёклу обыкновенную, марь многолистную (*Chenopodium foliosum* L.), киноа), сем. амарантовых (щирицу (*Amarantus caudatus* L.), гомфрену шаровидную (*Gomphrena globosa* L.)), сем. бобовых (боб садовый (*Faba bona* L.), фасоль обыкновенную (*Phaseolus ricardianum* L.), горох посевной (*Pisum sativum* L.)) (рис. 3.В), сем. тыквенных (*Cucurbitaceae* Juss., 1789) (тыкву обыкновенную (*Cucurbita pepo* L.)), сем. паслёновых (перец овощной (*Capsicum annuum* L.), дурман индийский (*Datura metel* L.), белену чёрную (*Hyoscyamus niger* L.), петунию гибридную (*Petunia hybrida* hort. ex Vilm.), томат (*Lycopersicon esculentum* L.), табак клейкий (*Nicotiana glutinosa* L.), махорку (*N. rustica* L.), табак обыкновенный (*N. tabacum* L.) сортов Samsun и Xanthi) [27-30].

На баклажане (*Solanum melongena* L.) в Михайловском районе выявлена совместная инфекция неповируса и вируса огуречной мозаики (CMV – *Cucumber mosaic*

virus) (*Bromoviridae*, *Cucumovirus*). Серологически родственный неповирусам возбудитель выявлен и на кукурузе сахарной (*Zea mays* L.), завезённой в Приморье из Одинцовского района Московской области [27-30].

На основании симптоматологического анализа и серологического тестирования было установлено присутствие на ягодниках Приморского края: ToRSV и RpRSV – на малине обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) и смородине (*Ribes sp.* L.); ArMV – на смородине и сое (*Glycine max* (L.) Merr.) [20; 21; 31].

По характерным симптомам заболеваний можно предположить, что некоторые выявленные нами болезни дикорастущих и культивируемых растений также поражены неповирусами. Например, на бархате амурском (*Phellodendron amurense* Rupr.) обнаружено заболевание, по симптоматике схожее с неповирусной инфекцией, которое приводит к усыханию ветвей (рис. 3.Д). Очаги заболеваний с типичными кольцевыми пятнами выявлены на сирени амурской (*Syringa amurensis* Rupr.), ясене носолистом (*Fraxinus rhynophylla* Hance) (рис. 3.Е), астре шершавой (*Doelingeria scabra* Thunb.), березе плосколистной (*Betula platiphylla* Sukacz.), рябине бузинолистной (*Sorbus sambucifolii* Cham. et Schlecht.), малине сахалинской (*Rubus sachalinensis* Levl.), малине обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) (рис. 3.Ж), репяшке мелкобороздчатом (*Agrimonia striata* Michx.), ясенце пушистоплодном (*Dictamnus dasycarpus* Turch.), герани Власова (*Geranium vlassovianum* Fich. ex Link.) (рис. 3.З) и других растениях [26].

В коллекционном питомнике Дальневосточной опытной станции Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н.И. Вавилова на пажитнике сенном (*Trigonella foenum-graecum* L.), интродуцированном из Индии, было обнаружено около 60% растений с симптомами кольцевой пятнистости, деформации и некроза жилок (рис. 3.И). Всхожесть семян пажитника, собранных с больных растений не превышала 20%. Заболевание легко передавалось на ряд индикаторных растений. Наилучшие температурные условия для проявления симптомов 22-24°C, при более высоких температурах симптомы заболевания исчезали.

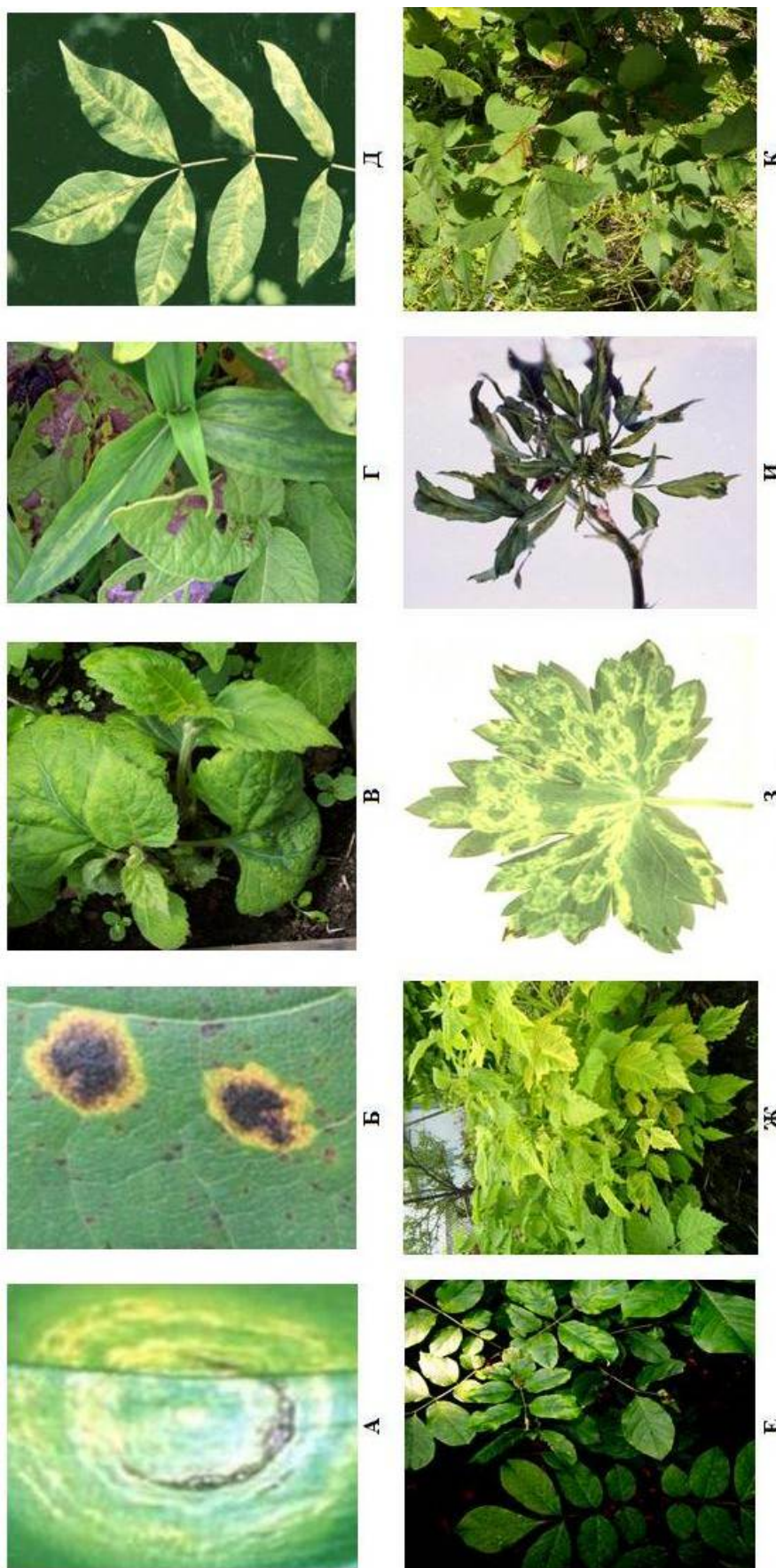


Рис. 3. Симптомы неповирусных инфекций на растениях юга Дальнего Востока из архива Российской государственной коллекции вирусов Восточной Азии (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН): А – структура кольцевой пятнистости; Б – некротическая кольцевая пятнистость; В – фритма азиатская (см. рис. 2.А); Г – коммелина обыкновенная (см. рис. 2.В); Д – бархат амурский; Е – ясень носолистый; Ж – малина обыкновенная; З – герань Власова; И – пажитник сенной; К – горошек однонарный.

Fig. 3. Symptoms of Nepovirus infections on the plants in the south of the Far East from the archive of Russian State collection of viruses from Eastern Asia (Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity Far Eastern branch of Russian Academy of Sciences): А – structure of ringspot; Б – necrotic ringspot; В – Asiatic phytoma (*Phytoma asiatica* O. Deg. et I. Deg.) (see Fig. 2.A); Г – Asiatic dayflower (*Commelina communis* L.) (see Fig. 2.B); Д – Amur cork tree (*Phellodendron amurense* Rupr.); Е – mountain ash (*Fraxinus rhynophylla* Hance); Ж – raspberry (*Rubus idaeus* L.); З – Siberian geranium (*Geranium vlassovianum* Fich. ex Link.); И – foenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.); К – two-leaf vetch (*Vicia unijuga* L.).



По соседству с пажитником, обладающим ярко выраженными симптомами, бессимптомными вирусоносителями инфекции оказались: горошек однопарный (*Vicia unijuga* L.) (рис. 3.К), подорожник азиатский (*Plantago asiatica* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* L.) и калина Саржента (*Viburnum sargentii* Maxim.). Результаты изучения физико-химических и серологических свойств штамма из пажитника сеного (см.

далее) позволяют предположить его таксономическую близость к TRSV. Его переносчиками являются нематоды рода *Xiphinema*, личинки табачной белокрылки (*Bemisia tabaci* Gennadius, 1889), личинки и имаго табачного трипса (*Thrips tabaci* Lind., 1889), тля персиковая (*Myzus persicae* Sulzer, 1776) и тля бобовая (*Aphis fabae* Scopoli, 1763) [18; 32]. Ранее на юге Дальнего Востока TRSV был обнаружен и на сое [31].

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕКОТОРЫХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ШТАММОВ НЕПОВИРУСОВ

Физико-химические и молекулярно-генетические свойства штаммов одного и того же вируса могут различаться в зависимости от региона его изоляции. Ниже приводятся свойства некоторых представителей рода *Nepovirus*, изолированных на юге Дальнего Востока.

В препаратах штамма *Nepovirus/Phryma asiatica/Primorje/2000* из фримы азиатской (рис. 3.В) обнаруживаются частицы икосаэдрической формы диаметром 30-32 нм (рис. 2.А). Молекулярная масса структурного белка этого штамма составила 41.4 ± 0.8 кДа (по результатам трех определений). Штамм является стойким и к повышению температуры (точка термической инактивации (ТТИ) равна 80°C), и к хранению без замораживания: период сохранения инфекционности при 25°C (ПСИ₂₅) составляет более 7 сут., при 4°C (ПСИ₄) – более 20 сут., 4 lg(ED₅₀). Был выделен высокоочищенный препарат структурного белка штамма *Nepovirus/Phryma asiatica/Primorje/2000* и приготовлена поликлональная кроличья антисыворотка с титром антител 12800 в прямом варианте ИФА. В реакции двойной иммунодиффузии антиген из сока фримы образовал преципитат только с антисывороткой к TRSV.

Таким образом, *Nepovirus/Phryma asiatica/Primorje/2000* принадлежит к серогруппе TRSV рода *Nepovirus*. Однако узкий круг растений-хозяев (см. выше) и низкая молекулярная масса СР (41 кДа vs 50-60 кДа) позволяют предположить, что указанный штамм представляет новый вид неповирусов; предлагаемое название – вирус мозаики фримы азиатской (PhAMV – *Phryma asiatica* Mosaic Virus).

Штамм *Nepovirus/Commelina communis/Primorje/2014*, изолированный из

комеллины обыкновенной (рис. 2.В; рис. 3.Г), имел ТТИ=60°C, ПСИ₂₅=24 ч, 4 lg(ED₅₀). Выход вируса из растений табака обыкновенного сорта Xanthi и петунии гибридной был невысоким и составлял 18 мг на 1 кг листьев. Из этого штамма был получен очищенный белковый препарат с соотношением D₂₆₀/D₂₈₀=1.5 (где D_λ – это оптическая плотность образца при длине волны λ нм), содержащий две белковые фракции: 54.8 кДа (основной) и 12.4 кДа (минорный). Поликлональная кроличья антисыворотка с титром 6400 в непрямом варианте ИФА позволила выявить ряд серологических особенностей, позволяющих предполагать, что штамм *Nepovirus/Commelina communis/Primorje/2014* является представителем нового вида неповирусов; предлагаемое название – вирус мозаики коммелины (DFMV – DayFlower Mosaic Virus).

Штамм *Nepovirus/Trigonella foenum-graecum/Primorje/2012* из пажитника (рис. 3.И) характеризовался ТТИ=55°C, ПСИ₂₅=5 сут., 4 lg(ED₅₀). Для определения сроков максимального накопления вируса брали из одной и той же партии зараженных растений одинаковое количество растительной массы на 7, 14, 21, 28, 35 и 42 сут. после инокуляции. При выделении и очистке вируса были получены препараты, причем в зависимости от времени выделения соотношение D₂₆₀/D₂₈₀ изменялось от 1,7 (7-14 сут.) до 1,3 (42 сут.), что говорит об увеличении доли пустых капсидов по мере «старения» инфекции. Методом электрофореза в полиакриламидном геле показано наличие в препаратах очищенного вируса по меньшей мере пяти полипептидов (54.5 кДа, 36.0 кДа, 26 кДа, 16.6 кДа, 13 кДа) [33]. Возможно, минорные компоненты являются продуктами деградации мажорного полипептида. Представителям рода



Nepovirus (и более того – всего отряда *Picornavirales* [2; 4]) присущ сложный процессинг белков-предшественников, однако штамм *Nepovirus/Trigonella foenum-graecum/Primorje/2012* выделяется среди остальных большим количеством белковых продуктов, что может указывать на новый вид; предлагаемое название – вирус некротической пятнистости пажитника (*AeNSV* – *Foenugreek Necrotic Spot Virus*).

Штамм *Nepovirus/Capsicum annuum/Primorje/2014* из перца овощного имел ТТИ=75°C, ПСИ₂₅=3 сут., 4 lg(ED₅₀). Выход вируса составил 165 мг на 1 кг листьев. Очищенный препарат имел максимум поглощения при 260 нм, минимумом – при 240 нм при D₂₆₀/D₂₈₀=1.7. С помощью электронной микроскопии в очищенных препаратах вируса было показано наличие изометрических частиц с диаметром 30 нм (рис. 2.Б). Электрофоретически было показано наличие в препаратах вируса двух белковых фракций с молекулярной массой 55.0 кДа (мажорный) и 12.6 кДа (минорный). К очи-

щенному белковому препарату была получена поликлональная кроличья антисыворотка с титром 25600, которая была использована для серологической идентификации таксономического статуса штамма (*Nepovirus*, серогруппа TRSV).

Экспериментально показано, что круг растений-хозяев штамма *Nepovirus/Capsicum annuum/Primorje/2014* ограничен и включает в себя отдельные виды из сем. амарантовых, бобовых, маревых, пасленовых и намного уже, чем у прототипного TRSV. При умеренных температурах выход вируса выше, симптомы на листьях ярче. При повышении температур симптомы исчезают, инфекционность вируса в листьях снижается. Можно предполагать, что штамм *Nepovirus/Capsicum annuum/Primorje/2014* представляет собой новый вид рода *Nepovirus*; предлагаемое название – вирус некротической пятнистости овощного перца (*CaNSV* – *Capsicum annuum Necrotic Spot Virus*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Неповирусы являются одними из наиболее приспособленных к циркуляции в фитоценозах умеренных широт, имеют природный резервуар в популяциях диких растений и представляют серьёзную угрозу для сельскохозяйственных культур. Поскольку неповирусы распространяются нематодами, которые не наносят существенного снижения урожайности, борьба с этими переносчиками обычно не ведется, и неповирусы легко охватывают значительные площади агроценозов, амплифицируются в них и возвращаются в природные фитоценозы. Поэтому борьба с заболеваниями растений неповирусной этиологии должна вестись путём элиминирования больных растений. Особенно это важно при проведении ландшафтно-дизайнерских работ в озеленении. Поскольку неповирусы передаются и семенами, следует отбирать для размножения здоровые растения и саженцы.

Учитывая широкое распространение неповирусов на юге Дальнего Востока, являющемся основной житницей в данном регионе Российской Федерации, необходимо обязательное внедрение в практику сельского и приусадебного хозяйствования соответствующих профилактических и защитных мероприятий, а именно:

- внедрение на зараженных полях севооборота, который исключает закрепление растений-хозяев фитовирусов;
- строгое соблюдение оптимальных норм агротехнических мероприятий (посев в оптимальные сроки, борьба с сорняками, применение химических и биологических средств борьбы с вредителями и т.п.);
- систематическое обследование земельных угодий в течение вегетации с целью индикации переносчиков и возбудителей фитовирусов;
- борьба с насекомыми, клещами и нематодами, которые являются переносчиками фитовирусов;
- сбор урожая с зараженных полей, а также его техническая переработка осуществляется под контролем государственного фитосанитарного инспектора;
- обязательное уничтожение растительных остатков после уборки урожая;
- обязательное проведение дезинфекции складских помещений и других мест хранения зараженных семян, а также инвентаря, сельхозмашин и агрегатов, которые использовались на зараженных участках (следует иметь в виду, что на инвентаре и одежде, находящихся в свет-



лом месте, неповирусы не утрачивают активность несколько недель, а в темном – 2-3 месяца.);

- запрет на вывоз и реализацию посадочного и посевного материала из карантинной зоны без соответствующих фитосанитарных документов;
- проведение информационной и разъяснительной работы по вирусным болезням

Благодарность: Работа выполнена при финансовой поддержке программы «Дальний Восток» (2018–2020), проект 18-5-060.

среди местного населения и в средствах массовой информации.

Одним из важнейших элементов эффективной системы мероприятий по профилактике и борьбе с неповирусами является их научно-обоснованный мониторинг на региональном уровне при обязательном сопоставлении получаемых результатов с общемировыми данными.

Acknowledgment: The study was supported by the Program of fundamental research of the Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences «Far East» (2018–2020), project 18-5-060.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Sanfacon H., Iwanami T., Karasev A.V., van der Vlugt R., Wellink J., Wetzels T., Yoshikawa N. Family Secoviridae. In: Virus Taxonomy. Ninth report of the international committee on taxonomy of viruses. Elsevier Science, 2011. P. 881–899.
2. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Отряд Picornavirales. В кн.: Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных. Москва: Медицинское информационное агентство, 2013. С. 220–225.
3. Львов Д.К., Щелканов М.Ю. Сековирсы (Secoviridae). В кн.: Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных. Москва: Медицинское информационное агентство, 2013. С. 249–255.
4. Щелканов М.Ю., Сунайкин А.Б., Коваленко Т.С., Львов Д.К. Современная таксономия пикорнавирусов (Picornavirales, Picornaviridae) // Инфекционные болезни: новости, мнения, обучение. 2015. N3. С. 53–64.
5. Brown D.J., Halbrecht J.M., Robbins R.T., Vrain T.C. Transmission of Nepoviruses by Xiphinema americanum-group Nematodes // J. Nematol. 1993. V. 25. N3. P. 349–354.
6. Huff D.E., Davis R.F., Myers R.F. Longidorus brevipennis as a vector for brome mosaic virus // J. Nematol. 1987. V. 19. N1. P. 143–146.
7. McElroy F.D., Brown D.J., Boag B. The virus-vector and damage potential, morphometrics and distribution of Paralongidorus maximus // J. Nematol. 1977. V. 9. N2. P. 122–130.
8. Schellenberger P., Andret-Link P., Schmitt-Keichinger C., Bergdoll M., Marmonier A., Vigne E., Lemaire O., Fuchs M., Demangeat G., Ritzenthaler C. A stretch of 11 amino acids in the betaB-betaC loop of the coat protein of grapevine fanleaf virus is essential for transmission by the nematode Xiphinema index // J. Virol. 2010. V. 84. N16. P. 7924–7933. DOI: 10.1128/JVI.00757-10
9. Schellenberger P., Sauter C., Lorber B., Bron P., Trapani S., Bergdoll M., Marmonier A., Schmitt-Keichinger C., Lemaire O., Demangeat G., Ritzenthaler C. Structural insights into viral determinants of nematode mediated Grapevine fanleaf virus transmission // PLoS Pathog. 2011. V. 7. N5. P. e1002034. DOI: 10.1371/journal.ppat.1002034
10. Rebenstorf K., Candresse T., Dulucq M.J., Buttner C., Obermeier C. Host species-dependent population structure of a pollen-borne plant virus, Cherry leaf roll virus // J. Virol. 2006. V. 80. N5. P. 2453–2462.
11. Wang A., Sanfacon H. Proteolytic processing at a novel cleavage site in the N-terminal region of the tomato ringspot nepovirus RNA-1-encoded polyprotein in vitro // J. Gen. Virol. 2000. V. 81. N11. P. 2771–2781. DOI: 10.1099/0022-1317-81-11-2771
12. Pacot-Hiriart C., Latvala-Kilby S., Lehto K. Nucleotide sequence of black currant reversion associated nepovirus RNA1 // Virus Res. 2001. V. 79. N1-2. P. 145–152.
13. Thompson J.R., Leone G., Lindner J.L., Jelkmann W., Schoen C.D. Characterization and complete nucleotide sequence of Strawberry mottle virus: a tentative member of a new family of bipartite plant picorna-like viruses // J. Gen. Virol. 2002. V. 83. N1. P. 229–239. DOI: 10.1099/0022-1317-83-1-229
14. Львов Д.К., Альховский С.В., Щелканов М.Ю. Сателлиты. В кн.: Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных. Москва: Медицинское информационное агентство, 2013. С. 350–352.
15. Trinh P.Q., Nguyen C.N., De La Pen E., Nguyen H.X., Moens M. Plant-parasitic nematodes associated with coffee in Vietnam // Russian Journal of Nematology. 2009. T. 17. N1. C. 73–82.
16. Palomares-Rius J.E., Cantalapiedra-Navarrete C., Castillo P., Kikuchi T. Integrative diagnosis of the needle nematode Longidorus jonesi affecting forest in the Southern Japan // Forest Pathology. 2014. V. 44. N3. P. 246–249.
17. Zeng Y., Zhang Z., Sun H., Kerns J., Ye W., Yong L., Zhao K., Liang H., Huang Y. Morphological and molecular characterization of Xiphinema species from



Shenzhen, China // *Helminthologia*. 2016. V. 53. N1. P. 62–75.

18. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н. Влияние переносчиков на распространение вирусных заболеваний в агро- и биоценозах Дальнего Востока России // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и экологические проблемы, преобразование экосистем в условиях глобального изменения климата: VI Дружининские чтения», Хабаровск, 28-30 сентября, 2016. С. 236–238.

19. Ladipo J.L., de Zoeten G.A. Influence of host and seasonal variation on the components of tobacco ring spot virus // *Phytopathology*. 1971. V. 62. P. 195–201.

20. Гордейчук О.Г. Вирус кольцевой пятнистости томатов на некоторых представителях родов *Ribes* и *Rubus* в Приморском крае. В сб.: Вирусологические исследования на Дальнем Востоке. Труды Биологического почвенного института. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 17–29.

21. Gordejchuk O.G., Krylov A.V., Krylova N.V., Samonina I.N. Virus diseases of berry crops in the Soviet Far East. 1. Identification of the some mechanically transmitted viruses detected in Primorye territory // *Zbl. Bakteriolog. Parasitenk. Infektionskrankh. Hung. Abt.2*. 1977. Bd. 132. N8. S. 686–707.

22. Макутеняйге-Навалинскене М.К. Вирусные и микоплазменные болезни цветочных растений. Вильнюс: МОКСЛАС, 1981. 72 с.

23. Келдыш М.А., Помазков Ю.И. Вирусные и микоплазменные болезни древесных растений. Москва: Наука, 1985. 132 с.

24. Martin R.R., Tzanetakis I.E. Characterizations and recent advances in detection of strawberry viruses // *Plant Diseases*. 2006. V. 90. N4. P. 384–396.

25. Martin R.R., MacFarlane S., Sabanadzovic S., Quito D. Virus and virus diseases of *Rubus* // *Plant Diseases*. 2013. V. 97. N2. P. 168–182.

26. Костин В.Д. Вирозы дикорастущих растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2005. 121 с.

27. Какарека Н.Н., Волков Ю.Г. Неповирусы и их влияние на природные биосистемы // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и экологические проблемы, преобразование экосистем в условиях глобального изменения климата: VI Дружининские чтения», Хабаровск, 28-30 сентября, 2016. С. 251–253.

28. Волков Ю.Г., Сапоцкий М.В., Щелканов М.Ю. Экономически значимые природноочаговые инфекции Приморского края // Научные труды международных научных чтений «Приморские Зори 2017», Владивосток, 20-22 апреля, 2017. С. 389–396.

29. Какарека Н.Н., Щелканов М.Ю. Профилактика распространения опасных фитовирусных инфекций на Дальнем Востоке // Научные труды международных научных чтений «Приморские Зори 2017», Владивосток, 20-22 апреля, 2017. С. 405–409.

30. Щелканов М.Ю., Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Козловская З.Н., Сапоцкий М.В., Толкач В.Ф., Плешакова Т.И., Гапека А.В., Галкина И.В. Организация Российской государственной коллекции вирусов Восточной Азии на базе ДВО РАН // Научные труды международных научных чтений «Приморские Зори 2017», Владивосток, 20-22 апреля, 2017. С. 466–470.

31. Поливанова Т.А. Возбудители вирусных болезней сои. В кн.: Возбудители болезней сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Москва: Наука, 1980. С. 51–68.

32. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Дьяконов К.П. К вопросу о передаче тлями (Homoptera, Aphidinea) вируса кольцевой пятнистости табака // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2010. Вып. 2. С. 105–109.

33. Романова С.А., Леднева В.А., Плешакова Т.И., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Козловская З.Н. Характеристика и таксономическая принадлежность вируса, выявленного на пажитнике в Приморском крае // Доклады РАСХН. 2005. N6. С. 19–23.

REFERENCES

1. Sanfacon H., Iwanami T., Karasev A.V., van der Vlugt R., Wellink J., Wetzel T., Yoshikawa N. Family *Secoviridae*. In: *Virus Taxonomy. Ninth report of the international committee on taxonomy of viruses*. Elsevier Science, 2011, pp. 881–899.

2. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu. Order *Picornavirales*. In: *Rukovodstvo po virusologii. Virusy i virusnye infektsii cheloveka i zhivotnykh* [Handbook of Virology. Viruses and Viral Infections of Humans and Animals]. Moscow, Meditsinskoe informatsionnoe agentstvo Publ., 2013, pp. 220–225. (In Russian)

3. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu. *Secoviruses (Secoviridae)*. In: *Rukovodstvo po virusologii. Virusy i virusnye infektsii cheloveka i zhivotnykh* [Handbook of Virology. Viruses and Viral Infections of Humans and

Animals]. Moscow, Meditsinskoe informatsionnoe agentstvo Publ., 2013, pp. 249–255. (In Russian)

4. Shchelkanov M.Yu., Sunyaykin A.B., Kovalenko T.S., Lvov D.K. Modern Taxonomy of *Picornaviruses (Picornavirales, Picornaviridae)*. *Infektsionnye bolezni: novosti, mneniya, obuchenie* [Infectious Diseases: News, Opinions, Education]. 2015, no. 3, pp. 53–64. (In Russian)

5. Brown D.J., Halbrendt J.M., Robbins R.T., Vrain T.C. Transmission of Nepoviruses by *Xiphinema Americanum*-group Nematodes. *J. Nematol.* 1993, vol. 25, no. 3, pp. 349–354.

6. Huff D.E., Davis R.F., Myers R.F. *Longidorus brevisannulatus* as a Vector for Brome Mosaic Virus. *J. Nematol.* 1987, vol. 19, no. 1, pp. 143–146.



7. McElroy F.D., Brown D.J., Boag B. The Virus-Vector and Damage Potential, Morphometrics and Distribution of *Paralongidorus maximus*. *J. Nematol.* 1977, vol. 9, no. 2, pp. 122–130.
8. Schellenberger P., Andret-Link P., Schmitt-Keichinger C., Bergdoll M., Marmonier A., Vigne E., Lemaire O., Fuchs M., Demangeat G., Ritzenthaler C. A Stretch of 11 Amino Acids in the BetaB-BetaC Loop of the Coat Protein of Grapevine Fanleaf Virus is essential for Transmission by the Nematode *Xiphinema Index*. *J. Virol.* 2010, vol. 84, no. 16, pp. 7924–7933. DOI: 10.1128/JVI.00757-10
9. Schellenberger P., Sauter C., Lorber B., Bron P., Trapani S., Bergdoll M., Marmonier A., Schmitt-Keichinger C., Lemaire O., Demangeat G., Ritzenthaler C. Structural insights into viral determinants of nematode mediated Grapevine fanleaf virus transmission. *PLoS Pathog.* 2011, vol. 7, no. 5, pp. e1002034. DOI: 10.1371/journal.ppat.1002034
10. Rebenstorf K., Candresse T., Dulucq M.J., Buttner C., Obermeier C. Host Species-dependent Population Structure of a Pollen-borne Plant Virus, Cherry Leaf Roll Virus. *J. Virol.* 2006, vol. 80, no. 5, pp. 2453–2462.
11. Wang A., Sanfacion H. Proteolytic Processing at a Novel Cleavage Site in the N-terminal Region of the Tomato Ringspot Nepovirus RNA-1-encoded Polyprotein in vitro. *J. Gen. Virol.* 2000, vol. 81, no. 11, pp. 2771–2781. DOI: 10.1099/0022-1317-81-11-2771
12. Pacot-Hiriart C., Latvala-Kilby S., Lehto K. Nucleotide Sequence of Black Currant Reversion Associated Nepovirus RNA1. *Virus Res.* 2001, vol. 79, no. 1-2, pp. 145–152.
13. Thompson J.R., Leone G., Lindner J.L., Jelkmann W., Schoen C.D. Characterization and Complete Nucleotide Sequence of Strawberry Mottle Virus: a Tentative Member of a New Family of Bipartite Plant Picorna-like Viruses. *J. Gen. Virol.* 2002, vol. 83, no. 1, pp. 229–239. DOI: 10.1099/0022-1317-83-1-229
14. Lvov D.K., Alkhovsky S.V., Shchelkanov M.Yu. Satellites. In: *Rukovodstvo po virusologii. Virusy i virusnye infektsii cheloveka i zivotnykh* [Handbook of Virology. Viruses and Viral Infections of Humans and Animals]. Moscow, Meditsinskoe informatsionnoe agentstvo Publ., 2013, pp. 350–352. (In Russian)
15. Trinh P.Q., Nguyen C.N., De La Pen E., Nguyen H.X., Moens M. Plant-Parasitic Nematodes Associated with Coffee in Vietnam. *Russian Journal of Nematology.* 2009, vol. 17, no. 1, pp. 73–82.
16. Palomares-Rius J.E., Cantalapiedra-Navarrete C., Castillo P., Kikuchi T. Integrative Diagnosis of the Needle Nematode *Longidorus jonesi* Affecting Forest in the Southern Japan. *Forest Pathology.* 2014, vol. 44, no. 3, pp. 246–249.
17. Zeng Y., Zhang Z., Sun H., Kerns J., Ye W., Yong L., Zhao K., Liang H., Huang Y. Morphological and Molecular Characterization of *Xiphinema* Species from Shenzhen, China. *Helminthologia.* 2016, vol. 53, no. 1, pp. 62–75.
18. Volkov Yu.G., Kakareka N.N. Vliyanie perenoschikov na rasprostranenie virusnykh zabolevaniy v agro- i biotsenozakh Dal'nego Vostoka Rossii [Influence of vectors to spreading of virus diseases in agro- and biocenoses of Russian Far East]. *Materialy Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Vodnye i ekologicheskie problemy, preobrazovanie ekosistem v usloviyakh global'nogo izmeneniya klimata: VI Druzhininskie chteniya»*, Khabarovsk, 28-30 sentyabrya, 2016 [Proceedings of All-Russian Conference with International Participation "Water and Ecological Problems, Ecosystems Transformations under the Global Climate Change: VI Druzhinin's Readings", Khabarovsk, 28-30 September 2016]. Khabarovsk, 2016, pp. 236–238. (In Russian)
19. Ladipo J.L., de Zoeten G.A. Influence of Host and Seasonal Variation on the Components of Tobacco Ring Spot Virus. *Phytopathology.* 1971, Vol. 62, pp. 195–201.
20. Gordejchuk O.G. Tomato Ringspot Virus on Some Members of *Ribes* and *Rubus* in Primorsky Krai. In: *Virusologicheskie issledovaniya na Dal'nem Vostoke. Trudy Biologo-pochvennogo instituta* [Virological investigations in the Far East. Proceedings of the Institute of Biology and Soil Science]. Vladivostok, Far Eastern Scientific Center of USSR Academy of Sciences Publ., 1975, pp. 17–29. (In Russian)
21. Gordejchuk O.G., Krylov A.V., Krylova N.V., Samonina I.N. Virus Diseases of Berry Crops in the Soviet Far East. 1. Identification of the Some Mechanically Transmitted Viruses Detected in Primorye Territory. *Zbl. Bakteriolog. Parazitenk. Infektionskrankh. Hug. Abt.2.* 1977, bd. 132, no. 8, ss. 686–707.
22. Makutenaitė-Navalinskė M.K. *Virusnye i mikoplazmennye bolezni tsvetochnykh rastenii* [Virus and Mycoplasma Diseases of Flowering Plants]. Vilnius, MOKSLAS Publ., 1981, 22 p. (In Russian)
23. Keldysh M.A., Pomazkov Yu.I. *Virusnye i mikoplazmennye bolezni drevesnykh rastenii* [Virus and Mycoplasma Diseases of Tree Plants]. Moscow, Nauka Publ., 1985, 132 p. (In Russian)
24. Martin R.R., Tzanetakis I.E. Characterizations and Recent Advances in Detection of Strawberry Viruses. *Plant Diseases.* 2006, vol. 90, no. 4, pp. 384–396.
25. Martin R.R., MacFarlane S., Sabanadzovic S., Quito D. Virus and Virus Diseases of *Rubus*. *Plant Diseases.* 2013, vol. 97, no.2, pp. 168–182.
26. Kostin V.D. *Virozy dikorastushchikh rastenii Dal'nego Vostoka Rossii* [Viroses of Wild Plants of the Russian Far East]. Vladivostok, Dal'nauka Publ., 2005, 121 p. (In Russian)
27. Kakareka N.N., Volkov Yu.G. Nepovirusy i ikh vliyanie na prirodnye biosistemy [Nepoviruses and Their Influence on Natural Biosystems]. *Materialy Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Vodnye*



i ekologicheskie problemy, preobrazovanie ekosistem v usloviyakh global'nogo izmeneniya klimata: VI Druzhininskie chteniya», Khabarovsk, 28-30 sentyabrya, 2016 [Proceedings of All-Russian Conference with International Participation "Water and Ecological Problems, Ecosystems Transformations under the Global Climate Change: VI Druzhinin's Readings", Khabarovsk, 28-30 September 2016]. Khabarovsk, 2016, pp. 251–253. (In Russian)

28. Volkov Yu.G., Sapotsky M.V., Shchelkanov M.Yu. Ekonomicheski znachimye prirodnoochagovye infektsii Primorskogo kraya [Economically Significant Natural Foci Infections of Primorsky Krai]. *Nauchnye trudy mezhdunarodnykh nauchnykh chtenii «Primorskie Zori 2017», Vladivostok, 20-22 aprelya, 2017 [Proceedings of International readings "Maritime Sunrises 2017", Vladivostok, 20-22 April 2017]. Vladivostok, FEFU Publ., 2017, pp. 389–396. (In Russian)*

29. Kakareka N.N., Shchelkanov M.Yu. Profilaktika rasprostraneniya opasnykh fitovirusnykh infektsii na Dal'nem Vostoke [Prophylaxis of distribution of dangerous phytovirus infections in the Far East]. *Nauchnye trudy mezhdunarodnykh nauchnykh chtenii «Primorskie Zori 2017», Vladivostok, 20-22 aprelya, 2017 [Proceedings of International readings "Maritime Sunrises 2017", Vladivostok, 20-22 April 2017]. Vladivostok, FEFU Publ., 2017, pp. 405–409. (In Russian)*

30. Shchelkanov M.Yu., Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Sapotsky M.V., Tolkach V.F., Ple-

shakova T.I., Gapeka A.V., Galkina I.V. Organizatsiya Rossiiskoi gosudarstvennoi kollektzii virusov Vostochnoi Azii na baze DVO RAN [Organization of Russian State Collection of Viruses from Eastern Asia on the base of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences]. *Nauchnye trudy mezhdunarodnykh nauchnykh chtenii «Primorskie Zori 2017», Vladivostok, 20-22 aprelya, 2017 [Proceedings of International readings "Maritime Sunrises 2017", Vladivostok, 20-22 April 2017]. Vladivostok, FEFU Publ., 2017, pp. 466–470. (In Russian)*

31. Polivanova T.A. Vozbuditeli virusnykh boleznei soi. In: *Vozbuditeli boleznei sel'skokhozyaystvennykh rastenii Dal'nego Vostoka [Etiological Agents of Virus Diseases of Soy]. Moscow, Nauka Publ., 1980. pp. 51–68. (In Russian)*

32. Volkov Y.G., Kakareka N.N., Dyakonov K.P. On the Issue of Transfer of Aphids (*Homoptera Aphidinea*) Tobacco Ringspot Virus. *Izvestiya Timiryazevskoi sel'skokhozyaystvennoi akademii [Proceedings of the Timiryazev Agriculture Academy]. 2010, iss. 2, pp. 105–109. (In Russian)*

33. Romanova S.A., Ledneva V.A., Pleshakova N.I., Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Kozlovskaya Z.N. Characteristics and taxonomic status of virus isolated from foenugreek. *Doklady Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk [Proceedings of Russian Academy of Agricultural Sciences]. 2005, no. 6, pp. 19–23. (In Russian)*

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Принадлежность к организации

Надежда Н. Какарека – к.б.н., ведущий н.с. лаборатории вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДО РАН, г. Владивосток, Россия.

Зинаида Н. Козловская – к.б.н., н.с. лаборатории вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДО РАН, г. Владивосток, Россия.

Юрий Г. Волков – к.б.н., с.н.с. лаборатории вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДО РАН, г. Владивосток, Россия.

Татьяна И. Плешакова – н.с. лаборатории вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДО РАН, г. Владивосток, Россия.

Михаил В. Сапоцкий – к.б.н., с.н.с. лаборатории вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДО РАН, г. Владивосток, Россия.

Михаил Ю. Щелканов* – д.б.н., доцент, зав. лабораторией вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной

AUTHORS INFORMATION

Affiliations

Nadezhda N. Kakareka – PhD in biology, Leader Researcher of the Laboratory of Virology of Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia.

Zinaida N. Kozlovskaya – PhD in biology, Researcher of the Laboratory of Virology of Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia.

Yuriy G. Volkov – PhD in biology, Senior Researcher of the Laboratory of Virology of Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia.

Tatyana I. Pleshakova – Researcher of the Laboratory of Virology of Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia.

Mikhail V. Sapotsky – PhD in biology, Senior Researcher of the Laboratory of Virology of Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia.

Mikhail Yu. Shchelkanov* – PhD in biology, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor, Chief of the Laboratory of Virology of Federal Scientific Center of the



Азии ДО РАН, зав. Лабораторией экологии микроорганизмов Дальневосточного федерального университета, ведущий научный сотрудник Национального научного Центра морской биологии ДО РАН. Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8. Тел.: 8-903-268-9098, 8-924-529-7109; e-mail: adorob@mail.ru

East Asia terrestrial biodiversity of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Chief of the Laboratory of Microorganism Ecology of Far Eastern Federal University, Leader Researcher of National Scientific Center of Marine Biology of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Russia, 690091, Vladivostok, Sukhanov st., 8. 8-903-268-9098, 8-924-529-7109; e-mail: adorob@mail.ru

Критерии авторства

Надежда Н. Какарека – получение антисывороток, серологическая идентификация вирусных штаммов, написание статьи. Зинаида Н. Козловская – выделение и очистка вирусных изолятов, написание статьи. Юрий Г. Волков – сбор полевого материала, анализ данных научной литературы, написание статьи. Михаил В. Сапоцкий – изучение физико-химических свойств вирусных штаммов, написание статьи. Татьяна И. Плешакова – проведение электронно-микроскопических исследований, написание статьи. Михаил Ю. Щелканов – общее научное руководство, написание статьи.

Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата и других неэтических проблем.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила 21.06.2017

Принята в печать 02.08.2017

Contribution

Nadezhda N. Kakareka – obtaining of antisera, serological identification of virus strains, creation of the article. Zinaida N. Kozlovskaya – isolation and purification of viruses, creation of the article. Yuriy G. Volkov – collection of field materials, analysis of scientific literature data, creation of the article. Tatyana I. Pleshakova – investigation of physico-chemical characteristics of virus strains, creation of the article. Mikhail V. Sapotsky – conducting of electron-microscopy investigations, creation of the article. Mikhail Yu. Shchelkanov – general scientific management, creation of the article.

All authors are equally responsible for avoiding the plagiarism, self-plagiarism or any other unethical issues.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Received 21.06.2017

Accepted for publication 02.08.2017