


Обзорная статья / Review article
УДК 578.85/578.346:57.063.7/8
DOI: 10.18470/1992-1098-2019-4-121-133

Вирусные болезни овощных и бахчевых сельскохозяйственных культур на юге Дальнего Востока

Валентина Ф. Толкач¹, Надежда Н. Какарека¹, Юрий Г. Волков¹, **Винаида Н. Козловская¹**,
Михаил В. Сапоцкий¹, Татьяна И. Плешакова¹, Константин П. Дьяконов¹,
Михаил Ю. Щелканов^{1,2,3} 

¹Лаборатория вирусологии, Федеральный научный Центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия

²Лаборатория экологии микроорганизмов, Школа биомедицины, Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

³Лаборатория морских млекопитающих, Национальный научный Центр морской биологии ДВО РАН, Владивосток, Россия

Контактное лицо

Михаил Ю. Щелканов, доктор биологических наук, доцент, заведующий Лабораторией вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук; 69022 Россия, г. Владивосток, пр. Столетия Владивостоку, д. 159/1; заведующий Лабораторией экологии микроорганизмов Дальневосточного федерального университета; 690091 Россия, г. Владивосток, ул. Суханова, д. 8; ведущий научный сотрудник Национального научного Центра морской биологии Дальневосточного отделения Российской академии наук; 690041 Россия, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17. Тел. +79245297109; +79032689098 Email adorob@mail.ru ORCID <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>

Формат цитирования: Толкач В.Ф., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., **Козловская В.Н.**, Сапоцкий М.В., Плешакова Т.И., Дьяконов К.П., Щелканов М.Ю. Вирусные болезни овощных и бахчевых сельскохозяйственных культур на юге Дальнего Востока // Юг России: экология, развитие. 2019. Т.14, N 4. С. 121-133. DOI: 10.18470/1992-1098-2019-4-121-133

Получена 23 апреля 2019 г.
Прошла рецензирование 3 июня 2019 г.
Принята 15 июля 2019 г.

Резюме

Цель настоящей работы заключается в создании кадастра фитовирусов, поражающих овощные и бахчевые сельскохозяйственные культуры на юге российского Дальнего Востока.


Обсуждение. На основе многолетних оригинальных исследований, которые с 1962 г. регулярно проводятся лабораторией вирусологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, а также имеющихся литературных данных, представлена информация о симптомах заболеваний, циркуляции, резерватных растениях и переносчиках вирусов мозаики люцерны (*Bromoviridae*, *Alfamovirus*); аспермии томатов и огуречной мозаики (*Bromoviridae*, *Cucumovirus*); мозаики цветной капусты (*Caulimoviridae*, *Caulimovirus*); мозаики чеснока (*Potyviridae*, *Carlavirus*); гравировки табака, желтой карликовости лука, желтой мозаики фасоли, мозаики арбуза, мозаики турнепса и обыкновенной мозаики фасоли (*Potyviridae*, *Potyvirus*); мозаики редиса (*Picornavirales*, *Secoviridae*, *Comovirus*); кольцевой пятнистости табака (*Picornavirales*, *Secoviridae*, *Nepovirus*); зелёной крапчатой мозаики огурца, табачной мозаики и томатной мозаики (*Virgaviridae*, *Tobamovirus*).

Заключение. Представленная информация создаёт основу для разработки комплекса диагностических тест-систем для индикации фитовирусных заболеваний овощных и бахчевых сельскохозяйственных культур, который является необходимым элементом мероприятий, направленных на повышение урожайности и продовольственной безопасности Российской Федерации на Дальнем Востоке.

Ключевые слова

фитовирус, *Bromoviridae*, *Caulimoviridae*, *Potyviridae*, *Secoviridae*, *Virgaviridae*, природный резервуар, переносчик, тля, нематода.

Virus Diseases of Vegetable and Melon Crops in the South of the Russian Far East

Valentina F. Tolkach¹, Nadezhda N. Kakareka¹, Yuriy G. Volkov¹, Zinaida N. Kozlovskaya¹, Mikhail V. Sapotskiy¹, Tatyana I. Pleshakova¹, Konstantin P. D'yakonov¹ and Mikhail Yu. Shchelkanov^{1,2,3} 

¹Laboratory of Virology, Federal Scientific Centre of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

²Laboratory of Microorganism Ecology, School of Biomedicine, Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

³Laboratory of Marine Mammals, National Scientific Centre of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

Principal contact

Mikhail Yu. Shchelkanov, Associate Professor & Chief, Laboratory of Virology, Federal Scientific Centre of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences; 159/1 Stoletiya Vladivostoku St, Vladivostok, 690022 Russia; Chief, Laboratory of Microorganism Ecology, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova St, Vladivostok, 690091 Russia; Leader Researcher, National Scientific Centre of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 17 Palchevskogo St, Vladivostok, 690041 Russia. Tel. +79245297109; +79032689098 Email adorob@mail.ru ORCID <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>

How to cite this article: Tolkach V.F., Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Kozlovskaya Z.N., Sapotskiy M.V., Pleshakova T.I., D'yakonov K.P., Shchelkanov M.Yu. Virus Diseases of Vegetable and Melon Crops in the South of the Russian Far East. *South of Russia: ecology, development*. 2019, vol. 14, no. 4, pp. 121-133. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2019-4-121-133

Received 23 April 2019

Revised 3 June 2019

Accepted 15 July 2019

Abstract

Aim. The development of an inventory of phytoviruses affecting vegetable and melon crops in the South of the Russian Far East.

Discussion. On the basis of many years of original research, carried out on a regular basis by the Laboratory of Virology (Federal Scientific Centre of East Asia Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences) since 1962 as well as available data in the literature, information about the symptoms of diseases, circulation, reserve plants and vectors are presented for the alfalfa mosaic virus (*Bromoviridae*, *Alfamovirus*); tomato aspermy virus and cucumber mosaic virus (*Bromoviridae*, *Cucumovirus*); cauliflower mosaic virus (*Caulimoviridae*, *Caulimovirus*); garlic mosaic virus (*Potyviridae*, *Carlavirus*); tobacco etch virus, allium yellow dwarf virus, bean yellow mosaic virus, watermelon mosaic virus 2, turnip mosaic virus and bean common mosaic virus (*Potyviridae*, *Potyvirus*); radish mosaic virus (*Picornavirales*, *Secoviridae*, *Comovirus*); tobacco ringspot virus (*Picornavirales*, *Secoviridae*, *Nepovirus*); cucumber green mottle mosaic virus, tobacco mosaic virus and tomato mosaic virus (*Virgaviridae*, *Tobamovirus*).

Conclusion. The information presented forms the basis for the development of a set of diagnostic test systems for phytovirus diseases of vegetable and melon crops; a necessary element of activities directed to the improvement of food productivity and security of the Russian Federation in the Far East.

Key Words

Phytovirus, *Bromoviridae*, *Caulimoviridae*, *Potyviridae*, *Secoviridae*, *Virgaviridae*, natural reservoir, vector, aphid, nematode.

ВВЕДЕНИЕ

Почвенно-климатические условия южной части Дальнего Востока благоприятны для выращивания овощных и ряда бахчевых культур. В этом регионе в производственных объединениях различного типа культивируют капусту (*Brassica oleracea*), свёклу (*Beta vulgaris*), редьку (*Raphanus* spp.), редис (*Raphanus sativus* var. *radicula*), морковь (*Daucus carota* subsp. *sativus*), томат (*Solanum lycopersicum*), баклажан (*Solanum melongena*), овощной перец (*Capsicum annuum*), лук (*Allium* spp.), чеснок (*Allium sativum*), огурец (*Cucumis sativus*), тыкву (*Cucurbita* spp.), кабачок (*Cucurbita pepo* subsp. *pepo*), патиссон (*Cucurbita pepo* subsp. *patisson*), арбуз (*Citrullus lanatus*), кориандр (*Coriandrum sativum*), щавель обыкновенный (*Rumex acetosa*), петрушку посевную (*Petroselinum crispum*), укроп огородный (*Anethum graveolens*). Ещё более широк спектр видов овощных и бахчевых культур в фермерских хозяйствах, на приусадебных участках и частных огородах: к упомянутым культурам, в первую очередь, следует добавить цветную капусту (*Brassica oleracea* var. *botrytis*), репу (*Brassica rapa*), турнепс (*Brassica rapa* subsp. *rapirera*), дайкон (лобу) (*Raphanus sativus* var. *loba*), горчицу белую (*Sinapis alba*), горох посевной (*Pisum sativum*), боб

садовый (*Vicia faba*), фасоль (*Phaseolus* spp.), шпинат огородный (*Spinacia oleracea*), ревень волнистый (*Rheum rhabarbarum*) и хрен садовый (*Armoracia rusticana*). Все перечисленные сельскохозяйственные культуры в значительной степени подвержены вирусным заболеваниям в условиях юга Дальнего Востока (табл. 1). Интенсивность эпифитотических процессов зависит от наличия переносчиков, климатических условий, природных и антропогенных очагов [1-4].

В настоящем обзоре обобщены многолетние оригинальные исследования, которые с 1962 г. регулярно проводятся лабораторией вирусологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, а также литературные данные о вирусных болезнях овощных и бахчевых культур, выявленных на юге Дальнего Востока, их переносчиках, мерах защиты и профилактики.

Учитывая тот факт, что большинство вирусов (в том числе и описанных в данной статье) не классифицированы до уровня отряда [5], упорядочение таксонов в табл. 1 произведено в алфавитном порядке названий семейств. Далее в тексте вирусы описываются в соответствии с убыванием уровня их эпифитотической опасности для агроценозов юга Дальнего Востока.

Таблица 1. Таксономическое положение вирусов-возбудителей заболеваний овощных и бахчевых сельскохозяйственных культур на юге Дальнего Востока*

Table 1. Taxonomic characteristics of viruses-etiological agents of vegetable and melon crops in the South of the Far East*

Отряд Order	Семейство Family	Род Genus	Вид Species
Incerti ordinis	Bromoviridae	<i>Alfavirus</i>	Вирус мозаики люцерны (ВМЛ) Alfalfa mosaic virus (AMV)
		<i>Cucumovirus</i>	Вирус аспермии томатов (ВАТ) Tomato aspermy virus (TAV)
Ortervirales	Caulimoviridae	<i>Caulimovirus</i>	Вирус огуречной мозаики (ВОМ) Cucumber mosaic virus (CMV)
		<i>Carlavirus</i>	Вирус мозаики цветной капусты (ВМЦК) Cauliflower mosaic virus (CaMV)
Incerti ordinis	Potyviridae	<i>Potyvirus</i>	Вирус мозаики чеснока (ВМЧ) Garlic mosaic virus (GMV)
			Вирус гравировки табака (ВГТ) Tobacco etch virus (TEV)
Picornavirales	Secoviridae	<i>Comovirus</i>	Вирус жёлтой карликовости лука (ВЖКЛ) Allium yellow dwarf virus (AYDV)
		<i>Nepovirus</i>	Вирус жёлтой мозаики фасоли (ВЖМФ) Bean yellow mosaic virus (BYMV)
Incerti ordinis	Virgaviridae	<i>Tobamovirus</i>	Вирус мозаики арбуза (ВМА) Watermelon mosaic virus 2 (WMV-2)
			Вирус мозаики турнепса (ВМТ) Turnip mosaic virus (TuMV)
Incerti ordinis	Virgaviridae	<i>Tobamovirus</i>	Вирус обыкновенной мозаики фасоли (ВОМФ) Bean common mosaic virus (BCMV)
			Вирус мозаики редиса (ВМР) Radish mosaic virus (RaMV)
Incerti ordinis	Virgaviridae	<i>Tobamovirus</i>	Вирус кольцевой пятнистости табака (ВКПТ) Tobacco ringspot virus (TRSV)
			Вирус зелёной крапчатой мозаики огурца (ВЗКМО) Cucumber green mottle mosaic virus (CGMV)
Incerti ordinis	Virgaviridae	<i>Tobamovirus</i>	Вирус табачной мозаики (ВТМ) Tobacco mosaic virus (TMV)
			Вирус томатной мозаики (ВТОМ) Tomato mosaic virus (ToMV)

Примечание: * Таксоны упорядочены в соответствии с алфавитным порядком названий семейств

Note: * Taxons are ordered according to the alphabetical order of family names

ВИРУС ОГУРЕЧНОЙ МОЗАИКИ (ВОМ) / CUCUMBER MOSAIC VIRUS

ВОМ является самым распространенным вирусом, поражающим овощные и бахчевые культуры. Этот вирус широко распространён в открытом грунте и в теплицах. Поражение растений вирусом огуречной мозаики приводит к существенному снижению урожая. Заболевания, вызываемые ВОМ, наиболее вредоносны для перца и баклажана. В ряде европейских стран нередко встречаются посадки перца, пораженных огуречной мозаикой на 90-100%, при этом снижение урожая от этого заболевания, особенно на поздних посадках, может достигать 70-80%. Под влиянием вируса в плодах резко снижается количество сахаров, а листья мельчают и деформируются. Заболевание, индуцированное этим вирусом, вызывает резкое снижение урожая томата. При некротическом характере инфекции потери могут достигать 100% [6].

Около двух третей плодов огурца на инфицированных посадках не имеют товарного вида, будучи уродливыми, мелкими, с симптомами мозаичности (рис. 1.A). ВОМ поражает и другие тыквенные (бахчевые) культуры. В некоторых хозяйствах инфицирование этим вирусом растений дыни достигает 80%, что приводит к почти двукратному снижению урожая. Ухудшается и качество плодов из-за снижения в них сахара. Вредоносное воздействие ВОМ проявляется на тыкве и кабачке. Лишь арбуз слабо поражается этим вирусом.

На российском Дальнем Востоке ощутимый вред ВОМ наносит томатам, огурцам, перцам [6-8]. В

Приморском крае этот вирус является самым распространенным патогеном, поражающим томаты, перцы и баклажаны. В связи с высокой изменчивостью вируса наблюдается большое штаммовое разнообразие. В XXI веке на Дальнем Востоке из овощных культур изолировано более 10 штаммов ВОМ: на огурце – с симптомами морщинистости и хлоротической крапчатости (приморский штамм) и мозаики (корейский штамм) (рис. 1.B); на томате – нитевидности листьев (рис. 1.C); на перце – мозаики; на баклажане – хлоротичной пятнистости молодых листьев; кабачке – темно-зелёной пупырчатой деформацией листьев; на арбузе – яркой хлоротической крапчатости; на дыне – малозаметной светло-зелёной пятнистости [9].

ВОМ передается более чем 70 видами тлей [10; 11], главным образом – бахчевой тлей (*Aphis gossypii*). Эффективность передачи ВОМ бахчевой тлей достигает 74,5%, персиковой (*Myzus persicae*) – 27,5%, обыкновенной картофельной (*Aulacorthum solani*) – 19,3%, бобовой (*Aphis fabae*) – 5,2% [12]. Для инфицирования особой персиковой тли достаточно 30 сек. Это означает, что ВОМ переносится не персистентно, а на стилете насекомого. Однако максимум передачи инфекции достигается после 5-10-ти минутного питания на растении-инфекторе.

ВОМ – основной возбудитель виروزов перца овощного в Китае и других азиатских странах. Наиболее эффективными переносчиками вируса в этом регионе являются тли персиковая, горчичная (*Lipaphis erysimi*) и черёмухово-злаковая (*Rhopalosiphum padi*).

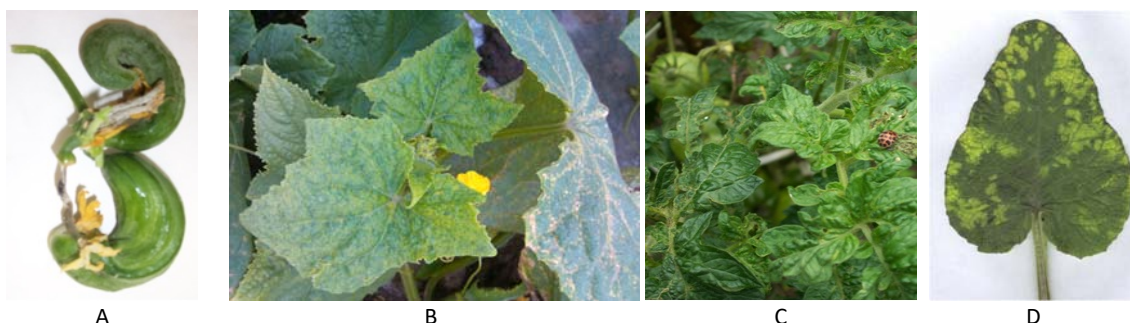


Рисунок 1. Вирус огуречной мозаики:
Figure 1. Cucumber mosaic virus:

- A – плоды инфицированного огурца (*Cucumis sativus*)
fruit of infected cucumber (*Cucumis sativus*);
- B – листья инфицированного огурца (*Cucumis sativus*)
leaves of infected cucumber (*Cucumis sativus*);
- C – листья инфицированного томата (*Solanum lycopersicum*)
leaves of infected tomato (*Solanum lycopersicum*);
- D – лист инфицированного большого лопуха, или репейника (*Arctium lappa*)
leaf of infected greater burdock, or gobo (*Arctium lappa*)

Число больных растений существенно колеблется в зависимости от места выращивания культуры. Так, уровень заражения огурца ВОМ в открытом поле ниже, чем в посевах огурца, расположенных в садах и парниках. На индивидуальных участках число больных растений заметно выше. Это связано с выращиванием на огородах (дачных участках) в тесном соседстве различных видов овощей, декоративных культур, с массовым распространением тлей-переносчиков вируса в присутствии растений-резервуаров инфекции – многолетних дикорастущих и сорных растений: лопуха (*Arctium* spp.) (рис. 1.D), мяты (*Mentha* spp.), вьюнка полевого (*Convolvulus arvensis*), полыни обыкновенной (*Artemisia*

vulgaris).

ВОМ не сохраняется в почве и не передается семенами поражённых растений, поэтому, его циркуляция в био- и агроценозах связано с наличием природных очагов и тлей-переносчиков.

ВИРУС ТОМАТНОЙ МОЗАИКИ (ВТОМ) / TOMATO MOSAIC VIRUS

ВТОМ является вторым по вредоносности, распространенности и широте круга растений-хозяев. Этот чрезвычайно контагиозный вирус имеет широкий круг природных резервуаров. Мутационный процесс в популяции этого вируса происходит весьма интенсивно, следстви-

ем чего является его большое штаммовое разнообразие.

Нами показано, что на российском Дальнем Востоке природными резервуарами ВТОМ являются паслён чёрный (*Solanum nigrum*), хмелевик лазящий (*Hemulopsis scandens*) и повилика (*Cuscuta* spp.), которые часто встречающиеся в посадках томата и перца в открытом грунте. ВТОМ легко выдерживает высокие температуры, длительное время сохраняется в почве и распространяется семенами паслёновых – томата (до 6%) и перца (до 27%). Эти поражённые вирусом растения и являются первичными источниками – далее ВТОМ распространяется механически, в частности – в процессе различных агротехнических мероприятий. Это делает ВТОМ одним из самых вредоносных вирусов для овощных культур сем. *Solanaceae*: для томата, баклажана и перца. Чаще всего от него страдают томаты – потери урожая составляют в среднем 10-15% [6].

В Приморском крае один из первых штаммов ВТОМ, ToMV/Pepper/Primorje/Surazhevka/1993/87, выявлен и изучен на перце с симптомами кольцевой мозаики. Позже на коллекционном участке овощных культур Приморской опытной станции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова определили ТОМВ на баклажане, перце и томате и классифицировали его вначале как вирус табачной мозаики. Секвенированием фрагментов вирионной РНК было установлено, что все изоляты, выявленные на овощных культурах, являются ВТОМ. Симптомы заболевания томата проявлялись в виде морщинистости и деформации листьев, хлоротичной мозаики (рис. 2.А), нередко отмечалась карликовость растения (рис. 2.В); на перце наблюдали тёмно-зелёную мозаику (рис. 2.С), на баклажане – хлоротичную мозаику (рис. 2.Д).

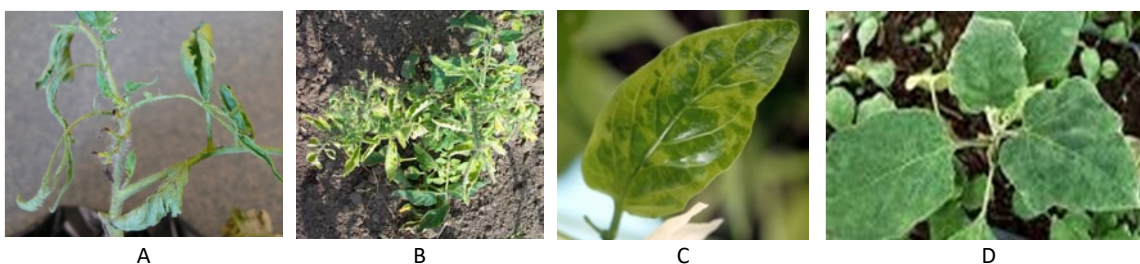


Рисунок 2. Вирус томатной мозаики:

Figure 2. Tomato mosaic virus:

- A – листья инфицированного томата (*Solanum lycopersicum*);
leaves of infected tomato (*Solanum lycopersicum*);
- B – куст инфицированного томата (*Solanum lycopersicum*);
bush of infected tomato (*Solanum lycopersicum*);
- C – лист инфицированного перца (*Capsicum annuum*);
leaf of infected pepper (*Capsicum annuum*);
- D – листья инфицированного баклажана (*Solanum melongena*);
leaves of infected eggplant (*Solanum melongena*)

ВИРУС ТАБАЧНОЙ МОЗАИКИ (ВТМ) / TOBACCO MOSAIC VIRUS

Природным резервуаром ВТМ являются сорные и декоративные растения. Так, в 2013 г. во время эколого-вирусологического мониторинга овощных культур в южной части Приморского края выявлено растение из сем. *Brassicaceae*, хрен деревенский (*Armoracia rusticana*) с симптомами в виде хлоротичной кольцевой мозаики (рис. 3.А), от которого изолирован топотипный штамм TMV/Horseradish/Vladivostok suburb/2013/VDK.

На основании изучения морфологии и размеров вирионов, круга растений-хозяев и симптоматики, а также по результатам изучения физических и антигенных свойств вирус был идентифицирован как ВТМ. Растения хрена, различных видов дурмана (*Datura* spp.) (которые часто выращивают как декоративные растения, но которые склонны к одичанию), инфицированные ВТМ, являются постоянным резервуаром этого вируса, особенно в зоне муссонного климата, где наблюдается очень быстрое распространение инфекций.

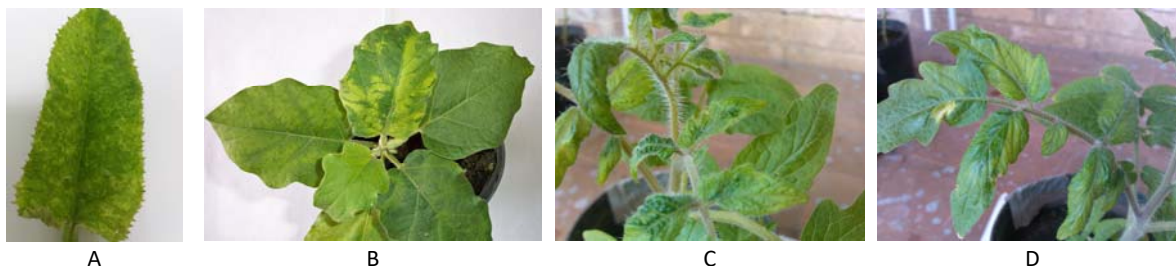


Рисунок 3. Вирус табачной мозаики:

Figure 3. Tobacco mosaic virus:

- A – лист инфицированного хрена деревенского (*Armoracia rusticana*);
leaf of infected horseradish (*Armoracia rusticana*);
- B – листья инфицированного баклажана (*Solanum melongena*);
bush of infected eggplant (*Solanum melongena*);
- C – листья инфицированного томата (*Solanum lycopersicum*);
leaves of infected tomato (*Solanum lycopersicum*);
- D – лист инфицированного томата (*Solanum lycopersicum*);
leaf of infected tomato (*Solanum lycopersicum*)

Имея хорошо известное историческое значение (ВТМ – ровесник вирусологии как науки) [5], этот вирус продолжает играть существенную роль в структуре вирусиндуцированной фитопатологии. На Дальнем Востоке от ВТМ серьёзно страдают посевы баклажанов (рис. 3.В), картофеля и томатов (рис. 3.С-Д), особенно сильно – на частных подворьях [13].

ВИРУС ЗЕЛЁНОЙ КРАПЧАТОЙ МОЗАИКИ ОГУРЦА (ВЗКМО) / CUCUMBER GREEN MOTTLE MOSAIC VIRUS

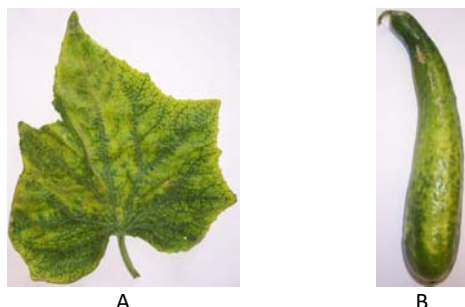


Рисунок 4. Вирус зелёной крапчатой мозаики огурца (ВЗКМО):

Figure 4. Cucumber green mottle mosaic virus (CGMV):

- А– лист инфицированного огурца (*Cucumis sativus*) leaf of infected cucumber (*Cucumis sativus*);
- В– плод инфицированного огурца (*Cucumis sativus*) fruit of infected cucumber (*Cucumis sativus*)

ВЗКМО вызывает системное поражение тыквенных (*Cucurbitaceae*) культур: огурца, дыни и арбуза, но неизвестен на тыкве и кабачке. Этим он отличается от ВТМ и ВТОМ, которые имеют гораздо более широкий круг хозяев. ВЗКМО наносит значительный вред в условиях теплицы и распространён во многих странах Юго-Восточной Азии, включая Дальний Восток Российской Федерации [14].

Вирус чрезвычайно контагиозен и устойчив к действию экстремальных факторов внешней среды: вирион остаётся жизнеспособным при нагревании до 90°C, при высушивании и замораживании.

В Приморском крае ВЗКМО обнаружен на растениях огурца в посадках открытого грунта с симптомами мозаики, сопровождающейся деформацией и пузыревидностью листьев. На листьях огурца вирус вызывал сначала потемнение жилок, а затем хлоротичную пятнистость (рис. 4.А). Плоды огурца отстают в весе, иссушаются и совершенно теряют товарный вид, покрываясь жёлтыми пятнами, которые часто сливаются в сплошную светлую окраску (рис. 4.В). Растения отставали в росте, плоды были мелкими, мозаичными и деформированными. Источник распространения вируса – семена заражённых растений.

ВИРУС АСПЕРМИИ ТОМАТОВ (ВАТ) / TOMATO ASPERMY VIRUS

Впервые в Приморском крае ВАТ был выявлен на хризантемах, но основное хозяйственное значение этот вирус имеет, снижая урожайность и делая непригодными для посева семена овощных и бахчевых культур [15]. Циркуляция вируса осуществляется за счёт его резервации в многолетних декоративных растениях, откуда он распространяется тлями на овощные и бахчевые растения.

ВАТ был выявлен в овощеводческих хозяйствах

в посевах томата и перца овощного. У инфицированных растений образуется мало плодов, причём они не имеют товарного вида и могут быть использованы только на корм скоту. Основным симптомом при аспермии является характерная кустистость, измельчание листьев, распад листовой пластинки и появление по краям её оставшихся фрагментов бардовой или синеватой окраски (рис. 5). Семена недоразвиты и могут отсутствовать вовсе (отсюда и название этого вируса). У инфицированных растений резко возрастает частота мейотических aberrаций [16].



Рисунок 5. Лист томата (*Solanum lycopersicum*), инфицированного вирусом аспермии томата

Figure 5. Leaf of tomato (*Solanum lycopersicum*) infected by tomato aspermy virus

Инфицированные растения нередко являются бессимптомными вирусносителями, поэтому методы лабораторной диагностики имеют решающее значение для индикации ВАТ.

Инфекция от больных растений к здоровым передается тлями и контактным путём в процессе агротехнических процедур. Наиболее эффективными переносчиками ВАТ являются персиковая и обыкновенная картофельная тли, среди которых доля особей, способных к инфицированию, как правило, превышает 25% [12]. Помимо указанных видов тлей, на Дальнем Востоке выявлены 4 новых вида афидид-переносчиков ВАТ: крушинниковая тля (*Aphis frangulae*), люцерновая, или акациевая, тля (*A. craccivora*), бахчевая тля и капуста тля (*Brevicoryne brassicae*).

ВИРУС МОЗАИКИ ЛЮЦЕРНЫ (ВМЛ) / ALFALFA MOSAIC VIRUS

ВМЛ поражает томаты, картофель, перец, баклажаны, фасоль, горох и многие другие возделываемые культуры. В Приморском крае и Амурской области чаще всего этот вирус выявляется на горохе и перце. Наиболее подвержены заражению окраинные частные подворья, граничащие с многолетними пастбищами.

Листья и плоды инфицированных растений покрываются коричневато-жёлтыми пятнами (рис. 6). Растения заметно отстают в росте, листья скручиваются по направлению к земле. Флоэма (особенно – в нижней части растения) содержит коричневые полосы. Такие же полосы имеются и в корнях.



Рисунок 6. Лист люцерны серповидной (*Medicago falcata*), инфицированной вирусом мозаики люцерны

Figure 6. Leaf of yellow alfalfa (*Medicago falcata*) infected by alfalfa mosaic virus

ВИРУС МОЗАИКИ ЦВЕТНОЙ КАПУСТЫ (ВМЦК) / CAULIFLOWER MOSAIC VIRUS

ВМЦК – один из наиболее опасных патогенов для растений сем. крестоцветных, или капустных (*Brassicaceae*). В странах Юго-Восточной Азии этот вирус поражает различные виды капусты, дайкон, редис посевной, турнепс, рапс, горчицу белую, сарептскую и чёрную. На российском Дальнем Востоке ВМЦК многократно выявлялся на белокачанной и цветной капусте, редисе посевном и дайконе [8; 17]. Резерваторами вируса в природе являются сорняки из сем. *Brassicaceae*: кресс-салат, или обыкновенная сурепка (*Barbarea vulgaris*), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), дескурайния Софии (*Descurainia sophia*), ярутка полевая

(*Thlaspi arvense*), горчица полевая (*Sinapis arvensis*), гуляник лекарственный (*Sisymbrium officinale*). Вирус сохраняется в заражённых растениях и в кочерыгах капусты, оставленных необработанными в поле.

Основные симптомы ВМЦК-инфекции: пожелтение всех жилок листьев (рис. 7.А), тёмно-зелёное окаймление главной и средних жилок (рис. 7.В), межжилковый хлороз, уродливость листьев (рис. 7.С) и задержка роста растений (рис. 7.А). Семенную передачу ВМЦК не наблюдали. Однако, вирусная инфекция влияет на всхожесть семян, часто снижая её до 100%, возможно, – за счёт повреждения зародыша. При этом, больные растения производят мелкие невсхожие семена с тонкой морщинистой оболочкой.

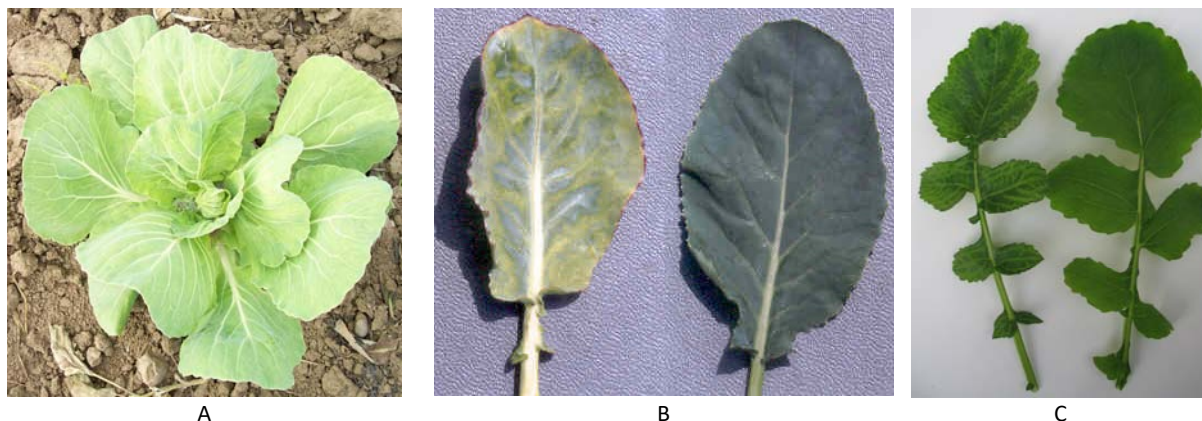


Рисунок 7. Вирус мозаики цветной капусты:

Figure 7. Cauliflower mosaic virus:

- А – инфицированная белокачанная капуста (*Brassica oleracea*) infected cabbage (*Brassica oleracea*);
- В – лист инфицированного (слева) и неинфицированного (справа) дайкона (*Raphanus sativus* subsp. *acanthiformis*) leaves of infected (on the left) and uninfected (on the right) daikon (*Raphanus sativus* subsp. *acanthiformis*);
- С – лист инфицированного (слева) и неинфицированного (справа) редиса посевного (*Raphanus sativus* var. *radicula*) Leaves of infected (on the left) and uninfected (on the right) garden radish (*Raphanus sativus* var. *radicula*)

Возбудитель заболевания эффективно передается тлями. Персиковая и горчичная тли способны перенести ВМЦК даже после однократного пробного прокола листа. Для капустной тли период восприимчивости инфекции составляет около 6 ч, при этом, способность к инфицированию у особей этого вида сохраняется более 24 ч. Неспецифическая для крестоцветных растений гороховая тля тоже способна переносить ВМЦК, но после более продолжительного его восприимчивости (порядка суток).

ВИРУС МОЗАИКИ ТУРНЕПСА (ВМТ) / TURNIP MOSAIC VIRUS

ВМТ, впервые описанный в 1921 г. [18], является наиболее вредоносным вирусом с точки зрения потерь зелёной массы. Этот вирус в условиях российского Дальнего Востока поражает виды сем. капустных (*Brassicaceae*) и бобовых (*Fabaceae*), хотя при экспериментальном заражении он способен успешно репродуцироваться в растениях более, чем 20 семейств [19].

Основным симптомом поражения растений ВМТ является образование чёрных некротических колец и пятен на листьях. В капустных кочанах при длительном хранении вирус вызывал внутренний некроз

(рис. 8). На цветной капусте вирус вызывает черную некротическую кольцевую пятнистость, на турнепсе, хрене и репе – деформацию листьев, мозаику, задержку роста. ВМТ легко распространяется механическим путём и тлями, но не передается семенами зараженных растений.



Рисунок 8. Качан белокачанной капусты (*Brassica oleracea*), инфицированной вирусом мозаики турнепса
Figure 8. Bud of cabbage (*Brassica oleracea*) infected by turnip mosaic virus

В Приморском крае впервые этот вирус выявлен на лобе из коллекции Приморской опытной станции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова [20]. Топотипные штаммы для Приморья: TuMV/loba/Primorje/Vladivostok/1985/TG12. В эксперименте ВМТ поражал растения не только из сем. *Brassicaceae*, но и из сем. *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae* и *Solanaceae* и эффективно передавался персиковой тлей. В производственных посадках установлено значительное поражение этим вирусом пекинской капусты (*Brassica rapa* subsp. *pekinensis*), репы, редиса, горчицы белой и дайкона.

В ряде стран потери, вызванные инфекцией ВМТ на масличных крестоцветных культурах, колеблются в пределах 30-90% [21]. Этот вирус наиболее часто встречается в Китае на крестоцветных: сурепице (*B. campestris*), редисе, пекинской и цветной капусте [22-24]. Всхожесть семян больных растений резко снижается [25].

Этот патоген эффективно передается тлями: персиковой, бахчевой и капустной. Что касается горчичной тли, то хотя она довольно часто и в значительном количестве заселяет крестоцветные овощные культуры, но не способна распространять ВМТ. Передавать ВМТ могут как крылатые, так и бескрылые формы тлей, причём процент передачи бескрылыми особями бахчевой и капустной тлей был выше, чем крылатыми особями тех же видов. Период сохранения ВМТ бескрылыми формами тлей составляет до 10 ч, крылатыми – до 16 ч [26].

ВИРУС МОЗАИКИ РЕДИСА (ВМР) / RADISH MOSAIC VIRUS

Другой патоген, массово поражающий крестоцветные овощные культуры на российском Дальнем Востоке – ВМР. Впервые обнаружен на юге Приморского края на дайконе в 1981 г.; прототипный штамм RMV/loba/Primorje/Vladivostok/1988/KMS-15 [27]. Экспериментально этот вирус заражал все используемые в эксперименте виды овощных культур из сем. *Brassicaceae*.

Симптомы ВМР-инфекции: угнетение роста, мозаичность и деформация листьев, некротическая крапчатость и некроз жилок (рис. 9). На нижней поверхности листовых пластинок часто можно наблюдать образования в виде листовидных выростов (энаций). Виды растений *Brassica* spp. могут реагировать на заражение хлоротичной крапчатостью, со временем переходящей в некротическую.



Рисунок 9. Лист редиса (*Raphanus sativus* var. *radicula*), инфицированного вирусом мозаики редиса
Figure 9. Leaf of radish (*Raphanus sativus* var. *radicula*) infected by radish mosaic virus

Резерваторами вируса являлись культурные и сорные виды растений, а также двулетние культурные растения сем. *Brassicaceae*. ВМР распространяется листогрызущими насекомыми, в первую очередь, – жуками-долгоносиками (*Coleoptera: Curculionidae*) и жуками-листоедами (*Coleoptera: Chrysomelidae*) [5; 27].

ВИРУСЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (ВОМФ) И ЖЁЛТОЙ МОЗАИКИ ФАСОЛИ (ВЖМФ) / BEAN COMMON AND BEAN YELLOW MOSAIC VIRUS

На частных подворьях южной части российского Дальнего Востока овощные бобовые культуры (фасоль, горох, бобы овощные) часто поражаются ВОМФ (рис. 10) и ВЖМФ (рис. 11) [28]. Симптоматика ВОМФ-инфекции: укорочение черешка, хлороз листовой пластинки, возможны пузыревидные вздутия, скручивание краёв листа вниз. ВЖМФ-инфекция проявляется жёлтой мозаичностью, способной сливаться в крупные жёлтые пятна, скручиванием листа, начиная от его дистального конца. Оба вируса могут распространяться семенами и тлями.

В условиях эксперимента эти вирусы поражают растения только из трёх семейств: *Chenopodiaceae*, *Cucurbitaceae* и *Fabaceae*.



Рисунок 10. Листья фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*), инфицированной вирусом обыкновенной мозаики фасоли
Figure 10. Leaves of common bean (*Phaseolus vulgaris*) infected by bean common mosaic virus



Рисунок 11. Лист фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*), инфицированной вирусом жёлтой мозаики фасоли
Figure 11. Leaf of common bean (*Phaseolus vulgaris*) infected by bean yellow mosaic virus

В Приморском крае ВЖМФ обнаружен на тыкве: её листья имели симптомы яркой хлоротичной мозаики и сильной деформации листьев. Изолят ВЖМФ, выделенный из тыквы, легко передавался персиковой тлей. ВЖМФ на растениях семейства *Cucurbitaceae* на Дальнем Востоке России идентифицированы впервые и в климатических условиях Дальневосточного региона возможно быстрое распространение этого вируса на тыквенные и бобовые растения.

ВИРУС МОЗАИКИ АРБУЗА (ВМА) / WATERMELON MOSAIC VIRUS

ВМА встречается во всех районах выращивания тыквенных культур. На юге Дальнего Востока России на овощных культурах семейства *Cucurbitaceae* ВМА впервые выявлен на растениях кабачка в коллекции Приморской опытной станции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова и на тыкве в частных посадках. Топотипные штаммы: WMV/squash/Primorje/1999/SV-12, WMV/squash/Primorje/2002/SV-39VK. Симптомы заболевания у растений проявлялись в виде хлороза тканей листьев, их деформации, пузырчатости (рис. 12) и карликовости растения. Плоды инфицированных растений становятся мелкими, деформированными, с недоразвитыми семенами (в отдельных случаях их может не быть вовсе).



Рисунок 12. Лист кабачка (*Cucurbita pepo* subsp. *pepo*), инфицированного вирусом мозаики арбуза

Figure 12. Leaf of squash (*Cucurbita pepo* subsp. *pepo*) infected by watermelon mosaic virus

Экспериментально ВМА заражал только растения семейства *Cucurbitaceae*. Особенно восприимчивыми к заражению ВМА кабачок и тыква, для которых не выявлено устойчивых сортов. Из испытанных сортов огурца выявлен лишь один устойчивый («Огонёк»). Позже во время обследования овощных культур ВМА был выявлен в хозяйствах и других районах Приморского края [29]. При обширных эпифитотиях, вызванных ВМА, снижение урожая тыквенных культур достигает 10-75% в зависимости от срока инфицирования растений. При раннем заражении, образование плодов вообще не происходит, и потеря урожая составляет 100% [30].

Резерватами ВМА являются дикорастущие и сорные растения. Переносчиками ВМА служат тли, главным образом, – персиковая тля. Имеются данные [31] о причастности к переносу ВМА и других видов афидид: гороховой, люцерновой и бобовой тлей. Первые симптомы заболевания на растениях появляются вскоре после миграции тлей с резерватных на молодые культурные растения [32].

ВИРУС ГРАВИРОВКИ ТАБАКА (ВГТ) / TOBACCO ETCH VIRUS

Наибольший вред ВГТ причиняет перцам и томатам, вызывая у растений сильную деформацию, крапчатость, некротический узор листьев, уменьшение размеров плодов (рис. 13), а также карликовость растений, чем вызывает значительное уменьшение урожайности этих культур.

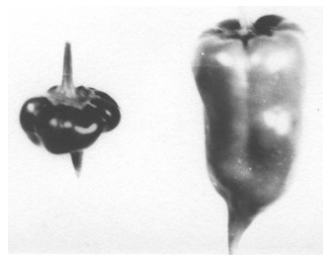


Рисунок 13. Плод перца (*Capsicum annuum*), инфицированного (слева) и неинфицированного (справа) вирусом гравировки табака

Figure 13. Fruit of pepper (*Capsicum annuum*) infected (on the left) and uninfected (on the right) by tobacco etch virus

Изолят вируса выявлен в посадках Приморской опытной станции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова на перце с симптомами кольцевой пятнистости на листьях с дальнейшим развитием некротизации и отмирания [33]. Топотипный штамм: TEV/pepper/Primorje/Vladivostok/2000/TGK-2. В процессе изучения экспериментального круга растений-хозяев вируса проверяли и на устойчивость к ВГТ районированные сорта перца, огурца и томата: устойчивыми к заражению оказались все сорта огурца и один сорт томата («Хабаровский»).

Насекомыми-переносчиками вируса являются более 10 видов тлей, среди которых наиболее эффективным переносчиком является персиковая тля.

ВИРУС КОЛЬЦЕВОЙ ПЯТНИСТОСТИ ТАБАКА (ВКПТ) / TOBACCO RINGSPOT VIRUS

ВКПТ имеет очень большой круг растений-хозяев среди культивируемых и дикорастущих видов. В Приморском крае этот вирус часто обнаруживается на перце, лопухе (*Arctium* spp.), пажитнике сеном, или фенугреке (*Trigonella foenum-graecum*), фриме азиатской (*Phryma asiatica*), герани Власова (*Geranium wlassowianum*), коммелине обыкновенной (*Commelina communis*), ясене носолистом (*Fraxinus rhynchophylla*) и бархате амурском (*Phellodendron amurense*) с симптомами кольцевой пятнистости (рис. 14.А) листьев и угнетения роста (рис. 14.В).



Рисунок 14. Вирус кольцевой пятнистости табака:

Figure 14. Tobacco ringspot virus:

А – лист инфицированного бархата амурского (*Phellodendron amurense*) / leaf of infected Amur cork tree (*Phellodendron amurense*);

В – инфицированный пажитник (*Trigonella foenum-graecum*) / infected fenugreek (*Trigonella foenum-graecum*)

ВКПТ передается нематодами рода *Xiphinema*, которые выявлены во всех регионах Дальнего Востока. Репродукция этого вируса в тканях нематод не описана, однако он до месяца сохраняется в полости стилета и в

пищеварительном тракте нематод. Свободноживущие почвенные нематоды способны эффективно сохранять ВКПТ в зимний период и препятствуют элиминации вируса даже в случае полного уничтожения заражённых посевов [5]. Кроме того, показано, что ВКПТ может передаваться и персиковой тлей [34].

ВИРУС ЖЁЛТОЙ КАРЛИКОВОСТИ ЛУКА (ВЖКЛ) / ALLIUM YELLOW DWARF VIRUS

ВЖКЛ поражает практически все луковичные культуры на Дальнем Востоке. Симптомы болезни, этиологически связанной с ВЖКЛ, проявляются в форме штриховатой хлоротичной мозаики, надламывания пера и его увядания, усыхания верхушек перьев вплоть до гибели растений или их надземной части. Особенно существенный урон этот вирус наносит семеноводству лука (рис. 15). ВЖКЛ легко распространяется многими видами тлей при пробном питании и тюльпановым клещом (*Aceria tulipae*) – обычным вредителем луковичных культур. Кроме того, ВЖКЛ, как и многие другие потивирусы, может передаваться семенами. Этот вирус выявлен в образцах лука и чеснока в Приморском (топотипный штамм: AYDV/onion/Primorje/Vladivostok/1993/T8) и Хабаровском краях (AYDV/onion/Primorje/Vladivostok/1998/TW-9), Иркутской и Новосибирской областях [35].



Рисунок 15. Репчатый лук (*Allium cepa*), инфицированный вирусом жёлтой карликовости лука

Figure 15. Onion (*Allium cepa*) infected by allium yellow dwarf virus

ВИРУС МОЗАИКИ ЧЕСНОКА (ВМЧ) / GARLIC MOSAIC VIRUS

ВМЧ встречается в посевах чеснока (рис. 16) и лука по всей территории юга российского Дальнего Востока. Характерные симптомы ВМЧ-инфекции: ломкий, изогнутый цветонос, штриховатая хлоротичная мозаика и жёлтая морщинистость. Симптомы ВМЧ часто маскируются.



Рисунок 16. Чеснок (*Allium sativum*), инфицированный вирусом мозаики чеснока.

Figure 16. Garlic (*Allium sativum*) infected by garlic mosaic virus.

ВМЧ может резервироваться на декоративных и дикорастущих луковичных растениях. Чеснок и вегетативно размножаемые виды лука практически невозможно избавить от приобретённой ВМЧ-инфекции. Это возможно только при размножении семенами. Вирус легко передается механически, а также с помощью тлей и тюльпановым клещом. Наиболее эффективным переносчиком ВМЧ является луковая тля (*Neotoxoptera formosana*). Первоначально этот вид тлей был обнаружен на Тайване в 1921 г., но быстро распространился по всему миру. На луке паразитирует ещё один вид тлей, тоже переносящий ВМЧ, – шалотовая тля (*Myzus ascalonicus*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одним из важнейших элементов мероприятий, направленных на повышение урожайности и продовольственной безопасности Российской Федерации на Дальнем Востоке, является разработка комплекса диагностических тест-систем для индикации возбудителей фитовирусных заболеваний, в том числе – вирусной этиологии. Наиболее чувствительным и специфическими тест-системами такого типа создаются в настоящее время на основе полимеразной цепной реакции. Однако используемые в этом методе праймеры и внутренние зонды должны соответствовать генетическим фрагментам штаммов, циркулирующих в том или ином регионе. В данной работе представлен каталог фитовирусов, поражающих овощные и бахчевые сельскохозяйственные культуры, с указанием их экологических особенностей и распространённости на Дальнем Востоке. Краткий обзор этих вирусов, штаммы которых хранятся в Российской коллекции вирусов Восточной Азии на базе ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, является необходимым этапом работы по определению молекулярно-генетического разнообразия фитовирусов российского Дальнего Востока.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена в рамках исследований по гранту РФФИ 18-016-00194_а «Молекулярно-генетическая идентификация штаммов фитовирусов, хранящихся в Российской коллекции вирусов Восточной Азии на базе ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН».

ACKNOWLEDGMENT

The investigation was performed with the support Russian Foundation for Basic Research, Project 8-016-00194_а “Molecular-genetic identification of phytovirus strains stored in the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia on the basis of the Federal Scientific Center of Biodiversity, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences”.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Gray S., Cilia M., Ghanim M. Circulative, “Nonpropagative” virus transmission: an orchestra of virus-, insect-, and plant-derived instruments // *Advances in Virus Research*. 2014. V. 89. P. 141-199. DOI: 10.1016/b978-0-12-800172-1.00004-5
2. Pitrat M. Vegetable crops in the Mediterranean basin with an overview of virus resistance // *Advances in Virus Research*. 2012. V. 84. P. 1-29. DOI: 10.1016/b978-0-12-394314-9.00001-4
3. Revers F., Garcia J.A. Molecular biology of potyviruses // *Advances in Virus Research*. 2015. V. 92. P. 101-199.

- DOI: 10.1016/bs.aivir.2014.11.006
4. Schreinemachers P., Balasubramaniam S., Boopathi N.M., Cuong Viet Ha, Kenyon L., Praneetvatakul S., Aer Sirijinda, Nghia Tuan Le, Srinivasan R., Mei-Huey Wu. Farmers' perceptions and management of plant viruses in vegetables and legumes in tropical and subtropical Asia // *Crop Protection*. 2015. V. 75. P. 115-123. DOI: 10.1016/j.cropro.2015.05.012
 5. Руководство по вирусологии / Ред.: академик РАН Д.К. Львов. М.: МИА, 2013. 1200 с.
 6. Власов Ю.И., Рядько Т.А., Лытаева Г.К. Вирусные болезни овощных культур. Ленинград: Колос, 1973. 73 с.
 7. Шафрановская И.В., Козловская З.Н., Толкач В.Ф., Гнutowa P.В. Биологические и антигенные свойства дальневосточного изолята вируса огуречной мозаики, выделенного на перце // В кн.: Фитовирусы Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1993. С. 114-121.
 8. Толкач В.Ф., Гнutowa P.В. Вирус огуречной мозаики, выявленный на овощных культурах (Хабаровские изоляты) // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2008. N 10. С. 29-37.
 9. Козловская З.Н., Романова С.А., Леднева В.А., Волков Ю.Г. Биологические и физико-химические свойства изолятов вируса огуречной мозаики в странах Дальневосточного региона // *Сельскохозяйственная биология*. 2003. Т. 38. N 1. С. 114-117.
 10. Hord M.J., Garcia A., Villalobos H., Rivera C., Macaya G., Roossinck M.J. Field survey of cucumber mosaic virus subgroups i and ii in crop plants in Costa Rica // *Plant Disease*. 2001. V. 85. N 9. P. 952-954. DOI: 10.1094/pdis.2001.85.9.952
 11. Shi X., Gao Y., Yan S., Tang X., Zhou X., Zhang D., Liu Y. Aphid performance changes with plant defense mediated by *Cucumber mosaic virus* titer // *Virology Journal*. 2016. V. 13. P. 70. DOI: 10.1186/s12985-016-0524-4
 12. Haack I., Karl E. Übertragung von Isolatzen des Tomatenaspermie (tomato aspermy virus) und des Gurkenmosaik-Virus (cucumber mosaic virus) durch Aphidenarten // *Archiv für Phytopathologie und Pflanzenschutz*. 1986. Bd. 22. N 6. S. 451-458.
 13. Гнutowa P.В., Толкач В.Ф. Вирусные инфекции овощных культур на юге Дальнего Востока // *Защита и карантин растений*. 2009. N 10. С. 49-52.
 14. Liu H., Liang C., Liu P., Luo L., Li J. Quantitative proteomics identifies 38 proteins that are differentially expressed in cucumber in response to cucumber green mottle mosaic virus infection // *Virology Journal*. 2015. V. 12. P. 216. DOI: 10.1186/s12985-015-0442-x
 15. Чуюн А.Х., Крылов А.В. Свойства вируса аспермии томатов из хризантемы и круг его хозяев в Приморском крае // *Бюллетень Главного Ботанического сада*. 1979. Т. 114. С. 84-92.
 16. Andronic L. Influence of viral infection on meiotic progression in tomatoes cultivars. Selection and seed production of vegetable crops. 2015. N 46. P. 62-69.
 17. Богунов Ю.В., Гнutowa P.В. Результаты и перспективы изучения вируса мозаики цветной капусты // *Вестник ДВО РАН*. 2002. N 2. С. 118-126.
 18. Gardner M.W., Kendrick J.B. Turnip mosaic // *Journal of Agricultural Research*. 1921. V. 22. P. 123-124.
 19. Brunt A.A., Crabtree K., Dallwitz M.J., Gibbs A.J. Viruses of plants // *Descriptions and lists from the VIDE database*. 1997. URL: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB9620616> (дата обращения: 21.03.2019).
 20. Толкач В.Ф., Чуюн А.Х., Крылов А.В. Биологическая характеристика вируса мозаики турнепса, обнаруженного на лобе «Октябрьская» на юге Приморского края // В кн.: Проблемы фитовирусологии на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 30-35.
 21. Al-Ali E.M., Al-Hashash H., Al-Aqeel H., Hejji A.B. Multiple important plant viruses are present on vegetable crops in Kuwait // *Journal of Clinical Trials*. 2013. V. 3. P. 136. DOI: 10.4172/2167-0870.1000136
 22. Feng L., Xu L., Liu J. About strains of turnip mosaic virus from Cruciferous host // *Acta Phytopathologica Sinica*. 1990. V. 20. N 3. P. 185-188.
 23. Liu X., Lu W., Liu Y. A study of TuMV strains differentiation of cruciferous vegetables from ten provinces in China // *Chinese Science Bulletin*. 1990. V. 35. N 20. P. 1734-1739.
 24. Li X., Zhu T., Yin X., Zhang C., Chen J., Tian Y., Liu J. The genetic structure of *Turnip mosaic virus* population reveals the rapid expansion of a new emergent lineage in China // *Virology Journal*. 2017. V. 14. N 1. P. 165. DOI: 10.1186/s12985-017-0832-3
 25. Зубарева И.А., Игнатов А.Н., Грибова Т.Н., Монахос С.Г. Вирус мозаики турнепса передается семенами // *Защита и карантин растений*. 2013. N 1. С. 37-39.
 26. Fujisawa I. Turnip mosaic virus strains in cruciferous crops in Japan // *Japan Agricultural Research Quarterly*. 1990. V. 23. N 4. P. 289-293.
 27. Крылов А.В., Малевич В.М., Сапоцкий М.В. Вирус мозаики редиса – новый для СССР комовирус // *Научные доклады Высшей школы. Биологические науки*. 1981. N 3. С. 24-30.
 28. Поливанова Т.А. Возбудители вирусных болезней сои // В кн.: Возбудители болезней сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Москва: Наука, 1980. С. 51-70.
 29. Толкач В.Ф., Чернявская Н.М., Гнutowa P.В. Вирус мозаики арбуза – новый патоген для Дальневосточного региона России // *Вестник защиты растений*. 2001. N 3. С. 40-45.
 30. Demski J.W., Chalkley J.H. Effect of watermelon mosaic virus on yield and marketability of summer squash // *Plant Disease Reports*. 1972. V. 56. N 2. P. 147-150.
 31. Билай В.И., Гвоздяк Р.И., Скрипаль И.Г., Краев В.Г., Элланская И.А., Зирка Т.И., Мурас В.А. Микроорганизмы – возбудители болезней растений. Киев: Наукова думка, 1988. 552 с.
 32. Adlerz W.C. Spring aphid flights and incidence of watermelon mosaic virus 1 and 2 in Florida // *Phytopathology*. 1974. V. 64. N 3. P. 350-353.
 33. Толкач В.Ф., Гнutowa P.В., Корж В.Г. Вирус гравировки табака – дальневосточный изолят, поражающий культурные виды растений семейства пасленовые // *Бюллетень Главного Ботанического сада*. 2002. Т. 184. С. 140-145.
 34. 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. N 2. С. 105-109.
 35. Какарека Н.Н., Плешакова Т.И. Вирусы, поражающие лук и чеснок: диагностика и меры профилактики // *Картофель и овощи*. 2013. N 6. С. 13-14.

REFERENCES

1. Gray S., Cilia M., Ghanim M. Circulative, "Nonpropagative" virus transmission: an orchestra of virus-, insect-, and plant-derived instruments. *Advances in Virus Research*, 2014, vol. 89, pp. 141-199. DOI: 10.1016/b978-0-12-800172-1.00004-5
2. Pitrat M. Vegetable crops in the Mediterranean basin with an overview of virus resistance. *Advances in Virus Research*, 2012, vol. 84, pp. 1-29. DOI: 10.1016/b978-0-12-394314-9.00001-4
3. Revers F., Garcia J.A. Molecular biology of potyviruses. *Advances in Virus Research*, 2015, vol. 92, pp. 101-199. DOI: 10.1016/bs.aivir.2014.11.006
4. Schreinemachers P., Balasubramaniam S., Boopathi N.M., Cuong Viet Ha, Kenyon L., Praneetvatakul S., Aer Sirijinda, Nghia Tuan Le, Srinivasan R., Mei-Huey Wu. Farmers' perceptions and management of plant viruses in vegetables and legumes in tropical and subtropical Asia. *Crop Protection*, 2015, vol. 75, pp. 115-123. DOI: 10.1016/j.cropro.2015.05.012
5. Lvov D.K., ed. *Rukovodstvo po Virusologii* [Handbook of Virology]. Moscow, Med. Inf. Agency Publ., 2013, 1200 p. (In Russian)
6. Vlasov Yu.I., Ryad'ko T.A., Lytaeva G.K. *Virusnyye bolezni ovoshchnykh kultur* [Viral Diseases of Vegetable Crops]. Leningrad, Kolos Publ., 1973, 73 p. (In Russian)
7. Shafranovskaya I.V., Kozlovskaya Z.N., Tolkach V.F., Gnutova R.V. Biological and antigenic properties of Far Eastern isolate of cucumber mosaic virus isolated from pepper. In: *Fitovirusy Dalnego Vostoka* [Phytoviruses of the Far East]. Vladivostok, Far Eastern Scientific Center of USSR Academy of Sciences Publ., 1993, pp. 114-121. (In Russian)
8. Tolkach V.F., Gnutova R.V. Virus of cucumber mosaic revealed in vegetable crops (the Khabarovsk isolates). *Sibirskiy vestnik selskokhozyaystvennoy nauki* [Siberian Bulletin of Agricultural Science]. 2008, no. 10, pp. 29-37. (In Russian)
9. Kozlovskaya Z.N., Romanova S.A., Ledneva V.A., Volkov Ju.G. Biological and physico-chemical properties of cucumber mosaic virus isolates from the Far Eastern region. *Selkhozaystvennaya biologiya* [Agrarian Biology]. 2003, vol. 38, no. 1, pp. 114-117. (In Russian)
10. Hord M.J., Garcia A., Villalobos H., Rivera C., Macaya G., Roossinck M.J. Field survey of cucumber mosaic virus subgroups I and II in crop plants in Costa Rica. *Plant Disease*, 2001, vol. 85, no. 9, pp. 952-954. DOI: 10.1094/pdis.2001.85.9.952
11. Shi X., Gao Y., Yan S., Tang X., Zhou X., Zhang D., Liu Y. Aphid performance changes with plant defense mediated by *Cucumber mosaic virus* titer. *Virology Journal*, 2016, vol. 13, 70 p. DOI: 10.1186/s12985-016-0524-4
12. Haack I., Karl E. Transmission of isolates of tomato aspermy (tomato aspermy virus) and cucumber mosaic virus (cucumber mosaic virus) by aphid species. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. 1986, vol. 22, no. 6, pp. 451-458. (In German)
13. Gnutova R.V., Tolkach V.F. Virus diseases of vegetable crops in the south of the Far East. *Zashchita i karantin rasteniy* [Plant protection and quarantine]. 2009, no. 10, pp. 49-52. (In Russian)
14. Liu H., Liang C., Liu P., Luo L., Li J. Quantitative proteomics identifies 38 proteins that are differentially expressed in cucumber in response to cucumber green mottle mosaic virus infection. *Virology Journal*, 2015, vol. 12, 216 p. DOI: 10.1186/s12985-015-0442-x
15. Chuyan A.H., Krylov A.V. Properties of aspermy tomato virus from chrysanthemum and its hosts in Primorsky Krai. *Bulleten Glavnogo Botanicheskogo sada* [Bulletin of the Main Botanical Garden]. 1979, vol. 114, pp. 84-92. (In Russian)
16. Andronic L. Influence of viral infection on meiotic progression in tomato cultivars. Selection and seed production of vegetable crops. 2015. N 46. P. 62-69.
17. Bogunov Yu.V., Gnutiva R.V. Results and prospects of studying the cauliflower mosaic virus. *Vestnik DVO RAN* [Bulletin of Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences]. 2002, no. 2, pp. 118-126. (In Russian)
18. Gardner M.W., Kendrick J.B. Turnip mosaic. *Journal of Agricultural Research*. 1921, vol. 22, pp. 123-124.
19. Brunt A.A., Crabtree K., Dallwitz M.J., Gibbs A.J. Viruses of plants. Descriptions and lists from the VIDE database. 1997. URL: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB9620616> (accessed 21.03.2019).
20. Tolkach V.F., Chuyan A.Kh., Krylov A.V. Biological characteristics of the turnip mosaic virus found in *Raphanus sativus* convar. *Iobo* "Oktyabrskaya" in the south of Primorsky Krai. In: *Problemy fitovirusologii na Dalnem Vostoke* [Problems of Phytovirology in the Far East]. Vladivostok, Far Eastern Branch of USSR Academy of Sciences Publ., 1991, pp. 30-35. (In Russian)
21. Al-Ali E.M., Al-Hashash H., Al-Aqeel H., Hejji A.B. Multiple important plant viruses are present on vegetable crops in Kuwait. *Journal of Clinical Trials*, 2013, vol. 3, 136 p. DOI: 10.4172/2167-0870.1000136
22. Feng L., Xu L., Liu J. About strains of turnip mosaic virus from Cruciferous host. *Acta Phytopathologica Sinica*. 1990, vol. 20, no. 3, pp. 185-188.
23. Liu X., Lu W., Liu Y. A study of TuMV strains differentiation of cruciferous vegetables from ten provinces in China. *Chinese Science Bulletin*. 1990, vol. 35, no. 20, pp. 1734-1739.
24. Li X., Zhu T., Yin X., Zhang C., Chen J., Tian Y., Liu J. The genetic structure of *Turnip mosaic virus* population reveals the rapid expansion of a new emergent lineage in China. *Virology Journal*, 2017, vol. 14, no. 1, pp. 165. DOI: 10.1186/s12985-017-0832-3
25. Zubareva I.A., Ignatov A.N., Gribova T.N., Monakhos S.G. Turnip mosaic virus is transmitted by seed. *Zashchita i karantin rasteniy* [Plant Protection and Quarantine]. 2013, no. 1, pp. 37-39. (In Russian)
26. Fujusawa I. Turnip mosaic virus strains in cruciferous crops in Japan. *Japan Agricultural Research Quarterly*. 1990, vol. 23, no. 4, pp. 289-293.
27. Krylov A.V., Malevich V.M., Sapotsky M.V. Radish mosaic virus – a new comovirus for the USSR. *Nauchnyye doklady Vysshey shkoly. Biologicheskoye nauki* [Scientific Reports of Higher School of Biological Sciences]. 1981, no. 3, pp. 24-30. (In Russian)
28. Polivanova T.A. Etiological agents of soy viral diseases. In: *Vozbuditeli bolezney selskokhozyaystvennykh rasteniy Dalnego Vostoka* [Pathogens of Agricultural Plants in the Far East]. Moscow, Nauka Publ., 1980, pp. 51-70. (In Russian)
29. Tolkach V.F., Tsherniavskaya N.M., Gnutova R.V. Watermelon mosaic virus, a new pathogen infecting pumpkin in the Russian Far East region. *Vestnik zashchity rasteniy*

[Plant Protection News]. 2001, no. 3, pp. 40-45. (In Russian)

30. Demski J.W., Chalkley J.H. Effect of watermelon mosaic virus on yield and marketability of summer squash. *Plant Disease Reports*. 1972, vol. 56, no. 2, pp. 147-150.

31. Bilai V.I., Gvozdyak R.I., Skripal I.G., Kraev V.G., Ellanskaya I.A., Zirka T.I., Muras V.A. *Mikroorganizmy – vozбудители bolezney rasteniy* [Microorganisms – Etiological Agents of Plant Diseases]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1988, 552 p. (In Russian)

32. Adlerz W.C. Spring aphid flights and incidence of watermelon mosaic virus 1 and 2 in Florida. *Phytopathology*. 1974, vol. 64, no. 3, pp. 350-353.

33. Tolkach V.F., Gnutova R.D., Korzh V.G. Tobacco etch virus – the Far Eastern isolate, which affects the cultural plants of the family Solanaceae. *Byulleten Glavnogo Botanicheskogo sada* [Bulletin of the Central Botanical Garden]. 2002, vol. 184, pp. 140-145. (In Russian)

34. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., D'yakonov K.P. On the transmission of tobacco ringspot virus by aphids (*Homoptera: Aphidinea*). *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii* [News of the Timiryazev Agricultural Academy]. 2010, no. 2, pp. 105-109. (In Russian)

35. Kakareka N.N., Pleshakova T.I. Viruses affecting onions and garlic: diagnosis and prevention. *Kartofel i ovoshchi* [Potato and Vegetables]. 2013, no. 6, pp. 13-14. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Валентина Ф. Толкач – изоляция вирусных штаммов, написание статьи. Надежда Н. Какарека – получение антисывороток, серологическая идентификация вирусных штаммов, написание статьи. Юрий Г. Волков – сбор полевого материала, анализ данных научной литературы, написание статьи. Зинаида Н. Козловская – выделение и очистка вирусных изолятов, написание статьи. Михаил В. Сапоцкий – изучение физико-химических свойств вирусных штаммов, написание статьи. Татьяна И. Плешакова – проведение электронно-микроскопических исследований, написание статьи. Константин П. Дьяконов – энтомологические исследования переносчиков фитовирусов. Михаил Ю. Щелканов – общее научное руководство, написание статьи. Все авторы несут ответственность за плагиат и самоплагиат.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Valentina F. Tolkach: isolation of virus strains, creation of the article. Nadezhda N. Kakareka: obtaining of antisera, serological identification of virus strains and creation of the article. Yuriy G. Volkov: collection of field materials, analysis of scientific literature data and creation of the article. Zinaida N. Kozlovskaya: isolation and purification of viruses and creation of the article. Mikhail V. Sapotskiy: conducting of electron-microscopy investigations and creation of the article. Tatyana I. Pleshakova: investigation of physico-chemical characteristics of virus strains and creation of the article. Konstantin P. D'yakonov: entomological investigations of phytovirus vectors. Mikhail Yu. Shchelkanov: general scientific management and creation of the article. All authors are equally responsible for plagiarism and self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors state that there is no conflict of interest.

ORCID

Валентина Ф. Толкач / Valentina F. Tolkach <https://orcid.org/0000-0002-1893-9580>

Надежда Н. Какарека / Nadezhda N. Kakareka <https://orcid.org/0000-0002-2567-0452>

Юрий Г. Волков / Yuriy G. Volkov <https://orcid.org/0000-0002-4631-1678>

Зинаида Н. Козловская / Zinaida N. Kozlovskaya <https://orcid.org/0000-0002-9943-0960>

Михаил В. Сапоцкий / Mikhail V. Sapotskiy <https://orcid.org/0000-0002-8707-7152>

Татьяна И. Плешакова / Tatyana I. Pleshakova <https://orcid.org/0000-0003-1329-7248>

Константин П. Дьяконов / Konstantin P. D'yakonov <https://orcid.org/0000-0001-7599-8096>

Михаил Ю. Щелканов / Mikhail Yu. Shchelkanov <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>