

Обзорная статья / Review article
УДК 578.858.8
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-3-2



Разнообразие штаммов фитовирусов на юге российского Дальнего Востока

Надежда Н. Какарека¹, Юрий Г. Волков¹, Валентина Ф. Толкач¹, Михаил Ю. Щелканов^{1,2,3}

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

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

³Научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора, Владивосток, Россия

Контактное лицо

Надежда Н. Какарека, к.б.н., ведущий научный сотрудник лаборатории вирусологии ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, 690022, г. Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159/1.
Тел. +79084539021
Email kakareka@biosoil.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-2567-0452>

Формат цитирования

Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Толкач В.Ф., Щелканов М.Ю. Разнообразие штаммов фитовирусов на юге российского Дальнего Востока // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 3. С. 18-34. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-3-2

Получена 23 апреля 2024 г.
Прошла рецензирование 16 июня 2024 г.
Принята 25 июня 2024 г.

Резюме

Цель: систематизировать данные по штаммовому разнообразию фитовирусов, изолированных на юге российского Дальнего Востока, на основе анализа фондов Российской коллекции вирусов Восточной Азии, функционирующей на базе лаборатории вирусологии ФНЦ биоразнообразия наземной биоты ДВО РАН.

В работе рассмотрены штаммы, принадлежащие представителям родов *Carlavirus* (Tymovirales: Betaflexiviridae) (вирусы картофеля М, картофеля S, некротической мозаики горошка ложносочевичного, бессимптомный вирус лилии); *Cucumovirus* (Martellivirales: Bromoviridae) (вирусы аспермии томатов, огуречной мозаики); *Nepovirus* (Picornavirales: Secoviridae) (вирусы кольцевой пятнистости малины, кольцевой пятнистости табака, кольцевой пятнистости томата, мозаики коммелины, мозаики фримы азиатской, некротической пятнистости овощного перца, некротической пятнистости пажитника); *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae) (вирусы картофеля F, или аукуба-мозаики картофеля, картофеля X, мозаики клевера белого, мозаики подорожника азиатского, кольцевой пятнистости гортензии, лилии X); *Potyvirus* (Patatavirales: Potyviridae) (вирусы желтой карликовости лука, желтой мозаики клевера гибридного, желтой мозаики фасоли, картофеля A, картофеля Y, крапчатости клевера ползучего, мозаики гиппеаструма, мозаики горного клевера, мозаики сои, мозаики традесканции белоцветковой, мозаики турнепса, обыкновенной мозаики фасоли, слабой мозаики сои, хлоротической деформации сои); *Tobamovirus* (Martellivirales: Virgaviridae) (вирусы зеленой крапчатой мозаики огурца, табачной мозаики, томатной мозаики).

Выявленный уровень штаммового разнообразия фитовирусов на юге российского Дальнего Востока как отражение высокого биоразнообразия в данном регионе требует проведения регулярного эколого-фитовирусологического мониторинга, как в естественных, так и агробиоценозах.

Ключевые слова

Фитовирус, штаммовое разнообразие, *Carlavirus*, *Cucumovirus*, *Nepovirus*, *Potexvirus*, *Potyvirus*, *Tobamovirus*.

Diversity of phytovirus strains in the South of the Russian Far East

Nadezhda N. Kakareka¹, Yuri G. Volkov¹, Valentina F. Tolkach¹ and Mikhail Yu. Shchelkanov^{1,2,3}

¹Federal Scientific Center for East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

²Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

³G.P. Somov Institute of Epidemiology and Microbiology, Russian Federal Service for the Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Wellbeing, Vladivostok, Russia

Principal contact

Nadezhda N. Kakareka, PhD in Biology,
Leading Researcher, Laboratory of Virology,
Federal Research Centre for Terrestrial Biota
Biodiversity of East Asia, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, 159/1 100th
Anniversary of Vladivostok Ave., Vladivostok,
Russia 6900022
Tel. +79084539021
Email kakareka@biosoil.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-2567-0452>

How to cite this article

Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Tolkach V.F.,
Shchelkanov M.Yu. Diversity of phytovirus strains in
the South of the Russian Far East. *South of Russia:
ecology, development*. 2024; 19(3):18-34. (In Russ.)
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-3-2

Received 23 April 2024

Revised 16 June 2024

Accepted 25 June 2024

Abstract

Aim: to systematise data on the strain diversity of phytoviruses isolated in the South of the Russian Far East based on the analysis of the funds of the Russian Collection of East Asian Viruses of the Laboratory of Virology of the Federal Research Centre for Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences.

The paper considers strains belonging to representatives of the genera *Carlavirus* (Tymovirales: Betaflexiviridae) (potato virus M, potato virus S, *Vicia pseudorobus* necrotic mosaic virus, lily symptomless virus); *Cucumovirus* (Martellivirales: Bromoviridae) (tomato aspermy virus, cucumber mosaic virus); *Nepovirus* (Picornavirales: Secoviridae) (raspberry ringspot virus, tobacco ringspot virus, tomato ringspot virus, dayflower mosaic virus, *Phryma asiatica* mosaic virus, *Capsicum annuum* necrotic spot virus, foenugreek necrotic spot virus); *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae) (potato aucuba mosaic virus, potato virus X, white clover mosaic virus, *Plantago asiatica* mosaic virus, hydrangea ringspot virus, lily virus X); *Potyvirus* (Patatavirales: Potyviridae) (Onion yellow dwarf virus, *Trifolium hybridum* yellow mosaic virus, bean yellow mosaic virus, potato virus A, potato virus Y, *Trifolium repens* mottle virus, *Hippeastrum* mosaic virus, mountain clover mosaic virus, soybean mosaic virus, *Tradescantia albiflora* mosaic virus, turnip mosaic virus, bean common mosaic virus, soybean weak mosaic virus, soybean chlorotic deformation virus); *Tobamovirus* (Martellivirales: Virgaviridae) (cucumber green mottle mosaic virus, tobacco mosaic virus, tomato mosaic virus).

The level revealed of strain variety of phytoviruses in the South of the Russian Far East as a reflection of the high biodiversity in this region requires regular ecological and phytovirusological monitoring in both natural and agrobiocenoses.

Key Words

Phytovirus, strain diversity, *Carlavirus*, *Cucumovirus*, *Nepovirus*, *Potexvirus*, *Potyvirus*, *Tobamovirus*.

ВВЕДЕНИЕ

Отсутствие оледенения на территории юга российского Дальнего Востока в последнюю (валдайскую, или вюрмскую) ледниковую эпоху (115–11 тыс. лет назад) во многом предопределило здесь высокий уровень биологического разнообразия и эндемизма флоры [1] и фауны [2]. Регион характеризуется высоким уровнем активности природных очагов инфекционных заболеваний [3], включая патологии растений вирусной этиологии, связанные с фитовирусами [4].

Комплексные эколого-фитовирусологические исследования в 1962 г. на регулярной основе проводятся лабораторией вирусологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН; изолированные штаммы депонируются в Российскую коллекцию вирусов Восточной Азии (PKBBA), функционирующей на базе этого подразделения [5].

Цель настоящей работы – систематизировать данные по штаммовому разнообразию фитовирусов, изолированных на юге российского Дальнего Востока, на основе анализа фондов PKBBA.

ОБСУЖДЕНИЕ

Потивирусы (Potatavirales: Potyviridae, *Potyvirus*) являются наиболее многочисленным и вариабельным родом фитовирусов, который характеризуется значительным штаммовым разнообразием. В процессе мониторинга на юге российского Дальнего Востока выявлено 14 потивирусов: желтой карликовости лука (OYDV – Onion yellow dwarf virus), желтой мозаики клевера гибридного (ThYMV – *Trifolium hybridum* yellow mosaic virus), желтой мозаики фасоли (BYMV – Bean yellow mosaic virus), картофеля А (PVA – Potato virus A), картофеля Y (PVY – Potato virus Y), крапчатости клевера ползучего (TrMtV – *Trifolium repens* mottle virus), мозаики гиппеаструма (HiMV – *Hippeastrum* mosaic virus), мозаики горного клевера (MCMV – Mountain clover mosaic virus), мозаики сои (SMV – Soybean mosaic virus), мозаики традесканции белоцветковой (TaMV – *Tradescantia albiflora* mosaic virus), мозаики турнепса (TuMV – Turnip mosaic virus), обыкновенной мозаики фасоли (BCMV – Bean common mosaic virus), слабой мозаики сои (SWMV – Soybean weak mosaic virus), хлоротической деформации сои (SCDV – Soybean chlorotic deformation virus) [6–8].

Безоболочечный нитевидный вирион (10–20 × 650–900 нм) потивирусов, спиральной симметрии (рис. 1) включает одноцепочечную линейную РНК положительной полярности (9–12 × 10³ нт), 5'-конец которой ковалентно связан с белком VPg. Штаммовое разнообразие (табл. 1) проявляется в различных распределениях вирионов по размеру, антигенным и физико-химическим свойствам нуклеокапсидных белков, формирующих вирион [6; 8].

Часто встречающиеся на дикорастущих видах бобовых растений MCMV, ThYMV и TrMtV обладают антигенным родством с BYMV, однако несколько отличаются от последнего по симптоматике, спектру растений-хозяев и физико-химическим характеристикам, что позволяет рассматривать их как самостоятельные виды [8; 9].

На российском Дальнем Востоке изолировано большое количество штаммов PVY, имеющие тонкие отличия по антигенным характеристикам и свойствам капсидного белка (термостабильность, устойчивость к протеолизу, молекулярная масса) [4; 10]. На основе

данных иммунохимического и молекулярно-генетического анализа можно предполагать, что некоторые варианты этого вируса интродуцированы из других регионов, однако вследствие высокой генетической лабильности PVY и высокой интенсивности рекомбинации фрагментов его генома многие генетические маркеры интродуцированных штаммов широко представлены в регионе [11].

Штаммы SMV по своим биологическим свойствам имеют выраженное подразделение на три группы, получившие обозначения SMV-A, SMV-B, SMV-C. Группа SMV-A включает слабопатогенные варианты SMV, широко распространенные в Амурской обл., Хабаровском крае и северных районах Приморского края. При заражении штаммами этой группы симптомы заболевания выражены очень слабо. Среднепатогенные штаммы, вызывающие деформацию листовой пластинки, замедление роста центральной жилки (в результате чего лист приобретает характерный пузырчато-морщинистый вид), появление чередующихся пятен желтовато- и светло-зеленой окраски, формируют группу SMV-B. Штаммы группы SMV-B распространены по всему Дальнему Востоку России, ими же поражены большинство сортов сои, возделываемых как в нашей стране, так и в КНР. Высоковирулентные штаммы из группы SMV-C вызывают обширную некротизацию листовой пластинки вплоть до гибели растения. Штаммы этой группы обнаружены в Приханкайской низменности [8; 12–14].

В Амурской обл., Хабаровском и Приморском краях выявлены несколько изолятов BYMV. В научной литературе описано несколько десятков штаммов этого вируса. В PKBBA хранятся 5 штаммов: из сои (*Glycine max*), клевера (*Trifolium pratense*), гороха (*Pisum sativum*) и фасоли (*Phaseolus vulgaris*), различающиеся не только по биологическим свойствам, но и строением капсидного белка и антигенными характеристиками [15].

В последние годы на российском Дальнем Востоке отмечено широкое распространение заболеваний, вызванных BYMV, на декоративных и овощных растениях семейств ирисовых (Iridaceae), кизиловых (Cornaceae) и тыквовых (Cucurbitaceae): на аукубе японской (*Aucuba japonica*) обнаружены симптомы стягивания главной жилки и сильного скручивания листьев; на тигридии павильней (*Tigridia pavonia*) – хлоротической штриховатости; на ирисе гибридном (касатике садовом) (*Iris × hybrida*) – хлоротической пятнистости и штриховатости; на гладиолусе гибридном (*Gladiolus × hybridus*) – яркой хлоротической полосчатости; на тыкке гигантской (*Cucurbita maxima*) – желтой мозаичностью, способной сливаться в крупные желтые пятна, скручиванием листа, начиная от его дистального конца [16]. При этом, на электронномикроскопических фотографиях вирусные частицы штамма из ириса гибридного и шпажника более вариабельны по размерам, однако круг растений-индикаторов включает в себя только растения из семейства Fabaceae – это отличает их от типичных вариантов BYMV, имеющих потенциальных хозяев из других семейств. Несколько особняком стоит штамм BYMV из аукубы японской: во-первых, экспериментальный круг растений-хозяев узко специализирован и ограничен только несколькими видами из семейства Fabaceae; во-вторых, он имеет довольно высокую для дальневосточ-

ных штаммов ВУМВ точку термической инактивации (ТТИ), равную 70–75 °С; в-третьих, этот штамм имеет выраженные антигенные отличия от других вариантов ВУМВ. Нельзя исключать, что будущие молекулярно-генетические исследования приведут к выделению штамма от аукубы японской в новый вид в составе *Potyvirus*.

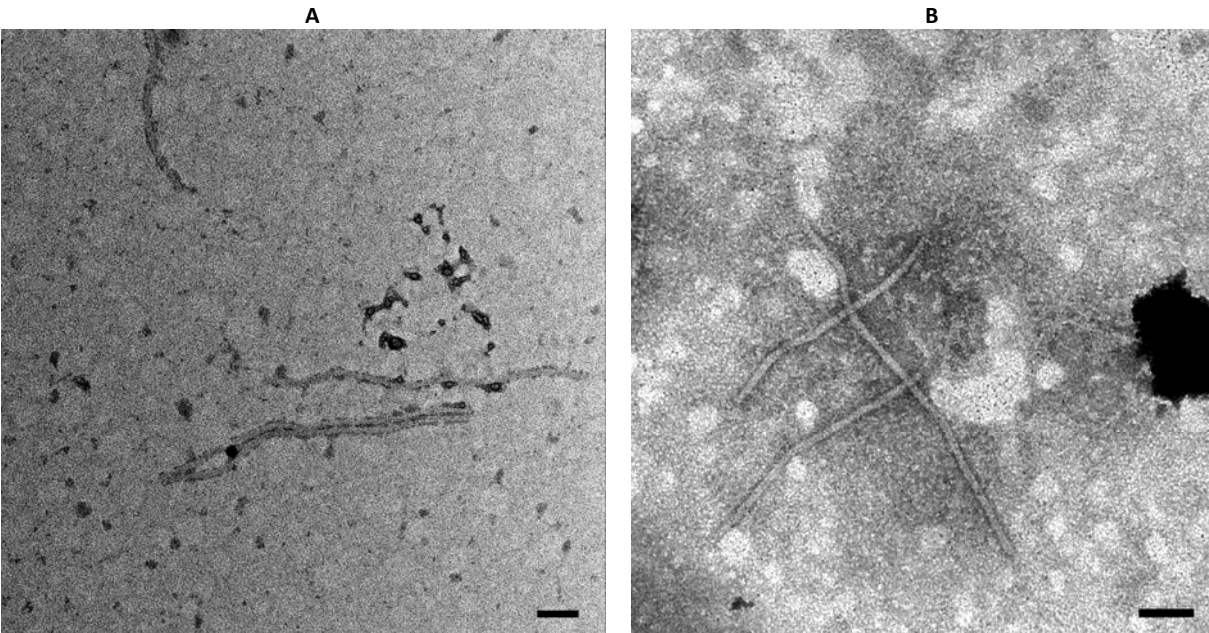


Рисунок 1. Электронно-микроскопические фотографии двух штаммов потивируса жёлтой мозаики фасоли (из фонда РКВВА): А – из гладиолуса; В – из тыквы. Длина масштабной полоски соответствует 100 нм
Figure 1. Electron microscopic photographs of two strains of yellow bean mosaic potyvirus (from the fund of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia): А – from gladiolus; В – from pumpkin. The length of the bar corresponds to 100 nm

Таблица 1. Штаммы потирусов, изолированные на юге российского Дальнего Востока (по данным РКВВА)
Table 1. *Potyvirus* strains isolated in the South of the Russian Far East (according to the data of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia)

Вирус Virus	Источник изоляции Source of the isolation	Место изоляции Place of the isolation	Год Year	Симптомы Symptoms
SMV	Соя / Soybean (<i>Glycine max</i>)	Приморский край, с. Струговка Primorsky krai, Strugovka	1968	Угнетение роста, ярко-зеленая мозаика, сморщивание листьев Growth stunting, bright green mosaic, leaf rolling
BCMV	Фасоль обыкновенная / Common bean (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	Приморский край, с. Струговка Primorsky krai, Strugovka	1968	Желтая мозаика, некротическая пятнистость Yellow mosaic, necrotic spotting
PVA	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Михайловка Primorsky krai, Mikhaylovka	1971	Пожелтение и некротическая пятнистость листьев Yellowing and necrotic spotting of leaves
PVA	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Хороль Primorsky krai, Khorol	1971	Пожелтение, некротическая пятнистость листьев и загибание краев листовой пластинки Yellowing, necrotic leaf spotting and bending of the edges of the leaf blade
SMV	Соя / Soybean (<i>Glycine max</i>)	Амурская область, г. Благовещенск Amur region, Blagoveshchensk	1972	Угнетение роста, ярко-зеленая мозаика, сморщивание листьев Growth stunting, bright green mosaic, leaf rugosity
OYDV	Лук репчатый / Onion (<i>Allium cepa</i>)	Приморский край, с. Пуциловка Primorsky krai, Putsilovka	1974	Угнетение роста, пожелтение, уплощение и скручивание стрелок Growth stunting, yellowing, flattening and twisting of the arrows
HiMV	Гиппеаструм / <i>Hippeastrum</i> (<i>Hippeastrum</i> sp.)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	1974	Яркая желтая мозаика, обвисание листьев Bright yellow mosaic, leaf wilting

BCMV	Клевер луговой / Red clover (<i>Trifolium pratense</i>)	Приморский край, с. Струговка Primorsky krai, Strugovka	1975	Желтая мозаика, некротическая пятнистость Yellow mosaic, necrotic spotting
MCMV	Клевер горный / Mountain clover (<i>Trifolium montanum</i>)	Приморский край, с. Сергеевка Primorsky krai, Sergeevka	1976	Угнетение роста, желтая мозаика Growth stunting, yellow mosaic
SMV	Соя / Soybean (<i>Glycine max</i>)	Хабаровский край, г. Хабаровск Khabarovsk krai, Khabarovsk	1977	Угнетение роста, ярко-зеленая мозаика, сморщивание листьев Growth stunting, bright green mosaic, leaf rugosity
OYDV	Лук репчатый / Onion (<i>Allium cepa</i>)	Приморский край, с. Черниговка Primorsky krai, Chernigovka	1979	Резкое угнетение роста, пожелтение и перегибание стрелок Sharp inhibition of growth, yellowing and bending of the arrows
TaMV	Традесканция белоцветковая / (<i>Tradescantia albiflora</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	1979	Полосчатая мозаика, скручивание листовой пластики Striped mosaic, leaf rolling
HiMV	Гиппеаструм / Hippeastrum (<i>Hippeastrum</i> sp.)	Приморский край, г. Артем Primorsky krai, Artem	1983	Желтая мозаика, обвисание листьев Yellow mosaic, leaf wilting
TrMtV	Клевер ползучий / White clover (<i>Trifolium repens</i>)	Приморский край, г. Находка Primorsky krai, Nakhodka	1987	Посветление жилок, желтая мозаика Vein clearing, yellow mosaic
TuMV	Пекинская капуста / Napa cabbage (<i>Brassica rapa pekinensis</i>)	Приморский край, г. Уссурийск Primorsky krai, Ussuriysk	1988	Желтая мозаика и скручивание листьев Yellow mosaic and leaf rolling
PVY	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Чугуевка Primorsky krai, Chuguevka	1992	Мозаика с некрозами на нижних листьях Mosaic with necrosis on the lower leaves
BYMV	Гладиолус гибридный / Gladiolus hybridus (<i>Gladiolus</i> × <i>hybridus</i>)	Приморский край, г. Уссурийск Primorsky krai, Ussuriysk	1993	Штриховатая мозаика Streak mosaic
ThYMV	Клевер гибридный / Alsike clover (<i>Trifolium hybridum</i>)	Приморский край, с. Сергеевка Primorsky krai, Sergeevka	1994	Желтая мозаика, скручивание листьев Yellow mosaic, leaf rolling
SMV	Соя / Soybean (<i>Glycine max</i>)	Амурская область, г. Благовещенск Amur region, Blagoveshchensk	1995	Угнетение роста, ярко-зеленая мозаика, набухание и морщинистость листьев Growth stunting, bright green mosaic, swelling and wrinkling of leaves
PVY	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Хабаровский край, г. Хабаровск Khabarovsk krai, Khabarovsk	1996	Мозаика с некротизацией нижних листьев Mosaic with necrotizing of the lower leaves
PVY	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Амурская область, г. Благовещенск Amur region, Blagoveshchensk	1996	Крупные желтые пятна на листьях Large yellow spots on the leaves
PVY	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Хабаровский край, г. Хабаровск Khabarovsk krai, Khabarovsk	1996	Некротизация жилок на нижних листьях, на клубнях при хранении образуются светлые слегка углублённые кольца Necrotization of veins on the lower leaves, light slightly recessed rings are formed on the tubers during storage
PVY	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, г. Дальнегорск Primorsky krai, Dalnegorsk	1998	Мозаика с некрозами на нижних листьях, на клубнях при хранении вызывает некротические пятна, постепенно углубляющиеся и растрескивающиеся Mosaic with necrosis on the lower leaves, it causes necrotic spots on tubers during storage, gradually deepening and cracking
PVY	Хмель японский / Japanese hops (<i>Humulus japonicus</i>)	Приморский край, г. Уссурийск Primorsky krai, Ussuriysk	2001	Жёлтая пятнистость Yellow spotting

PVY	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Китай, провинция Цзилинь China, Jilin Province	2001	Симптомы не описаны Unknown symptoms
BYMV	Клевер луговой / Red clover (<i>Trifolium pratense</i>)	Приморский край, п. Тимирязевский Primorsky krai, Timiryazevsky	2002	Полосчатая светло-зелёная мозаика Striped light green mosaic
PVY	Репешок волосистый / Hairy agrimony (<i>Agrimonia pilosa</i>)	Приморский край, с. Новицкое Primorsky krai, Novitskoye	2002	Жилковая мозаика Vein mosaic
SCDV	Соя / Soybean (<i>Glycine max</i>)	Амурская область, г. Благовещенск Amur region, Blagoveshchensk	2003	Хлороз и деформация листьев Chlorosis and leaf deformation
PVY	Пион молочноцветковый / White peony (<i>Paeonia lactiflora</i>)	Приморский край, с. Камень-Рыболов Primorsky krai, Kamen-Rybolov	2003	Яркая жёлтая пятнистость, жёлтая крапчатость Bright yellow spotting, yellow mottling
SWMV	Соя / Soybean (<i>Glycine max</i>)	Амурская область, г. Благовещенск Amur region, Blagoveshchensk	2004	Посветление жилок, бледно-желтая мозаичность Vein clearing, pale yellow mosaic
BYMV	Фасоль обыкновенная / Common bean (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	Приморский край, с. Черниговка Primorsky krai, Chernigovka	2004	Яркая жёлтая мозаика Bright yellow mosaic
PVY	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, п. Тимирязевский Primorsky krai, Timiryazevsky	2004	Некротизация нижних листьев Necrotization of the lower leaves
BYMV	Клевер луговой / Red clover (<i>Trifolium pratense</i>)	Приморский край, п. Тимирязевский Primorsky krai, Timiryazevsky	2012	Яркая жёлтая мозаика Bright yellow mosaic
BCMV	Фасоль обыкновенная / Common bean (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	Приморский край, с. Ивановка Primorsky krai, Ivanovka	2017	Желтая мозаика, некротическая пятнистость Yellow mosaic, necrotic spotting
SMV	Соя / Soybean (<i>Glycine max</i>)	Амурская область, г. Благовещенск Amur region, Blagoveshchensk	2019	Угнетение роста, ярко-зеленая мозаика, сморщивание листьев Growth stunting, bright green mosaic, wrinkling of leaves

Тобамовирусы (Martellivirales: Virgaviridae, *Tobamovirus*) отличаются не только высокой генетической вариабельностью, но и большим количеством известных науке видов (в настоящее время, 38, но это явно не предел). Представители этого рода имеют безоболочечный палочковидный вирион (18–20 × 300–310 нм) со спиральной симметрией укладки нуклеокапсидных белков; заметно более длинные частицы, выявляемые на электронно-микроскопических фотографиях, являются результатом агрегации вирионов и обломков частиц (рис. 2). Геном представлен одноцепочечной линейной РНК положительной полярности протяжённостью 6,2–6,7 нт, 5'-конец которой экранирован, а 3'-конец имеет тРНК-подобную структуру [4; 17; 18].

На российском Дальнем Востоке род *Tobamovirus* представлен тремя видами: зеленой крапчатой мозаики огурца (CGMMV – Cucumber green mottle mosaic virus), табачной мозаики (TMV – Tobacco mosaic virus) и томатной мозаики (ToMV – Tomato mosaic virus). Название таксона происходит от английского названия TMV – самого первого представителя домена

Virae – описанного в 1892 г. русским физиологом растений Д.И. Ивановским [4].

В РКБВА поддерживаются штаммы TMV из зорьки халкидонской (*Lychnis chalcidonica*), белены черной (*Hyoscyamus niger*), петунии гибридной (*Petunia × hybrida*), табака душистого (*Nicotiana glauca*), нарцисса букетного (тацетта) (*Narcissus tazetta*), ириса гибридного (*Iris × hybrida*), баклажана (*Solanum melongena*) и перца овощного (*Capsicum annuum*). Штаммы имеют различия в круге потенциальных хозяев, симптомах на индикаторных растениях, физико-химических и антигенных свойствах (табл. 2) [4]. Наиболее интересными являются штаммы из ириса гибридного, нарцисса букетного и перца овощного: первый из них характеризуется относительно низкой для тобамовирусов ТТИ (75–80 °C); второй вызывает локальные некрозы без развития системной инфекции практически на всех видах пасленовых (Solanaceae); последний не заражает табак обыкновенный сорта Самсун (*Nicotiana tabacum* cv. Samsun), который является основным хозяином-накопителем для тобамовирусов. По-видимому, следует верифицировать гипотезу о самостоятельном видовом статусе этих штаммов TMV.

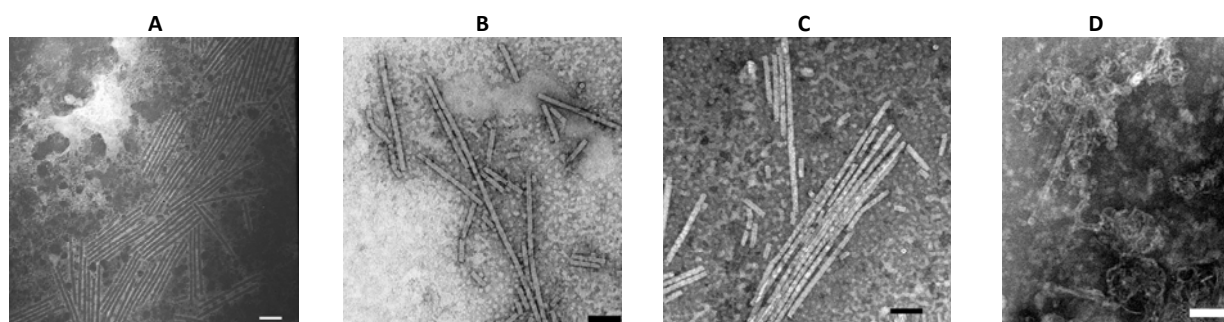


Рисунок 2. Электронно-микроскопические фотографии четырёх штаммов тобамовирусов (из фонда РКВВА): А – табачной мозаики, прототипный дальневосточный штамм ОМ, из табака сорта Самсун; В – томатной мозаики из овощного перца; С – томатной мозаики из томата; D – томатной мозаики из баклажана. Длина масштабной полоски соответствует 100 нм

Figure 2. Electron microscopic photographs of four strains of tobamoviruses (from the fund of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia): A – tobacco mosaic virus, prototypical Far Eastern strain OM, from Samsun tobacco; B – tomato mosaic virus from vegetable pepper; C – tomato mosaic virus from tomato; D – tomato mosaic virus from eggplant. The length of the bar corresponds to 100 nm

Таблица 2. Штаммы тобамовирусов, изолированные на юге российского Дальнего Востока (по данным РКВВА)
Table 2. *Tobamovirus* strains isolated in the South of the Russian Far East (according to the data of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia)

Вирус Virus	Источник изоляции Source of the isolation	Место изоляции Place of the isolation	Год Year	Симптомы Symptoms
CGMMV	Огурец обыкновенный / Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	Приморский край, п. Тавричанка Primorsky krai, Tavrighanka	1971	Яркая зеленая мозаика, деформация листьев Bright green mosaic, leaf deformation
TMV	Белена черная / Black henbane (<i>Hyoscyamus niger</i>)	Приморский край, с. Суражевка Primorsky krai, Surazhevka	1973	Симптомы не описаны Unknown symptoms
TMV	Цифомандра / Tamarillo (<i>Cyphotandra betacea</i>)	Приморский край, г. Артем Primorsky krai, Artem	1973	Симптомы не описаны Unknown symptoms
TMV	Душистый табак / Sweet tobacco (<i>Nicotiana glauca</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	1975	Мозаика и морщинистость листьев Mosaic and leaf rugosity
Нет данных No data	Зорька халкидонская / <i>Silene chalcidonica</i> (<i>Lychnis chalcidonica</i>)	Приморский край, г. Артем Primorsky krai, Artem	1975	Светло-зеленая окраска и слабая мозаика Light green color and faint mosaic
TMV	Ирис гибридный / (<i>Iris × hybrida</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	1979	Штриховатая мозаика Streak mosaic
TMV	Нарцисс букетный / bunch-flowered daffodil (<i>Narcissus tazetta</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	1980	Бессимптомно Symptomless
TMV	Петуния / <i>Petunia</i> (<i>Petunia × hybrida</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	1980	Угнетение роста, мозаика, закручивание листьев Growth stunting, mosaic, leaves rolling
TMV	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Пуциловка Primorsky krai, Putsilovka	1980	Ярко-зелёная мозаика Bright green mosaic
ToMV	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, г. Уссурийск Primorsky krai, Ussuriysk	1982	Мозаика с легкой деформацией листьев Mosaic with a slight deformation of the leaves
Нет данных No data	Ирис гладкий / Shallow- flowered iris (<i>Iris laevigata</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	1982	Штриховатая мозаика Streak mosaic
Нет данных No data	Нарцисс обыкновенный / Nargis (<i>Narcissus poeticus</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	1985	Жёлтая полосатость с деформацией листьев Yellow banding with leaves deformation

Нет данных No data	Нарцисс обыкновенный / Nargis (<i>Narcissus poeticus</i>)	Приморский край, г. Уссурийск Primorsky krai, Ussuriysk	1985	Бессимптомно Symptomless
TMV	Перец овощной / Bell pepper (<i>Capsicum annuum</i>)	Приморский край, с. Чугуевка Primorsky krai, Chuguevka	1986	Мозаика с деформацией листьев, слабозаметная кольцевая мозаика Mosaic with deformed leaves, faintly visible ring mosaic
TMV	Перец овощной / Bell pepper (<i>Capsicum annuum</i>)	Северная Корея, г. Пхеньян North Korea, Pyongyang	1995	Симптомы не описаны Unknown symptoms
ToMV	Томат / Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Приморский край, с. Суражевка Primorsky krai, Surazhevka	1998	Яркая хлоротичная мозаика с деформацией листьев Bright chlorotic mosaic with leaf deformation
TMV	Баклажан / (<i>Solanum melongena</i>)	Приморский край, с. Суражевка Primorsky krai, Surazhevka	1998	Слабая хлоротичная пятнистость с лёгкой деформацией листьев Weak chlorotic spotting with slight leaf deformation
ToMV	Перец овощной / Bell pepper (<i>Capsicum annuum</i>)	Приморский край, с. Суражевка Primorsky krai, Surazhevka	1998	Хлоротичная мозаика Chlorotic mosaic
ToMV	Баклажан / Eggplant (<i>Solanum melongena</i>)	Хабаровский край, г. Комсомольск-на-Амуре Khabarovskiy krai, Komsomolsk-on-Amur	2008	Очень слабая зелёная мозаика Very faint green mosaic
TMV	Томат / Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Хабаровский край, г. Комсомольск-на-Амуре Khabarovskiy krai, Komsomolsk-on-Amur	2008	Угнетение роста Growth stunting
ToMV	Томат / Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Приморский край, с. Новицкое Primorsky krai, Novitskoe	2013	Деформация листьев, желтая пятнистость Leaf deformation, yellow spotting

Кукумовирусы (Martellivirales: Bromoviridae, *Cuscutavirus*) на российском Дальнем Востоке представлены 2 вирусами: аспермии томатов (TAV – Tomato aspermy virus) и огуречной мозаики (CMV – Cucumber mosaic virus). У представителей этого рода имеются безоболочечные вирионы икосаэдрической симметрии диаметром 28-30 нм (рис. 3). Геномная одноцепочечная линейная РНК позитивной полярности трехсегментная;

её суммарная протяжённость $8,5-9,4 \times 10^3$ нт. На 5'-конце имеется кэп, а 3'-конец имеет тРНК-подобную структуру. Каждый генетический сегмент формирует собственный вирион, что приводит высокому уровню разнообразия вирионов даже по плавучей плотности [4; 16; 19].

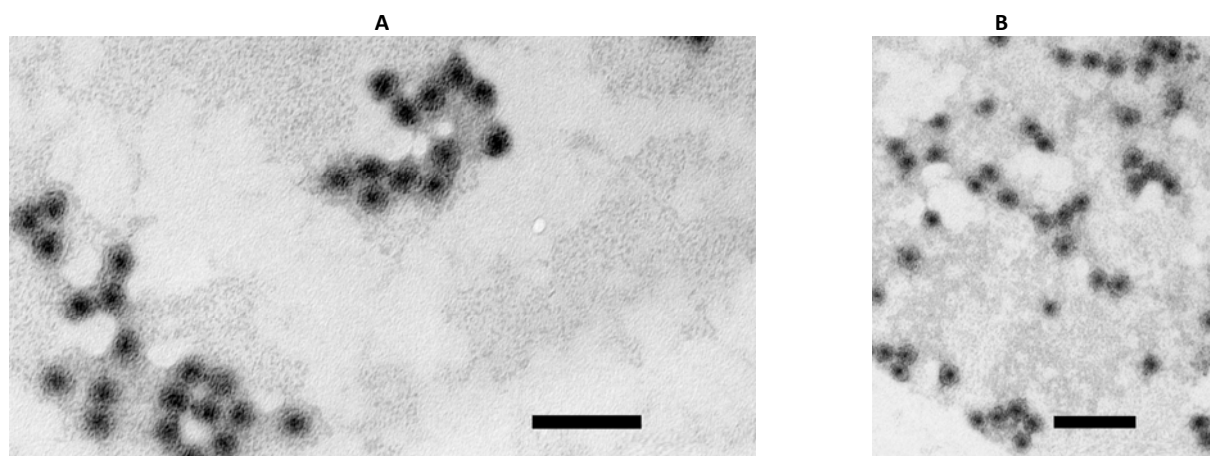


Рисунок 3. Электронно-микроскопические фотографии двух штаммов кукумовируса огуречной мозаики (из фонда РКВВА): А – из баклажана; В – из овощного перца. Длина масштабной полоски соответствует 100 нм
Figure 3. Electron microscopic photographs of two strains of cucumber mosaic cucumovirus (from the fund of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia): А – from eggplant; В – from bell pepper. The length of the bar corresponds to 100 nm

Наиболее широко в регионе распространен CMV – в РКВВА хранятся 15 штаммов этого вируса, изолированных из различных видов растений в различных географических зонах Дальнего Востока (в том числе – в КНДР и КНР), 3 штамма поддерживаются путем непрерывного пассирования на тест-растениях. Сравнительное изучение коллекционных штаммов выявило наименьшее антигенное родство штаммов CMV из картофеля с территории КНР и из сои с территории КНДР [20]. Последний из перечисленных штаммов вызывает на зараженных растениях табака локальную некротическую реакцию и относится к чрезвычайно редкому для российского Дальнего Востока «бобовому» варианту серотипа DTL [21].

Высокий уровень экстенсивности заражения CMV культурных растений часто приводит к коинфекции различными штаммами и формированию смешанных штаммов. Например, именно к смешанным штаммам относится штамм CMV из огурца с территории КНДР, что подтверждается наличием у него двух вариантов капсидного белка, отличающихся по электрофоретической подвижности; при этом, учет данных серотипирования позволяет отнести один из компонентов к CMV серотипа ToRS [21], а второй – к распространенному в Приморском крае «картофельному» серотипу, прототипным вариантом для которого является штамм CMV из картофеля сорта Аноста.

Фитосанитарный мониторинг вирусных болезней растений в агро- и естественных биоценозах юга российского Дальнего Востока показал, что

заболевания, вызываемые CMV, широко распространены. Этот фитовирус является одним из наиболее опасных, в том числе – и для декоративных культур (табл. 3). Например, штаммы CMV были изолированы из следующих декоративных растений, имевших разнообразные патологические проявления инфекционного процесса [4; 22]: бальзамина (*Impatiens balsamina*) с симптомами светлой окраски листьев, слабой облиственностью и обильным цветением с последующим пожелтением листьев и быстрым увяданием и осыпанием цветков; гладиолуса гибридного (*Gladiolus* × *hybridus*) с симптомами темно-окрашенных продолговатых пятен на лепестках цветков и светло-зелеными штрихами на листьях; дельфиниума гибридного (*Delphinium* × *hybridum*) с желтой кольцевой пятнистостью на листьях, деформированными и уменьшенными в размерах цветками; канны индийской (*Canna indica*) с симптомами в форме чередующихся полос желтого и светло-зеленого цвета на листьях, продолговатыми некротическими пятнами на лепестках цветков; лилии тигровой (*Lilium tigrinum*) с симптомами светло-зеленой и буровато-зеленой штриховатой мозаики; примулы обратноконической (*Primula obconica*) с морщинистой мозаикой листьев, измельченностью и обесцвеченной пятнистостью цветков; эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea*) с посветлением жилок, с развитием в морщинистую мозаику, и лепестками цветков с рваными краями.

Таблица 3. Штаммы кукумовирусов, изолированные на юге российского Дальнего Востока (по данным РКВВА)

Table 3. *Cucumovirus* strains isolated in the South of the Russian Far East (according to the data of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia)

Вирус Virus	Источник изоляции Source of the isolation	Место изоляции Place of the isolation	Год Year	Симптомы Symptoms
CMV	Картофель сорта Аноста / Anosta Potato (<i>Solanum tuberosum</i> cv. Anosta)	Приморский край, с. Пуциловка Primorsky krai, Putsilovka	1998	Симптомы не описаны Unknown symptoms
CMV	Огурец / Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	Китай, г. Харбин China, Harbin	1998	Симптомы не описаны Unknown symptoms
CMV	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Китай, провинция Цзилинь China, Jilin Province	1998	Симптомы не описаны Unknown symptoms
CMV	Огурец / Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	Северная Корея, г. Пхеньян North Korea, Pyongyang	1999	Симптомы не описаны Unknown symptoms
CMV	Огурец / Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	Приморский край, с. Михайловка Primorsky krai, Mikhaylovka	2006	Хлороз жилок и деформация листовой пластинки Vein chlorosis and leaf blade deformation
CMV	Хоста подорожниковая / White echeveria (<i>Hosta plantaginea</i>)	Приморский край, г. Артем Primorsky krai, Artem	2015	Кольцевая пятнистость Ringspotting
CMV	Водосбор / Hybrid columbines (<i>Aquilegia</i> × <i>hybrida</i>)	Приморский край, п. Зарубино Primorsky krai, Zarubino	2016	Хлороз жилок Vein chlorosis
TAV	Хризантема / Chrysanthemum (<i>Chrysanthemum</i> sp.)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2017	Вытянутость листьев, стягивание центральной жилки Leaf narrowing, central vein reduction
CMV	Лимонник китайский / Chinese woody vine (<i>Schisandra chinensis</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2018	Деформация и уродливость листьев Deformation and malformation of leaves

CMV	Сирень обыкновенная / Common lilac (<i>Syringa vulgaris</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2018	Яркая кольцевая мозаика Bright ring mosaic
CMV	Астильба китайская / Chinese astilbe (<i>Astilbe chinensis</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2018	Хлоротичная штриховатость Chlorotic streaking
TAV	Хризантема / Chrysanthemum (<i>Chrysanthemum</i> sp.)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2020	Вытянутость листьев, стягивание центральной жилки Leaf narrowing, central vein reduction
CMV	Огурец / Cucumber (<i>Cucumis sativus</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2023	Яркая хлоротичная крапчатость Bright chlorotic mottling
CMV	Кабачок / Zucchini (<i>Cucurbita pepo pepo</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2023	Кустистая карликовость, деформация и хлороз Bushy dwarfism, deformation and chlorosis

В XXI веке CMV-подобная симптоматика постоянно выявляется на растениях из семейств норичниковых (Scrophulariaceae), пасленовых (Solanaceae), мальвовых (Malvaceae), орхидных (Orchidaceae), астровых (Asteraceae) и тутовых (Moraceae) в Приморском и Хабаровском краях, Еврейской автономной, Амурской и Сахалинской областях.

Потексвирусы (Tymovirales: Alphaflexiviridae, *Potexvirus*) встречаются на юге российского Дальнего Востока как на дикорастущих, так и на культивируемых видах растений. Безоболочечные жгутообразные вирионы потексвирусов со спиралевидной симметрией (рис. 4) могут значительно варьировать по длине

(12 × 450–950 нм). Геном состоит из одноцепочечной линейной РНК позитивной полярности (5,9–7,0 × 10³ нт), которая 5-кэпирована и 3'-полиаденилирована.

В регионе изолированы 6 потексвирусов: картофеля F, или аукуба-мозаики картофеля (PAMV – Potato aucuba mosaic virus), картофеля X (PVX – Potato virus X), мозаики клевера белого (WCIMV – White clover mosaic virus), мозаики подорожника азиатского (PIAMV – *Plantago asiatica* mosaic virus), кольцевой пятнистости гортензии (HRSV – *Hydrangea ringspot* virus) (табл. 4) и X вируса лилии (LVX – Lily virus X) [4; 10].

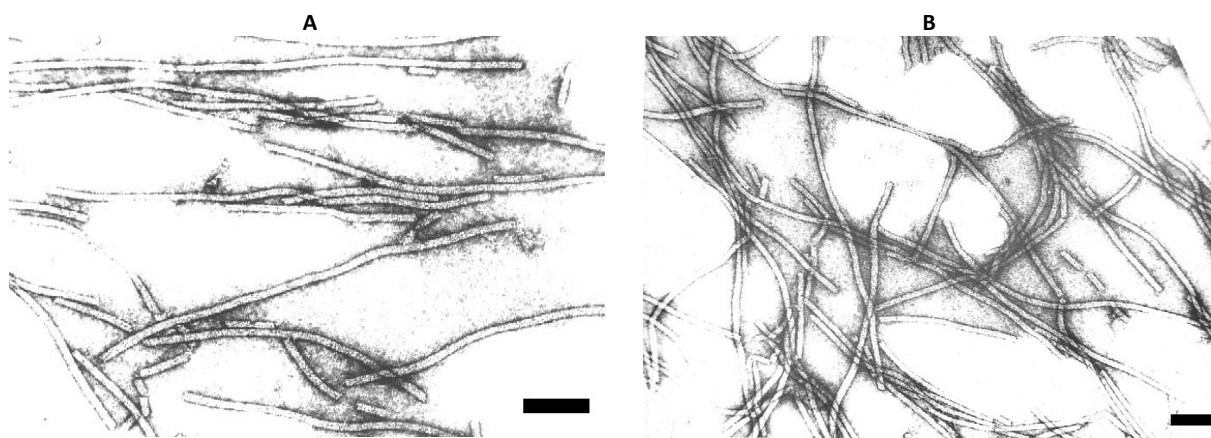


Рисунок 4. Электронно-микроскопические фотографии двух штаммов потексвируса мозаики подорожника азиатского из целозии гребенчатой (из фонда РКВВА): А – приморский штамм; В – сахалинский штамм.

Длина масштабной полоски соответствует 100 нм

Figure 4. Electron microscopic photographs of two strains of Asian plantain mosaic potexvirus from *Celosia cristata* (from the fund of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia): А – Primorsky strain; В – Sakhalin strain.

The length of bar corresponds to 100 nm

Дальневосточные штаммы WCIMV хорошо пассируются на целозии гребенчатой (*Celosia argentea* f. *cristata*) по своим патогенетическим свойствам четко дифференцируются на варианты, вызывающие локальные некротические поражения или системную инфекцию [23].

Штаммы PVX значительно различались как по биологическим свойствам – от бессимптомного до так называемой «черной кожи» (в результате сильно-выраженного некроза) [24] – так и географическому распространению (например, штаммы из Приморского и Камчатского краев).

Также по географическому признаку разделены и штаммы PIAMV (приморский и сахалинский), которые различались вызываемыми симптомами и физико-химическими свойствами капсидного белка [25].

Карлавирусы (Tymovirales: Betaflexiviridae, *Carlavirus*) на юге российского Дальнего Востока отличаются значительным штаммовым разнообразием в составе 4 вирусов: картофеля М (PVM – Potato virus M), картофеля S (PVS – Potato virus S), некротической мозаики горошка ложносочевичного (VpNMV – *Vicia pseudorobus* necrotic mosaic virus), бессимптомный

вирус лилии (LSV – Lily symptomless virus). чечную РНК позитивной полярности (5,8–9,1 × 10³ нт) [4; 7; 8].
Безоболочечный жгутообразный вирион карлавирусов спиральной симметрии (рис. 5) имеет размеры 12–13 × 450–950 нм и содержит линейную одноцепо-

Таблица 4. Штаммы потексвирусов, изолированные на юге российского Дальнего Востока (по данным РКВВА)
Table 4. *Potexvirus* strains isolated in the South of the Russian Far East (according to the data of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia)

Вирус Virus	Источник изоляции Source of the isolation	Место изоляции Place of the isolation	Год Year	Симптомы Symptoms
PAMV	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Чугуевка Primorsky krai, Chuguevka	1968	Ярко-желтая пятнистость и некротические зоны Bright yellow spotting and necrotic zones
PVX	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Чугуевка Primorsky krai, Chuguevka	1969	Желтая мозаика, скручивание листьев Yellow mosaic, leafrolling
PVX	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Камчатский край, г. Елизово Primorsky krai, Chuguevka	1972	Бессимптомно Symptomless
PIAMV	Подорожник азиатский / Asian plantago (<i>Plantago asiatica</i>)	Сахалинская область, г. Долинск Sakhalin region, Dolinsk	1976	Желтая штриховатая мозаика, стягивание жилок Yellow streaked mosaic, vein reduction
PAMV	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Чугуевка Primorsky krai, Chuguevka	1976	Ярко-желтая пятнистость и некротические зоны Bright yellow spotting and necrosis zones
PIAMV	Подорожник азиатский / Asian plantago (<i>Plantago asiatica</i>)	Приморский край, с. Нежино Primorsky krai, Nezhino	1977	Желтая штриховатая мозаика, стягивание жилок Yellow streaked mosaic, vein reduction
WCIMV	Клевер ползучий / White clover (<i>Trifolium repens</i>)	Приморский край, с. Барабаш Primorsky krai, Barabash	1982	Желтая мозаика, скручивание листовой пластинки Yellow mosaic, leafrolling
PVX	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Чугуевка Primorsky krai, Chuguevka	1996	Желтая мозаика, загибание краев листовой пластинки Yellow mosaic, bending of the edges of the leaf blade
LVX	Лилия белоснежная / Madonna Lily (<i>Lilium candidum</i>)	Приморский край, с. Вольно-Надеждинское Primorsky krai, Volno-Nadezhdinskoe	2014	Штриховатая мозаика, деформация листьев Streaked mosaic, leaf deformation

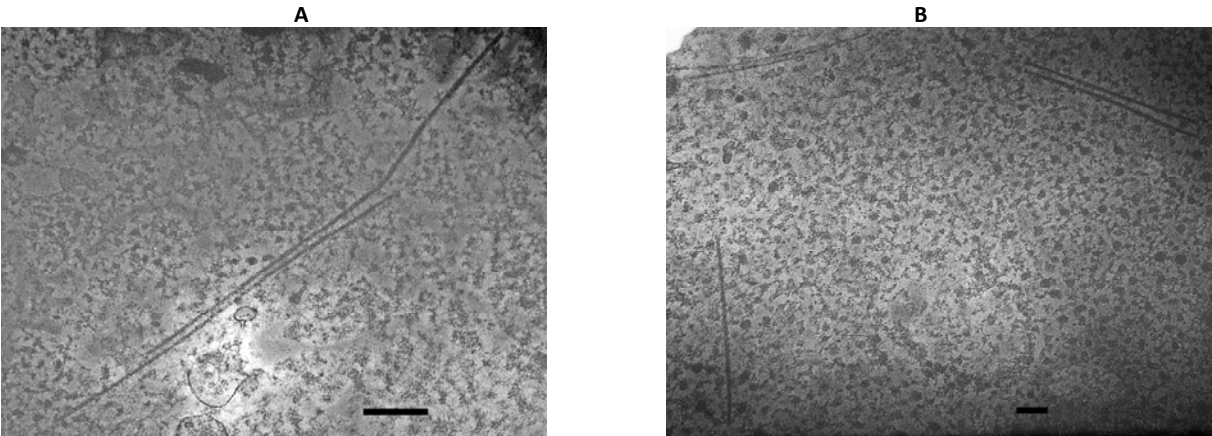


Рисунок 5. Электронно-микроскопические фотографии двух штаммов карлавирусов (из фонда РКВВА):
А – некротической мозаики горошка ложносочевичного из садовых бобов; В – картофеля S из картофеля.
Длина масштабной полоски соответствует 100 нм
Figure 5. Electron microscopic photographs of two strains of carlaviruses (from the fund of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia): A – necrotic mosaic of false-leaved peas from broad bean; B – potato S from potato.
The length of the bar corresponds to 100 nm

Таблица 5. Штаммы карлавирусов, изолированные на юге российского Дальнего Востока (по данным РКВВА)
Table 5. *Carlavirus* strains isolated in the South of the Russian Far East (according to the data of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia)

Вирус Virus	Источник изоляции Source of the isolation	Место изоляции Place of the isolation	Год Year	Симптомы Symptoms
VpNMV	Горошек ложносочевичный / Pseudobitterpea vetch (<i>Vicia pseudorobus</i>)	Еврейская автономная область, с. Волочаевка Jewish Autonomous Region, Volochevka	1992	Некротизация жилок на нижних листьях Necrotization of veins on the lower leaves
VpNMV	Горошек ложносочевичный / Pseudobitterpea vetch (<i>Vicia pseudorobus</i>)	Приморский край, с. Булыга-Фадеево Primorsky krai, Bulyga-Fadeevo	1994	Мозаика на верхних листьях и некротизация жилок на нижних листьях Mosaic on the upper leaves and vein necrosis of on the lower leaves
LSV	Чеснок / Garlic (<i>Allium sativum</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2001	Желтая штриховатая мозаика Yellow streaked mosaic
PVM	Томат / Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2002	Стянутость и срастание долек листьев Narrowing and fusion of leaflets
PVM	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Пуциловка Primorsky krai, Putsilovka	2002	Плющелистность (срастание листочков), морщинистость Ivy-like leaves (fusion of leaflets), rugosity
PVS	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Пуциловка Primorsky krai, Putsilovka	2002	Светло-зелёная мозаика Light green mosaic
PVM	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Новицкое Primorsky krai, Novitskoe	2014	Морщинистость листьев, желтая мозаика Leaf rugosity, yellow mosaic
LSV	Чеснок / Garlic (<i>Allium sativum</i>)	Приморский край, с. Фроловка (посевной материал из Китая, провинции Ляонин) Primorsky krai, Frolovka (seed material from China, Liaoning province)	2015	Желтая штриховатая мозаика, угнетение роста Yellow streak mosaic, growth stunted
PVS	Картофель / Potato (<i>Solanum tuberosum</i>)	Приморский край, с. Новицкое Primorsky krai, Novitskoe	2016	Светло-зеленая мозаика, лёгкая деформация листьев Light green mosaic, slight deformation of the leaves

Наиболее удобными индикаторными растениями для VpNMV, распространенного в естественных растительных сообществах Дальнего Востока, являются кормовые бобы (*Faba vulgaris*), у которых на верхних неинокулированных листьях через 7–10 сут. после заражения сначала светлеют жилки, а затем развивается хлоротическая крапчатость и резкая деформация базальной части листа. Кроме того, VpNMV хорошо выявляется на марях (*Chenopodium* spp.): белой (*C. album*), гигантской (*C. giganteum*) – реагирующими на заражение крупными некрозами, и киноа (*C. quinoa*) – хлоротическими пятнами, переходящими в некроз жилок (табл. 5). Все 5 штаммов VpNMV, хранящиеся в РКВВА, содержат гомогенную фракцию белков без заметных отличий в их физико-химических свойствах [26].

Неповирусы (Picornavirales: Secoviridae, *Nepovirus*) юга российского Дальнего Востока, в настоящее время, включают в себя вирусы кольцевой пятнистости малины (RpRSV – Raspberry ringspot virus), кольцевой пятнистости табака (TRSV – Tobacco ringspot virus), кольцевой пятнистости томата (ToRSV – Tomato ringspot virus), мозаики коммелины (DFMV – Dayflower mosaic virus), мозаики фримы азиатской (PhAMV – *Phryma asiatica* mosaic virus), некротической пятнистости овощного перца (CaNSV – *Capsicum annuum* necrotic spot

virus), некротической пятнистости пажитника (FoNSV – *Foenugreek necrotic spot virus*) (табл. 6). Безоболочечные вирионы неповирусов (28–30 нм) имеют икосаэдрическую симметрию, но на электронно-микроскопических фотографиях выглядят, скорее, округлыми (рис. 6). Геном представлен двумя сегментами одноцепочечной линейной РНК позитивной полярности: $7,5 \times 10^3$ нт и $3,9 \times 10^3$ нт; каждый генетический сегмент 5'-экспонирован и 3'-полиаденилирован [4; 27].

PhAMV был впервые изолирован в 1976 г. в окрестностях с. Никитовка (Спасский район Приморского края) в нескольких локальных очагах фримы азиатской (*Phryma asiatica*): больные растения имели мозаичную расцветку листьев, иногда с деформацией и некротизацией черешков [28]. Поиск потенциальных растений-хозяев этого вируса включал 44 вида растений из 11 семейств – оказалось, что круг хозяев PhAMV достаточно узок и помимо фримы азиатской включает киноа (*Chenopodium quinoa*), марь гигантскую (*C. amaranticolor*) и свёклу обыкновенную (*Beta vulgaris*). Последний вид оказался удобным индикатором: на инокулированных листьях свёклы появляются некротические пятна, позднее некротизированная ткань чернеет и выпадает [4; 27].

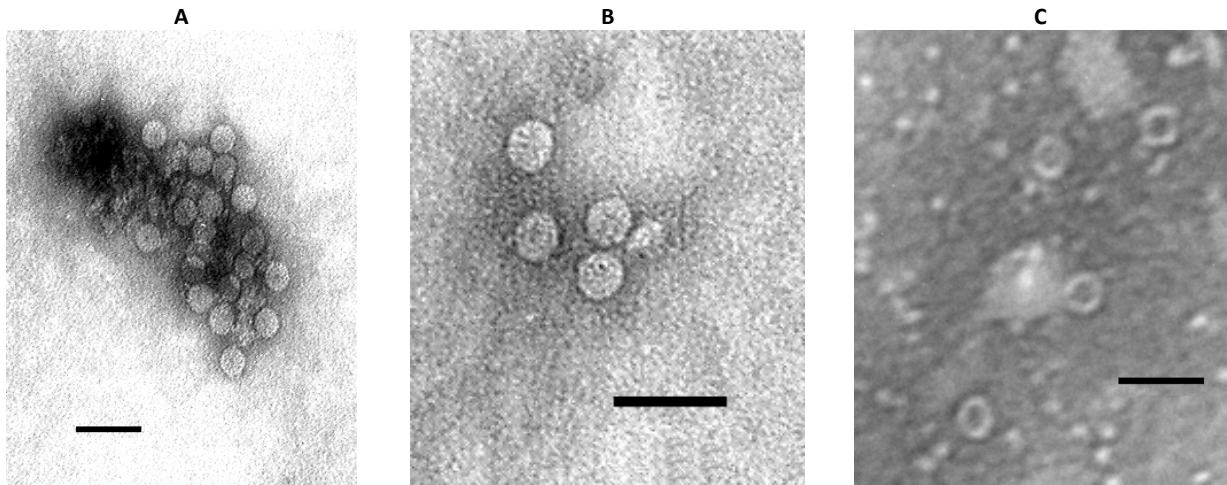


Рисунок 6. Электронно-микроскопические фотографии трех штаммов неповирусов (из фонда РКВВА): А – мозаики фримы азиатской; В – некротической пятнистости овощного перца; С – мозаики коммелины. Длина масштабной полоски соответствует 50 нм

Figure 6. Electron microscopic photographs of three strains of nepoviruses (from the fund of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia): А – *Phryma asiatica* mosaic virus; В – *Capsicum annuum* necrotic spot virus; С – Dayflower mosaic virus. The length of the bar corresponds to 50 nm

Таблица 6. Штаммы неповирусов, изолированные на юге российского Дальнего Востока (по данным РКВВА)

Table 6. *Nepovirus* strains isolated in the South of the Russian Far East (according to the data of the Russian Collection of Viruses from Eastern Asia)

Вирус Virus	Источник изоляции Source of the isolation	Место изоляции Place of the isolation	Год Year	Симптомы Symptoms
PhAMV	Фрима азиатская / Asian phryma (<i>Phryma asiatica</i>)	Приморский край, с. Никитовка Primorsky krai, Nikitovka	1976	Малоконтрастная мозаика, иногда кольцевидной формы Low-contrast mosaic, sometimes ring-shaped
RpRSV	Малина обыкновенная / Red raspberry (<i>Rubus idaeus</i>)	Приморский край, с. Фроловка Primorsky krai, Frolovka	1988	Яркая желтая кольцевая пятнистость Bright yellow ringspotting
FoNSV	Пажитник / Foenugreek (<i>Trigonella foenum-graecum</i>)	Приморский край, с. Суражевка Primorsky krai, Surazhevka	2000	Кольцевая пятнистость, угнетение роста Ringspotting, growth stunting
ToRSV	Томат / Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Приморский край, с. Новицкое Primorsky krai, Novitskoe	2013	Кольцевая пятнистость Ringspotting
CaNSV	Перец овощной / Bell pepper (<i>Capsicum annuum</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2014	Некротические пятна неправильной кляксовидной формы, угнетение, опадение плодов Necrotic spots of irregular blotchy shape, stunting, fruit fall
TRSV	Баклажан / Eggplant (<i>Solanum melongena</i>)	Приморский край, с. Новицкое Primorsky krai, Novitskoe	2015	Слабозаметная светло-зеленая мозаика Faintly noticeable light green mosaic
DFMV	Коммелина обыкновенная / Asiatic dayflower (<i>Commelina communis</i>)	Приморский край, с. Вольно-Надеждинское Primorsky krai, Volno-Nadezhdinsky	2015	Полосатая мозаика Strip mosaic
PhAMV	Кинза / Coriander (<i>Coryandrum sativum</i>)	Приморский край, с. Фроловка Primorsky krai, Frolovka	2015	Яркая желтая пятнистость, иногда в виде колец Bright yellow spotting, sometimes in the form of rings
DFMV	Коммелина обыкновенная / Asiatic dayflower (<i>Commelina communis</i>)	Приморский край, п. Сибирцево Primorsky krai, Sibirtsevo	2017	Кольцевая пятнистость Ringspotting
DFMV	Бархат амурский / Amur cork tree (<i>Phellodendron amurense</i>)	Приморский край, г. Владивосток Primorsky krai, Vladivostok	2020	Кольцевая пятнистость, деформация листьев, усыхание ветвей Ringspotting, leaf deformation, drying of branches

В 2014 г. в приусадебных хозяйствах Партизанского района Приморского края из перца овощного (*Capsicum annuum*) с некротическими пятнами неправильной кляксовидной формы на листьях был изолирован штамм *Nepovirus/Capsicum annuum/Primorje/2014* [29]. Было показано, что этот штамм способен эффективно заражать 34 вида растений из семейств паслёновых (Solanaceae), амарантовых (Amaranthaceae), бобовых (Fabaceae) и маревых (Chenopodioideae). Наилучшим индикаторным растением оказался дурман вонючий (*Datura stramonium*). Принимая во внимание комплекс антигенных и физико-химических свойств, штамм получил самостоятельный видовой статус [27].

DFMV был впервые изолирован в 2015 г. в Надеждинском районе Приморского края на коммелине обыкновенной (*Commelina communis*) с симптомами мозаики и полосатости. Заболевание легко передавалось на ряд индикаторов из маревых (включая свёклу обыкновенную), амарантовых бобовых, тыквенных (Cucurbitaceae) и паслёновых [4; 27].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С общебиологических позиций, большое фенотипическое разнообразие характерно для более генетически изменчивых и экологически пластичных более молодых в филогенетическом отношении таксонов. В процессе генетической дивергенции фитовирусов как на видовом, так и на штаммовом уровне соблюдается общеизвестное правило происхождения новых форм от неспециализированных предков [30]. Разумеется, существенное влияние на штаммовое разнообразие оказывают экологические факторы: чем более интенсивны и разнообразны популяционные взаимодействия в системе «вирусы – потенциальные хозяева», тем больше формируется селектирующих факторов различной направленности.

Наличие у TMV, BYMV, PVY и CMV штаммов, как с узким, так и с широким кругом хозяев и может служить основанием для предположения, что в родах *Tobamovirus*, *Potyvirus* и *Cucumovirus* наблюдается ускоренное формирование новых штаммов (и, возможно, – видов), что может всегда иметь неблагоприятные последствия.

Высокое штаммовое разнообразие позволяет фитовирусам быстро селектироваться и закрепляться на новых территориях в результате антропогенного переноса. Например, новый для нашей страны тобамовирус коричневой морщинистости плодов томата (ToBRFV – Tomato brown rugose fruit virus) который является опасным патогеном овощных культур закрытого грунта, томата и овощного перца, в последние несколько лет быстро распространился в странах Европы, Азии и Америки, демонстрируя значительное штаммовое разнообразие и экологическую пластичность, нанося серьёзный ущерб овощеводству [31; 32]. Другими известными примерами быстрой генетической изменчивости и формирования высокого уровня штаммового разнообразия у фитовирусов, приводящие к серьёзному ущербу для растениеводства, – это вирусы курчавой карликовости томата (ToCSV – Tomato curly stunt virus) (Geminivirales: Geminiviridae, *Begomovirus*) [33] и коричневой полосатости маниока (CBSV – Cassava brown streak virus) (Patavirales: Potyviridae, *Ipomovirus*) [34].

Значительный уровень штаммового разнообразия фитовирусов на юге российского

Дальнего Востока как отражение высокого биоразнообразия в данном регионе требует проведения регулярного эколого-фитовирусологического мониторинга как в естественных, так и агробиотопосадах.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Крестов П.В., Верхолат В.П. Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2003. 198 с.
2. Щелканов М.Ю., Галкина И.В., Арамиилов С.В., Суровый А.Л., Фоменко П.В., Журавлёв Ю.Н. Дальневосточный банк биологических материалов (ДВ ББМ) от крупных кошачьих (Pantherinae) как инструмент совершенствования практики правоприменения статей 226.1 и 258.1 Уголовного Кодекса Российской Федерации // Всероссийский криминологический журнал. 2017. Т. 11. N 1. С. 146–153. [https://www.doi.org/10.17150/2500-4255.2017.11\(1\).146-153](https://www.doi.org/10.17150/2500-4255.2017.11(1).146-153)
3. Запорожец Т.С., Беседнова Н.Н., Калинин А.В., Сомова Л.М., Щелканов М.Ю. 80 лет на страже биологической безопасности у восточных рубежей России // Здоровье населения и среда обитания. 2021. N 5. С. 5–15. <https://www.doi.org/10.35627/2219-5238/2021-338-5-5-15>
4. Щелканов М.Ю., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Толкач В.Ф. Становление фитовирусологии на Дальнем Востоке в контексте развития отечественной вирусологии. Владивосток: Изд-во ДВФУ, 2022. 142 с.
5. 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.
6. Волков Ю.Г., Моисеенко Л.И., Какарека Н.Н., Толкач В.Ф., Сибирякова И.И., Гнутова Р.В. Вирус мозаики клевера горного – новый патоген из группы Potyvirus // Микробиологический журнал. 1994. Т. 56. N 6. С. 30–35.
7. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Толкач В.Ф., Дьяконов К.П., Москвина Т.В., Щелканов М.Ю. Тли (Homoptera: Aphididae) – переносчики вирусных болезней бобовых на Дальнем Востоке // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 2019. Вып. 30. С. 211–222. <https://doi.org/10.25221/kurentzov.30.20>
8. Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Толкач В.Ф., Табакаева Т.В., Белов Ю.А., Муратов А.А., Щелканов М.Ю. Вирусные болезни бобовых культур на юге Российского Дальнего Востока // Юг России: экология, развитие. 2021. Т. 16. N 4. С. 71–85. <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-71-85>
9. Гнутова Р.В., Толкач В.Ф., Несмелов И.Б. Идентификация, диагностика и филогенетический анализ вирусов овощных культур в агроценозах бассейна реки Амур (Хабаровский край) // Растительный мир Азиатской России: Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 2014. N 4. С. 71–77.
10. Какарека Н.Н., Толкач В.Ф., Сапоцкий М.В., Волков Ю.Г., Щелканов М.Ю. Насекомые-переносчики вирусных заболеваний картофеля на Дальнем Востоке // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 2019. Вып. 30. С. 191–199. <https://www.doi.org/10.25221/kurentzov.30.18>
11. Volkov Y.G., Kakareka N.N., Kozlovskaja Z.N., Balabanova L.A., Sapotskij M.V. Characterization of a novel Far Eastern potato virus Y isolates // Plant Pathology Journal. 2009. V. 8. N 2. P. 62–67. <https://www.doi.org/10.3923/ppj.2009.62.67>
12. Cho E.-K., Goodman R.M. Strains of soybean mosaic virus: Classification based on virulence in resistance soybean

- cultivars // *Phytopathology*. 1979. V. 69. P. 467–470. <https://www.doi.org/10.1016/j.virusres.2005.03.020>
13. Поливанова Т.А. Возбудители вирусных болезней сои // В сб.: Возбудители болезней сельскохозяйственных культур на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 51–58.
14. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Толкач В.Ф. Физико-химические свойства и биологические особенности штаммов вируса мозаики сои на Дальнем Востоке // *Сельскохозяйственная биология*. 2004. Т. 39. N 5. С. 109–112.
15. Толкач В.Ф. Таксономия фитопатогенных вирусов, выявленных на Дальнем Востоке России // В сб.: Становление и развитие фитовирусологии на Дальнем Востоке России. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 16–36.
16. Толкач В.Ф., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Козловская З.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. <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2019-4-121-133>
17. Fraile A., Malpica J.M., Aranda M.A., Rodriguez-Cerezo E., Garcia-Arenal F. Genetic diversity in tobacco mild green mosaic tobamovirus infecting the wild plant *Nicotiana glauca* // *Virology*. 1996. V. 223. N 1. P. 148–155. <https://www.doi.org/10.1006/viro.1996.0463>
18. Heinze C., Lesemann D.E., Ilmberger N., Willingmann P., Adam G. The phylogenetic structure of the cluster of tobamovirus species serologically related to ribgrass mosaic virus (RMV) and the sequence of streptocarpus flower break virus (SFBV) // *Archive Virology*. 2006. V. 151. N 4. P. 763–774. <https://www.doi.org/10.1007/s00705-005-0640-8>
19. Толкач В.Ф., Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Алиев М.Р., Щелканов М.Ю. Вирус огуречной мозаики в декоративных культурах на российском Дальнем Востоке // *Юг России: экология, развитие*. 2023. Т. 18. N 4. С. 91–103. <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2023-4-91-103>
20. Козловская З.Н., Гнutowa P.В. Иммунологическая характеристика дальневосточного и европейского серотипов кукумовирусов // *Доклады ВАСХНИЛ*. 1989. N 8. С. 14–18.
21. Devergne J.-C., Cardin L. Contribution a l'etude du virus de la mosaïque du concombre (CMV) IV. Essai de classification de plusieurs isolates sur la base de leur structure antigenique // *Annual Review of Phytopathology*. 1973. V. 5. N 4. P. 409–430.
22. Толкач В.Ф., Гнutowa P.В. Восточноазиатские изоляты вируса огуречной мозаики на декоративных растениях в Приморье // *Вестник защиты растений*. 2011. N 3. С. 45–52.
23. Крылов А.В. Вирусы растений Дальнего Востока. М.: Наука, 1992. 112 с.
24. Романова С.А. Итоги изучения вирусных, вироидных и микоплазменных болезней картофеля на Дальнем Востоке России // В сб.: Становление и развитие фитовирусологии на Дальнем Востоке России. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 175–192.
25. Минская Л.А., Новиков В.К., Костин В.Д. Физико-химические свойства вируса, поражающего подорожник азиатский на Дальнем Востоке // В сб.: Вирусы и вирусные болезни растений Дальнего Востока. Труды Биолого-почвенного института. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 61–69.
26. Толкач В.Ф., Коротаева С.Г., Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Гнutowa P.В. Некоторые характеристики карлавируса, вызывающего некротическую мозаику вики ложночиновой (*Vicia pseudorobus* Fisch. et Mey.) в Хабаровском крае // В сб.: Фитовирусы Дальнего Востока. Владивосток: Биолого-почвенный институт, 1993. С. 96–103.
27. Какарека Н.Н., Козловская З.Н., Волков Ю.Г., Плешакова Т.И., Сапоцкий М.В., Щелканов М.Ю. Неповирусы (Picornavirales, Secoviridae, Nepovirus) на юге Дальнего Востока: результаты многолетнего мониторинга // *Юг России: экология, развитие*. 2017. Т. 12. N 4. С. 105–119. <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2017-4-105-119>
28. Костин В.Д. Вирозы дикорастущих растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2005. 121 с.
29. Какарека Н.Н., Волков Ю.Г. Неповирусы и их влияние на природные биосистемы // *Материалы Всероссийской конференции с международным участием (Хабаровск, Россия; 28–30 сентября 2016 г.)*. Хабаровск: Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, 2016. С. 251–253.
30. Каверин А.В. «Экологические корни» причин ускоренного видообразования вирусов (взгляд с позиций теоретического наследия Н.Ф. Реймерса) // *Биосферное хозяйство: теория и практика*. 2021. N 4. С. 16–19.
31. Salem N., Mansour A., Ciuffo M., Falk B.W., Turina M. A new tobamovirus infecting tomato crops in Jordan // *Archives of Virology*. 2015. V. 161. N 2. P. 503–506. <https://www.doi.org/10.1007/s00705-015-2677-7>
32. Zhang S., Griffiths J.S., Marchand G., Bernards M.A., Wang A. Tomato brown rugose fruit virus: An emerging and rapidly spreading plant RNA virus that threatens tomato production worldwide // *Molecular Plant Pathology*. 2022. V. 23. N 9. P. 1262–1277. <https://www.doi.org/10.1111/mpp.13229>
33. Sande O.F.L., Orilio A.F., Chipiringo B.A.I., Xavier C.A.D., Zerbini F.M. Speciation driven by recombination in the evolution of tomato curly stunt virus in Mozambique // *Plant Pathology*. 2021. V. 70. N 4. P. 994–1002. <https://www.doi.org/10.1111/ppa.13342>
34. Ndunguru J., Sseruwagi P., Tairo F., Stomeo F., Maina S., Djinkeng A., Boykin L.M. Analyses of twelve new whole genome sequences of cassava brown streak viruses and Ugandan cassava brown streak viruses from East Africa: Diversity, supercomputing and evidence for further speciation // *PLoS ONE*. 2015. V. 10. N 10. P. e0139321. <https://www.doi.org/10.1371/journal.pone.0139321>

REFERENCES

- Krestov P.V., Verholat V.P. *Redkie rastitel'nye soobshchestva Primor'ya i Priamur'ya* [Rare plant communities of Primorye and Amur region]. Vladivostok, Biosoil Institute of FEBRAS Publ., 2003. 198 p. (In Russian)
- Shchelkanov M.Yu., Galkina I.V., Aramilev S.V., Surovy A.L., Fomenko P.V., Zhuravlev Yu.N. Far Eastern Bank of Biological materials (DV BBM) from large felines (Pantherinae) as a tool for improving the practice of law enforcement of Articles 226.1 and 258.1 of the Criminal Code of the Russian Federation. *Russian Journal of Criminology*, 2017, vol. 11, no. 1, pp. 146–153. (In Russian) [https://www.doi.org/10.17150/2500-4255.2017.11\(1\).146-153](https://www.doi.org/10.17150/2500-4255.2017.11(1).146-153)
- Zaporozhets T.S., Besednova N.N., Kalinin A.V., Somova L.M., Shchelkanov M.Yu. 80 years on guard of biological safety at the eastern borders of Russia. *Zdorov'e Naseleniya i Sreda Obitaniya*, 2021, no. 5, pp. 5–15. (In Russian) <https://www.doi.org/10.35627/2219-5238/2021-338-5-5-15>
- Shchelkanov M.Yu., Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Tolkach V.F. *Stanovlenie fitovirusologii na Dal'nem Vostoke v kontekste razvitiya otechestvennoj Virusologii* [Formation of phytovirusology in the Far East in the context of the development of domestic virology]. Vladivostok, Far Eastern University Publ., 2022, 142 p. (In Russian)
- Shchelkanov M.Yu., Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Sapotsky M.V., Tolkach V.F., Pleshakova T.I., Gapeka A.V., Galkina I.V. Organizatsiya Rossiiskoi gosudarstvennoi kolleksii virusov Vostochnoi Azii na baze DVO RAN [Organization of the Russian State Collection of viruses of East Asia on the basis of the FEB RAS]. *Nauchnye trudy mezhdunarodnykh nauchnykh chtenij «Primorskije Zori 2017»*, Vladivostok, 20-22 aprelya, 2017 [Scientific Proceedings of International Scientific Readings "Primorsky Dawns 2017",

- Vladivostok, April 20-22, 2017]. Vladivostok, 2017, pp. 466–470. (In Russian)
6. Volkov Yu.G., Moiseenko L.I., Kakareka N.N., Tolkach V. F., Sibiriyakova I.I., Gnutova R.V. Gorny clover mosaic virus – a new pathogen from the Potyvirus group. *Mikrobiologicheskii zhurnal* [Microbiological Journal]. 1994, vol. 56, no. 6, pp. 30–35. (In Russian)
 7. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Tolkach V.F., Dyakonov K.P., Moskvina T.V., Shchelkanov M.Yu. Aphids (Homoptera: Aphididae) – vectors of virus diseases in the Far East. *A.I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings*, 2019, no. 30, pp. 211–222. (In Russian) <https://doi.org/10.25221/kurentzov.30.20>
 8. Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Tolkach V.F., Tabakaeva T.V., Belov Yu.A., Muratov A.A., Shchelkanov M.Yu. Viral diseases of legumes in the south of the Russian Far East. *South of Russia: Ecology, Development*, 2021, vol. 16, no. 4, pp. 71–85. (In Russian) <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-71-85>
 9. Gnutova R.V., Tolkach V.F., Nesmelov I.B. Identification, diagnosis and phylogenetic analysis of vegetable crop viruses in agroecosystems of the Amur River basin (Khabarovsk Territory). *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii: Vestnik Tsentral'nogo sibirskogo botanicheskogo sada SO RAN* [Flora of Asian Russia: Bulletin of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS]. 2014, no. 4, pp. 71–77. (In Russian)
 10. Kakareka N.N., Tolkach V.F., Sapotskiy M.V., Volkov Yu.G., Shchelkanov M.Yu. Insects-vectors of viral diseases of potatoes in the Far East. *A.I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings*, 2019, no. 30, pp. 191–199. (In Russian) <https://www.doi.org/10.25221/kurentzov.30.18>
 11. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Balabanova L.A., Sapotskiy M.V. Characterization of a novel Far Eastern potato virus Y isolates. *Plant Pathology Journal*, 2009, vol. 8, no. 2, pp. 62–67. <https://www.doi.org/10.3923/ppj.2009.62.67>
 12. Cho E.-K., Goodman R.M. Strains of soybean mosaic virus: Classification based on virulence in resistance soybean cultivars. *Phytopathology*, 1979, vol. 69, pp. 467–470. <https://www.doi.org/10.1016/j.virusres.2005.03.020>
 13. Polivanova T.A. Pathogens of viral diseases of soybeans. In: *Vozbuditeli boleznej sel'skokhozyajstvennykh kul'tur na Dal'nem Vostoke* [Pathogens of agricultural crops in the Far East]. Vladivostok, Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., 1980. pp. 51–58. (In Russian)
 14. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Tolkach V.F. Physico-chemical properties and biological features of soybean mosaic virus strains in the Far East. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural Biology]. 2004, vol. 39, no. 5, pp. 109–112. (In Russian)
 15. Tolkach V.F. Taxonomy of phytopathogenic viruses detected in the Russian Far East. In: *Stanovlenie i razvitie fitovirusologii na Dal'nem Vostoke Rossii* [The formation and development of phytovirology in the Russian Far East]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 2002, pp. 16–36. (In Russian)
 16. 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 Far East. *South of Russia: Ecology, Development*, 2019, vol. 14, no. 4, pp. 121–133. (In Russian) <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2019-4-121-133>
 17. Fraile A., Malpica J.M., Aranda M.A., Rodriguez-Cerezo E., Garcia-Arenal F. Genetic diversity in tobacco mild green mosaic tobamovirus infecting the wild plant *Nicotiana glauca*. *Virology*, 1996, vol. 223, no. 1, pp. 148–155. <https://www.doi.org/10.1006/viro.1996.0463>
 18. Heinze C., Lesemann D.E., Ilmberger N., Willingmann P., Adam G. The phylogenetic structure of the cluster of tobamovirus species serologically related to ribgrass mosaic virus (RMV) and the sequence of streptocarpus flower break virus (SFBV). *Archive Virology*, 2006, vol. 151, no. 4, pp. 763–774. <https://www.doi.org/10.1007/s00705-005-0640-8>
 19. Tolkach V.F., Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Aliev M.R., Shchelkanov M.Y. Cucumber mosaic virus among ornamental crops in the Russian Far East. *South of Russia: Ecology, Development*, 2023, vol. 18, no. 4, pp. 91–103. (In Russian) <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2023-4-91-103>
 20. Kozlovskaya Z.N., Gnutova R.V. Immunological characteristics of the Far Eastern and European serotypes of cucumoviruses. *Doklady VASKhNIL* [Reports of All-Union Academy of Agricultural Sciences]. 1989, no. 8, pp. 14–18. (In Russian)
 21. Devergne J.-C., Cardin L. Contribution à l'étude du virus de la mosaïque du concombre (CMV) IV. Essai de classification de plusieurs isolates sur la base de leur structure antigénique. *Annual Review of Phytopathology*, 1973, vol. 5, no. 4, pp. 409–430. (In France)
 22. Tolkach V.F., Gnutova R.V. East Asian isolates of cucumber mosaic virus on ornamental plants in Primorye. *Vestnik zashchity rastenii* [Bulletin of Plant Protection]. 2011, no. 3, pp. 45–52. (In Russian)
 23. Krylov A.V. *Virusy rastenii Dal'nego Vostoka* [Viruses of plants of the Far East]. Moscow, Nauka Publ., 1992, 112 p. (In Russian)
 24. Romanova S.A. Results of the study of viral, viroid and mycoplasma diseases of potatoes in the Russian Far East. In: *Stanovlenie i razvitie fitovirusologii na Dal'nem Vostoke Rossii* [Formation and development of phytovirology in the Russian Far East]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 2002, pp. 175–192. (In Russian)
 25. Minskaya L.A., Novikov V.K., Kostin V.D. Physico-chemical properties of the virus affecting the Asian plantain in the Far East. In: *Virusy i virusnye bolezni rastenii Dal'nego Vostoka. Trudy Biologo-pochvennogo instituta* [Viruses and viral diseases of plants of the Far East. Proceedings of the Biological and Soil Institute]. Vladivostok, Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., 1977, pp. 61–69. (In Russian)
 26. Tolkach V.F., Korotaeva S.G., Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Gnutova R.V. Some characteristics of the carlavirus causing necrotic mosaic of vika lozhnochinova (*Vicia pseudorobus* Fisch. et Mey.) in the Khabarovsk Territory. In: *Fitovirusy Dal'nego Vostoka* [Phytoviruses of the Far East]. Vladivostok, Biologo-Soil Institute Publ., 1993, pp. 96–103.
 27. Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Volkov Yu.G., Pleshakova T.I., Sapotskiy 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, no. 4, pp. 105–119. (In Russian) <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2017-4-105-119>
 28. Kostin V.D. *Virozy dikorastushchikh rastenii Dal'nego Vostoka Rossii* [Viruses of wild plants of the Russian Far East]. Vladivostok, Dal'nauka Publ., 2005, 121 p. (In Russian)
 29. Kakareka N.N., Volkov Yu.G. Nepovirusy i ih vliyanie na prirodnye biosistemy [Nepoviruses and their influence on natural biosystems]. *Materialy Vserossiiskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, Khabarovsk, 28–30 sentyabrya 2016* [Materials of the All-Russian Conference with international participation, September 28-30, 2016]. Khabarovsk, 2016, pp. 251–253. (In Russian)
 30. Kaverin A.V. "Ecological roots" of the causes of accelerated speciation of viruses (a view from the standpoint of the theoretical heritage of N.F. Reimers). *Biosfernoe khozyaistvo: teoriya i praktika* [Biosphere Economy: Theory and Practice]. 2021, no. 4, pp. 16–19. (In Russian)
 31. Salem N., Mansour A., Ciuffo M., Falk B.W., Turina M. A new tobamovirus infecting tomato crops in Jordan. *Archives of Virology*, 2015, vol. 161, no. 2, pp. 503–506. <https://www.doi.org/10.1007/s00705-015-2677-7>
 32. Zhang S., Griffiths J.S., Marchand G., Bernards M.A., Wang A. Tomato brown rugose fruit virus: An emerging and rapidly spreading plant RNA virus that threatens tomato production

worldwide. *Molecular Plant Pathology*, 2022, vol. 23, no. 9, pp. 1262–1277. <https://www.doi.org/10.1111/mpp.13229>
33. Sande O.F.L., Orilio A.F., Chipiringo B.A.I., Xavier C.A.D., Zerbini F.M. Speciation driven by recombination in the evolution of tomato curly stunt virus in Mozambique. *Plant Pathology*, 2021, vol. 70, no. 4, pp. 994–1002. <https://www.doi.org/10.1111/ppa.13342>

34. Ndunguru J., Sseruwagi P., Tairo F., Stomeo F., Maina S., Djinkeng A., Boykin L.M. Analyses of twelve new whole genome sequences of cassava brown streak viruses and Ugandan cassava brown streak viruses from East Africa: Diversity, supercomputing and evidence for further speciation. *PLoS ONE*, 2015, vol. 10, no. 10, pp. e0139321. <https://www.doi.org/10.1371/journal.pone.0139321>

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Надежда Н. Какарека, Юрий Г. Волков, Валентина Ф. Толкач и Михаил Ю. Щелканов разработали концепцию статьи, подготовили ее текст, подбирали научную литературу по тематике статьи и проводили ее анализ. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Nadezhda N. Kakareka, Yuri G. Volkov, Valentina F. Tolkach and Mikhail Y. Shchelkanov developed the concept of the article, prepared its text, selected scientific literature on the subject of the article and analysed it. All authors participated equally in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism or other ethical transgressions.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Надежда Н. Какарека / Nadezhda N. Kakareka <https://orcid.org/0000-0002-2567-0452>
Юрий Г. Волков / Yuri G. Volkov <https://orcid.org/0000-0002-4631-1678>
Валентина Ф. Толкач / Valentina F. Tolkach <https://orcid.org/0000-0002-1893-9580>
Михаил Ю. Щелканов / Mikhail Yu. Shchelkanov <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>