

Потексвирусы (Tymovirales: Alphaflexiviridae, *Potexvirus*) и их актуальность для юга российского Дальнего Востока

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

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

²Дальневосточный федеральный университет, Школа медицины и наук о жизни, Владивосток, Россия

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

Контактное лицо

Михаил Ю. Щелканов, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН; заведующий кафедрой эпидемиологии, микробиологии и паразитологии Школы медицины и наук о жизни Дальневосточного федерального университета; директор научно-исследовательского института эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора; 690087, Приморский край, г. Владивосток, ул. Сельская, 1. Тел. +79245297109

Email adorob@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>

Формат цитирования

Толкач В.Ф., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Щелканов М.Ю. Потексвирусы (Tymovirales: Alphaflexiviridae, *Potexvirus*) и их актуальность для юга российского Дальнего Востока // Юг России: экология, развитие. 2025. Т.20, N 3. С. 8-24. DOI: 10.18470/1992-1098-2025-3-1

Получена 5 мая 2025 г.

Прошла рецензирование 14 июля 2025 г.

Принята 25 июля 2025 г.

Резюме

Цель: систематизация современных данных о фитовирусах из рода *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae), включая их актуальность для юга российского Дальнего Востока.

В работе описана ранняя (на протяжении первой половины XX века) история идентификации, таксономическое положение, видовой состав (включая действующие бинарные названия для всех известных, на сегодняшний день, 53 вирусов), морфология вириона, структура и схема экспрессии генома представителей рода *Potexvirus*. Подробно проанализированы биологические свойства штаммов 8 потексвирусов, обнаруженных на юге российского Дальнего Востока, хранящихся в коллекции Лаборатории вирусологии Федерального научного Центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук: X-вируса картофеля (PVX – Potato virus X), вируса кольцевой пятнистости гортензии (HRSV – Hydrangea ringspot virus), вируса мозаики цимбидиума (CyMV – Cymbidium mosaic virus), X-вируса лилии (LiVX – Lily virus X), вируса мозаики подорожника азиатского (PlaMV – *Plantago asiatica* mosaic virus), вируса мозаики белого клевера (WCIMV – White clover mosaic virus), аукуба-мозаики картофеля (PAMV – Potato aucuba mosaic virus), X-вируса хосты (HoVX – Hosta virus X).

Высокий уровень активности 8 вирусов из рода *Potexvirus* требует высокого уровня настороженности со стороны со стороны служб, обеспечивающих биологическую безопасность государства, а также обязательного учета при разработке научно-обоснованных мероприятий по обеспечению продовольственной безопасности российского Дальнего Востока.

Ключевые слова

Потексвирусы, Дальний Восток, X-вирус картофеля, вирус аукуба-мозаики картофеля, X-вирус лилии, X-вирус хосты, вирус кольцевой пятнистости гортензии, вирус мозаики цимбидиума, вирус мозаики подорожника азиатского, вирус мозаики белого клевера.

Potexviruses (Tymovirales: Alphaflexiviridae, *Potexvirus*) and their significance for the South of the Russian Far East

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

¹Federal Scientific Centre for Terrestrial Biota Biodiversity of East Asia, Vladivostok, Russia

²Far Eastern Federal University, School of Medicine and Life Sciences, Vladivostok, Russia

³G.P. Somov Institute of Epidemiology and Microbiology, Federal Service for the Oversight of Consumer Protection and Welfare (Rospotrebnadzor), Vladivostok, Russia

Principal contact

Mikhail Yu. Shchelkanov, Doctor of Sciences (Biology), Head, Department of Epidemiology, Microbiology and Parasitology, School of Medicine and Life Sciences, Far Eastern Federal University & Director, G.P. Somov Institute of Epidemiology and Microbiology, Federal Service for the Oversight of Consumer Protection and Welfare (Rospotrebnadzor), (Rospotrebnadzor); 1 Selskaya St, Vladivostok, Primorsky Krai, Russia 690087.

Tel. +79245297109

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., Shchelkanov M.Yu. Potexviruses (Tymovirales: Alphaflexiviridae, *Potexvirus*) and their significance for the South of the Russian Far East. *South of Russia: ecology, development*. 2025; 20(3):8-24. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2025-3-1

Received 5 May 2025

Revised 14 July 2025

Accepted 25 July 2025

Abstract

Aim. Systematisation of modern data on potexviruses from the genus *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae) including their relevance for the South of the Russian Far East.

The paper describes the early (during the first half of the XX century) identification history, taxonomic configuration, species composition (including valid binary names for all 53 viruses known to date), virion morphology, genome structure and expression scheme of members of *Potexvirus*. The biological properties of eight potexvirus strains described in the South of the Russian Far East and stored in the collection of the Laboratory of Virology in the Federal Scientific Centre for Terrestrial Biodiversity of East Asia, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences: Potato virus X (PVX), Hydrangea ringspot virus (HRSV), Cymbidium mosaic virus (CyMV), Lily virus X (LiVX), *Plantago asiatica* mosaic virus (PlaMV), White clover mosaic virus (WCIMV), Potato aucuba mosaic virus (PAMV), Hosta virus X (HoVX) have been analysed in detail.

The high level of activity of 8 viruses from *Potexvirus* requires a high level of vigilance on the part of the services ensuring the biological security of the state, as well as mandatory consideration when developing scientifically-based measures to ensure the food security of the Russian Far East.

Key Words

Potexviruses, Far East, Potato virus X, Potato aucuba mosaic virus, Lily virus X, Hosta virus X, Hydrangea ringspot virus, Cymbidium mosaic virus, *Plantago asiatica* mosaic virus, White clover mosaic virus.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на низкое естественное плодородие почв восточной оконечности Северной Евразии по сравнению с ее западной частью [1], а также климатические особенности Дальнего Востока, выражающиеся в недостатке влаги в начале вегетационного периода растений и ее переизбытке во второй половине лета и осенью вследствие муссонного характера климата [2], сельское хозяйство не только является одной из важнейших отраслей экономики региона, но его значение последовательно возрастает от года к году – особенно заметна эта тенденция в последнее десятилетие [3]. Согласно Федеральному закону № 119-ФЗ от 1 мая 2016 г. «Об особенностях предоставления гражданам земельных участков в Дальневосточном федеральном округе» каждый гражданин России имеет возможность безвозмездно получить один гектар земли на Дальнем Востоке для хозяйственного использования, что заметно подстегнуло региональную экономику. Сегодня сельскохозяйственное производство на Дальнем Востоке динамично развивается, демонстрируя одни из лучших показателей в нашей стране [4].

Одним из факторов, существенно снижающим эффективность сельского хозяйства, являются фитовирусы – обширная экологическая группа представителей домена Virae, вызывающие инфекции растений (Plantae) с различным уровнем развития патогенетического процесса [5]. Одним из таксонов, приковывающим к себе пристальное внимание специалистов-практиков, является род *Potexvirus*, который включает ряд чрезвычайно вредоносных вирусов. Представители этого рода повсеместно поражают цветковые растения, в том числе – актуальны для российского Дальнего Востока [6; 7].

Естественным следствием вступлением в силу Федерального закона N 212-ФЗ от 13 июля 2015 г. «О свободном порте Владивосток» стала интенсификация грузо-пассажирских потоков [8], что резко увеличило вероятность проникновения новых фитовирусов на территорию российского Дальнего Востока. Особую опасность такие интродукции представляют для Приморского края, который характеризуется чрезвычайно высоким уровнем биологического разнообразия, включая флористическое [9; 10]. Потексвирусы, обладающие высокой контагиозностью и способные распространяться в результате механических повреждений потенциальных хозяев, требуют постоянной настороженности со стороны служб, обеспечивающих биологическую и продовольственную безопасность государства.

В представленном обзоре обобщены современные представления о биологии, таксономии и патогенетическом потенциале потексвирусов, что необходимо для разработки научно-обоснованных мероприятий по купированию существующих и профилактике возможных угроз со стороны этого рода фитовирусов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранний этап изучения вирусов из рода *Potexvirus*

Потексвирусы были описаны уже в первой трети прошлого века, когда стала широко применяться ультрафильтрация вирусов, с помощью которой выдающийся русский физиолог растений Д.И. Ивановский

открыл вирус табачной мозаики (TMV – Tobacco mosaic virus) (Martellivirales: Virgaviridae, *Tobamovirus*) [6; 11].

В 1921 г. профессор фитопатологии Вагенингенского сельскохозяйственного колледжа (с 1966 г. – университета; Нидерланды) Н.М. Quanjers описал первый потексвирус – аукуба-мозаики картофеля (PAMV – Potato aucuba mosaic virus) [12].

В 1931 г. директор Кембриджской научно-исследовательской станции по изучению вирусов растений (Великобритания) К.М. Smith в процессе дифференциации возбудителей мозаичных болезней пасленовых впервые изолировал X-вирус картофеля (PVX – Potato virus X), отделив его от Y-вируса картофеля (PVY – Potato virus Y) (Patatavirales: Potyviridae, *Potyvirus*) [13]. Впоследствии PVX стал прототипным вирусом рода *Potexvirus*, и, более того, название этого рода этимологически восходит к названию своего прототипного представителя.

Вирус клевера 1-го типа (TrV-1 – *Trifolium virus 1*) был идентифицирован W.H. Pierce (1935) [14] и позже изолирован F. Weiss (1939) на модели гороха посевного (*Pisum sativum*) в качестве индикаторного растения [15]. В 1942 г. F. Johnson, используя для TrV-1 более широкий спектр индикаторов, установил, что этот вирус представляет собой микст: первый компонент, который поражал повилику полевую (*Cuscuta campestris*), но не вызывал инфекционный процесс в корневом горохе (*Vigna sinensis*), получил название вирус желтой мозаики клевера (CIYMV – Clover yellow mosaic virus); а второй компонент, действовавший противоположным образом, был назван вирус мозаики белого клевера (WCIMV – White clover mosaic virus) [16]. Несмотря на свои названия, CIYMV и WCIMV имеют широкий спектр потенциальных хозяев [17; 18].

Вирус кольцевой пятнистости гортензии (HRSV – *Hydrangea ringspot virus*) был открыт американским фитовирусологом Р. Брайли в 1954 г. Естественным хозяином этого вируса является гортензия крупнолистная (*Hydrangea macrophylla*). HRSV вызывает ярко-выраженную системную инфекцию у примулы мясистой (*Primula malacoides*), а в качестве растений-индикаторов используются гомфрена шаровидная (*Gomphrena globosa*) и марь киноа (*Chenopodium quinoa*) [19].

В 1958 г. F. Amelunxen установил, что инфекционный агент, который распространялся в результате прививки декоративных кактусов, является вирусом, по своим биохимическим и электронно-микроскопическим характеристикам близким к PVX.

¹ Знаменитый голландский фитопатолог Hendrik Marius Quanjers (1879–1961), внесший большой вклад в изучение вирусов растений, вписал свое имя и в историю дальневосточной фитовирусологии благодаря своей полемике с основоположником этого научного направления на Дальнем Востоке – Вольфом Григорьевичем Рейфманом (1917–1996) – о природе ржавой пятнистости картофеля: первый отстаивал концепцию вирусной этиологии, но В.Г. Рейфман доказал возникновение этого заболевания в результате неблагоприятных почвенных условий (см. подробности в [6]). The famous Dutch phytopathologist Hendrik Marius Quanjers (1879–1961), who made a great contribution to the study of plant viruses, inscribed his name in the history of Far Eastern phytovirology thanks to his polemic with the founder of this scientific field in the Far East, Wolf Grigorievich Reifman (1917–1996), about the nature of the potato rust spotting: the first defended the concept of viral etiology, but V.G. Reifman proved the occurrence of this disease as a result of unfavorable soil conditions (see details in [6]).

Новый вирус получил название X-вирус кактуса (CaVX – Cactus virus X) [20].

На советском Дальнем Востоке PVX был впервые идентифицирован в 1950-х гг. сотрудниками Дальневосточного научно-исследовательского института земледелия и животноводства (г. Хабаровск) [21] и лаборатории физиологии растений на Дальнем Востоке (г. Владивосток) [22] (в то время в отечественной научной литературе PVX именовался как *Solanum virus 1* [6]). В 1960-ые гг. в отделе физиологии и вирусологии растений Биолого-почвенного института Дальневосточного научного Центра АН СССР (в настоящее время – ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН) было показано широкое распространение PVX в сельхозугодиях: до разработки технологии оздоровления растений методом апикальной меристемы, PVX лидировал среди фитовирусов по уровню зараженности картофеля и обнаруживался в 80–100 % больных растений [23; 24]. Несколько позже в посадках картофеля на территории Приморского края был обнаружен PAMV [24; 25].

В 1980-ые гг. А.Х. Чунян и В.Ф. Толкач из БПИ ДВНЦ АН СССР обнаружили PVX в декоративных и садовых растениях [6; 26–28]. В процессе эколого-фитовирусологического мониторинга на Дальнем Востоке нашей страны на рубеже XX–XXI вв. были впервые выявлены CuMV [7; 29], HoVX [7; 29], HRSV [30; 31], LiVX [7; 29], PlaMV [32–34], WCIMV [29; 35; 36]. В настоящее время, штаммы этих вирусов сохраняются в коллекции лаборатории вирусологии ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (ЛВ ФНЦБ ДВО РАН) [6; 7; 37]. Оказалось, что потексвирусы достаточно широко представлены не

только среди возделываемых культур, но и в естественных фитоценозах. Многие из них вызывают серьезные поражения растений, имеют широкий круг хозяев, что делает их опасными, особенно для вегетативно размножаемых культур.

Таксономическое положение и видовой состав рода *Potexvirus*

Международный Комитет по таксономии вирусов (ICTV – International Committee on the Taxonomy of Viruses) сформировал таксон-предшественник *Potexvirus* в 1971 г., присвоив ему наименование «Potato virus X group». Этот таксон изначально включал CaVX, CIYMV, HRSV, PAMV, PVX, WCIMV. В разное время, к нему ошибочно относили вирусы из других таксономических групп: *Belladonna mottle virus* (BeMoV) (Tymovirales: Tymoviridae, *Tymovirus*), *Brome mosaic virus* (BrMV) (Alsuviricetes: Bromoviridae, *Bromovirus*), *Sowbane mosaic virus* (SoMV) (Sobelivirales: Solemoviridae, *Sobemovirus*), TMV [38].

В 1975 г. ICTV изменил название «Potato virus X group» на «Potexvirus group», а в 1993 г. наименование рода приобрело современный вид. Вплоть до 2004 г. *Potexvirus* существовал в качестве отдельного рода, а затем его ввели во вновь образованное семейство Flexiviridae, которое в 2009 г. разделили на 4 новых семейства (Alpha-, Beta-, Gamma- и Deltaflexiviridae), включив их в порядок Tymovirales. В настоящее время, *Potexvirus* входит в состав семейства Alphaflexiviridae, порядка Tymovirales, класса Alsuviricetes, типа Kitrinoviricota, царства Orthornavirae. Согласно релизу ICTV 2025 г. этот род включает 53 вида, представленных в табл. 1.

Таблица 1. Представители рода *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae)*

Table 1. Members of the genus *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae)*

Название вируса / Virus name			
собственное specific	аббревиатура abbreviation	бинарное binary	GenBank ID
Х-вирус тучного адениума <i>Adenium obesum virus X</i>	AoVX	<i>P. ecsadenii</i>	OR039325
Х-вирус альстромерии <i>Alstroemeria virus X</i>	AlstVX	<i>P. ecsalstroemeriae</i>	NC_007408
Вирус мозаики альтернантеры <i>Alternanthera mosaic virus</i>	AltMV	<i>P. alternantherae</i>	NC_007731
Х-вирус лука <i>Allium virus X</i>	AIVX	<i>P. ecsallii</i>	NC_012211
Асимптоматичный вирус амброзии 1-го типа <i>Ambrosia asymptomatic virus 1</i>	AmAV-1	<i>P. nesignambrosiae</i>	NC_055542
Вирус аспарагуса 3-го типа <i>Asparagus virus 3</i>	AspV-3	<i>P. triasparagi</i>	NC_010416
Вирус мозаики бабако <i>Babaco mosaic virus</i>	BabMV	<i>P. babaci</i>	NC_036587
Вирус мозаики бамбука <i>Bamboo mosaic virus</i>	BamVX	<i>P. bambusae</i>	NC_001642
Х-вирус кактуса <i>Cactus virus X</i>	CaVX	<i>P. ecsacti</i>	NC_002815
Колумбийский бессимптомный вирус маниоки <i>Cassava Colombian symptomless virus</i>	CsCSV	<i>P. colombiense</i>	KC505252
Вирус обыкновенной мозаики маниоки <i>Cassava common mosaic virus</i>	CsCMV	<i>P. marmorianihotis</i>	NC_001658
Х-вирус маниоки <i>Cassava virus X</i>	CsVX	<i>P. ecsmanihotis</i>	OP852337

Потексвирус хеностомы Chaenostoma potexvirus	ChPXV	<i>P. chaenostomae</i>	OL979628
Вирус желтой пятнистости цитрусовых Citrus yellow mottle-associated virus	CiYMAV	<i>P. citriflavimaculae</i>	PQ567898
Вирус желтого просветления жилок цитрусовых Citrus yellow vein clearing virus	CiYVCV	<i>P. citriflavivenae</i>	NC_026592.1
Вирус желтой мозаики клевера Clover yellow mosaic virus	CiYMV	<i>P. flavitriifolii</i>	NC_001753
Х-вирус книдиума Cnidium virus X	CnVX	<i>P. ecscnidii</i>	NC_055546.1
Вирус мозаики цимбидиума Cymbidium mosaic virus	CyMV	<i>P. cymbidii</i>	NC_001812.1
Вирус желтой крапчатости бересклета Euonymus yellow mottle associated virus	EuYMAV	<i>P. flavimaculae</i>	NC_055574.1
Вирус желтых жилок бересклета Euonymus yellow vein virus	EuYVV	<i>P. flavivenae</i>	NC_035190
Вирус мозаики лисохвоста Foxtail mosaic virus	FxMV	<i>P. setariae</i>	NC_001483
Х-вирус гибискуса Hibiscus virus X	HiVX	<i>P. ecshibisci</i>	PP115950
Х-вирус хосты Hosta virus X	HoVX	<i>P. ecshostae</i>	NC_011544
Вирус кольцевой пятнистости гортензии Hydrangea ringspot virus	HRSV	<i>P. hydrangeae</i>	NC_006943
Индийский вирус кольцевой пятнистости цитрусовых Indian citrus ringspot virus	ICiRSV	<i>P. citrindicum</i>	NC_003093
Х-вирус лилии Lily virus X	LiVX	<i>P. ecslilii</i>	NC_007192
Х-вирус салата Lettuce virus X	LVX	<i>P. ecslactucae</i>	NC_010832
Вирус слабой мозаики лагенарии Lagenaria mild mosaic virus	LaMMV	<i>P. lagenariae</i>	NC_043079
Вирус мозаики мальвы Malva mosaic virus	MalMV	<i>P. malvae</i>	NC_008251
Х-вирус мяты Mint virus X	MVX	<i>P. ecsmenthae</i>	NC_006948
Вирус мозаики нандины Nandina mosaic virus	NaMV	<i>P. ecsnandinae</i>	AY800279
Х-вирус нерины Nerine virus X	NerVX	<i>P. ecsnerinis</i>	NC_007679
Вирус мозаики нарцисса Narcissus mosaic virus	NMV	<i>P. narcissi</i>	NC_001441
Х-вирус опунции Opuntia virus X	OpVX	<i>P. ecsopuntiae</i>	NC_006060
Вирус мозаики папайи Papaya mosaic virus	PaMV	<i>P. papayae</i>	D13957
Х-вирус папайи Papaya virus X	PaVX	<i>P. ecscaricae</i>	MN265368
Вирус мозаики пепино Pepino mosaic virus	PeMV	<i>P. pepini</i>	NC_004067
Вирус аукуба-мозаики картофеля Potato aucuba mosaic virus	PAMV	<i>P. marmoraucuba</i>	NC_003632
Х-вирус фаюса Phaius virus X	PhaVX	<i>P. ecsphaii</i>	NC_010295
Х-вирус питайи Pitaya virus X	PitVX	<i>P. ecspitayae</i>	NC_024458
Вирус мозаики азиатского подорожника Plantago asiatica mosaic virus	PlaMV	<i>P. marmorplantagonis</i>	NC_003849
Вирус мозаики подорожника Plantago mosaic virus	PlMV	<i>P. ecsplantagonis</i>	PV167217
Х-вирус картофеля Potato virus X	PVX	<i>P. ecspotati</i>	EU021215
Х-вирус шлюмбергеры Schlumbergera virus X	SchIVX	<i>P. ec Schlumbergerae</i>	NC_011659

Вирус мозаики сенны Senna mosaic virus	SeMV	<i>P. marmorsennae</i>	NC_030746
Вирус слабого пожелтения кромки листа клубники Strawberry mild yellow edge virus	StMYEV	<i>P. fragariae</i>	NC_003794
Вирус красной мозаики диоскореи Tamus red mosaic virus	TaRMV	<i>P. marmordioscoreae</i>	NC_016003
X-вирус черепаховой травы Turtle grass virus X	TGVX	<i>P. ecsthalassiae</i>	NC_040644
X-вирус тюльпана Tulip virus X	TuVX	<i>P. ecstulipae</i>	NC_004322
X-вирус ванили Vanilla virus X	VVX	<i>P. ecsvanillae</i>	NC_035205
Вирус мозаики белого клевера White clover mosaic virus	WCIMV	<i>P. trifolii</i>	NC_001441
X-вирус ямса Yam virus X	YVX-WX1	<i>P. ecdioscoreae</i>	NC_025252
X-вирус зигокактуса Zygocactus virus X	ZygVX	<i>P. ecszygocacti</i>	NC_006059

* Порядок перечисления вирусов соответствует латинскому алфавиту. Синим фоном выделены вирусы, обнаруженные на территории российского Дальнего Востока

* The virus enumeration order is according to the Latin alphabet. The viruses found in the Russian Far East are highlighted with a blue background

Тонкая структура рода *Potexvirus* разработана недостаточно подробно: выделен пока лишь единственный подрод *Mandarivirus*, который включает вирусы, поражающие цитрусовые (Citrinae): ICiRSV, CiYMAV и CiYVCV. Вместе с тем, молекулярно-генетические данные (см. рис. 2) свидетельствует в пользу того, что в *Potexvirus* должны быть выделены ещё, по меньшей мере, четыре подрода. *Mandarivirus* в статусе рода был сформирован в 2004 г. в составе бывшего семейства Flexiviridae, в 2009 г. был перемещён в семейство Alphaflexiviridae, а в 2020 г. был реформирован в подрод [39].

В марте 2021 г. ICTV предложил самую радикальную новацию за все время существования вирусологии — переход от собственных названий вирусов к бинарному формату [40; 41]. Однако это предложение ещё не нашло всеобщего признания, поэтому в табл. 1 представлены как бинарные, так и более привычные собственные названия потексвирусов.

Характеристика вириона представителей рода *Potexvirus*

Вирионы потексвирусов являются безоболочечными (т.е. лишены внешнего липидного бислоя), имеют гибкую нитевидную форму с характерными размерами 470–580 × 12–13 нм — это минимальная длина² по сравнению с другими родами Alphaflexiviridae: 780–800 нм у *Allexivirus*; 710–720 нм у *Botrexvirus*; 630–640 нм у *Lolavirus* (диаметр у всех 12–13 нм). Плавучая плотность потексвирусных вирионов в градиенте хлорида цезия составляет 1,31 г/см³, коэффициент седimentации в водных растворах S_{20,w}=115–130 S [42]. На электронно-микроскопических фотографиях вирионы выглядят

слегка изогнутыми проволокоподобными структурами (рис. 1).

Поверхность вирионов формируется молекулами оболочечного белка (CP — coat protein) массой 20–28 кДа, которые укладываются в надмолекулярную структуру спиральной симметрии с шагом 3,3–3,7 нм (чуть менее 9 молекул CP на шаг спирали). Поскольку вирион потексвирусов состоит из 1000–1500 молекул CP, уложенных однослойно, то, следовательно, вирион содержит 110–170 витков белковой спирали. Вирионная РНК уложена во внутреннем канале диаметром 3,3 нм. Имеются данные о том, что N-конец CP у PVX гликозилирован и способствует формированию сольватной оболочки близ поверхности вириона [43].

Вирионы потексвирусов термостабильны, хорошо переносят замораживание-размораживание, однако при длительном криохранении молекулы CP могут подвергаться частичному протеолизу [42].

Потексвирусные CP иммуногенны и способствуют получению антисывороток с высокими титрами. Вместе с тем, внутриродовая иммунологическая кросс-реактивность у *Potexvirus* выражена слабо, поэтому серологическая идентификация вирусов этого рода характеризуется высокой специфичностью [6; 42; 44; 45].

Организация и экспрессия генома у представителей рода *Potexvirus*

Геном потексвирусов представлен односегментной одноцепочечной плюс-смысловой 5'-m⁷G-кэпированной и 3'-полиаденилированной РНК, способной выступать в качестве мРНК длиной 5,7–6,8 kb. Иерархия полногеномных нуклеотидных последовательностей вирусов из рода *Potexvirus* представлены на рис. 2.

Обогащенная А-С-парами 5'-некодирующая область (UTR — untranslated region) длиной 80–110 нуклеотидов расположена выше пяти открытых рамок считывания (ORF — reading frame): ORF1 кодирует РНК-зависимую РНК-полимеразу (RdRp — RNA-dependent RNA-polymerase) (147–191 кДа), также имеющую активность геликазы и метилтрансферазы; ORF2 — белок TGB1 (triple gene block 1) (24–26 кДа), участвующий в

² Если не учитывать род *Sclerodarnavirus*, единственный представитель которого — вирус ослабления склеротинии (SsDARV — *Sclerotinia sclerotiorum* debilitation-associated RNA virus) — не имеет оболочечных белков и не формирует вирион [42].

If we ignore the genus *Sclerodarnavirus*, the only representative of which is the *Sclerotinia attenuation* virus (SsDARV — *Sclerotinia sclerotiorum* debilitation-associated RNA virus), it does not have envelope proteins and does not form a virion [42].

осуществлении геликазной активности и перемещении вируса от клетки к клетке через плазмодесмы (направляет к плазмодесмам везикулы, сформированные из мембран эндоплазматического ретикулума белками TGB2 и TGB3); ORF3 – белок TGB2 (11–14 кДа), который совместно с TGB3 формирует в

эндоплазматическом ретикулуме вирус-содержащие везикулы; ORF4 – белок TGB3 (6–11 кДа), который совместно с TGB2 формирует в эндоплазматическом ретикулуме вирус-содержащие везикулы; ORF4 – структурный белок CP (20–28 кДа). Длина 3'-UTR составляет 100–120 нуклеотидов (рис. 3) [42; 46–48].

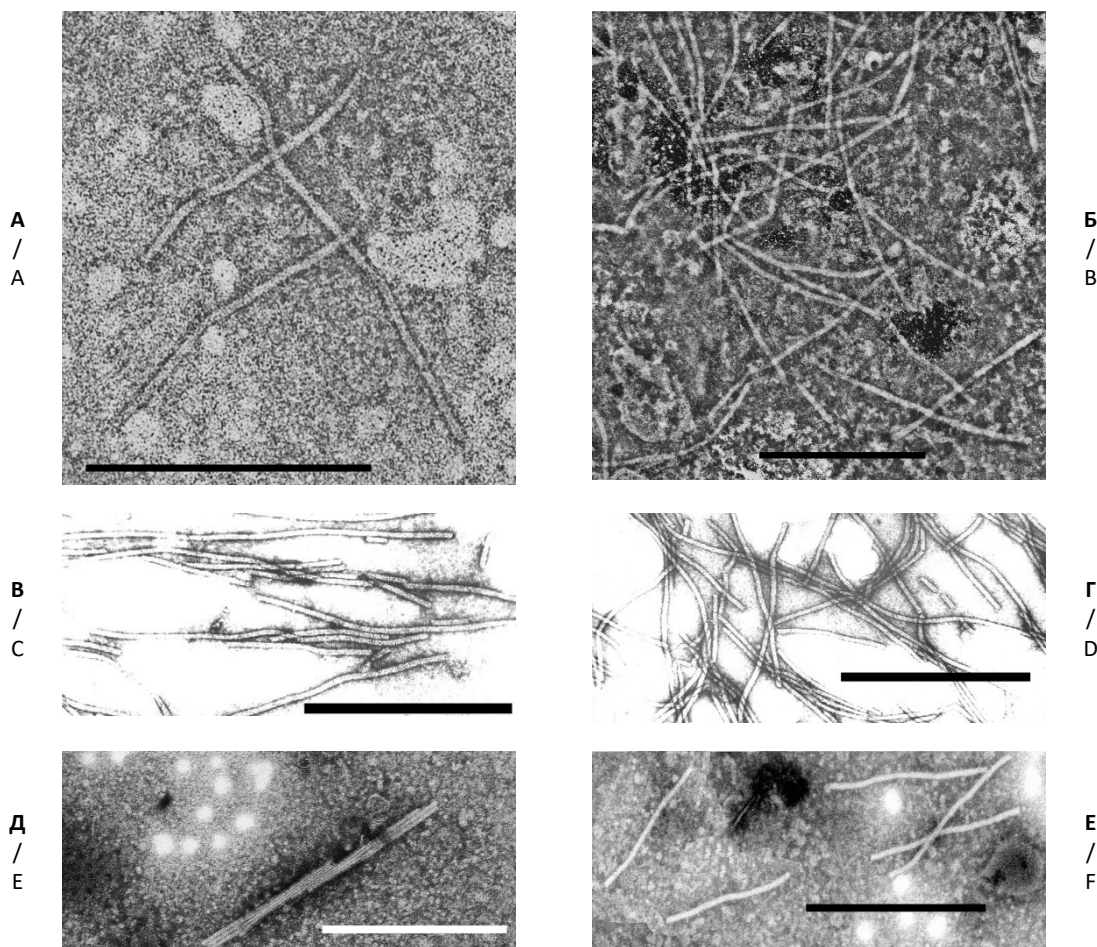


Рисунок 1. Морфология вирионов представителей рода *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae) на примере штаммов из коллекции ЛВ ФНЦБ ДВО РАН (длина масштабной линии равна 500 нм): А – X-вирус картофеля (PVX); Б – вирус мозаики белого клевера (WCIMV); В – приморский вариант вируса мозаики азиатского подорожника (PlaMV); Г – сахалинский вариант PlaMV; Д – X-вирус лилии (LiVX); Е – X-вирус хосты (HoVX)

Figure 1. Virion morphology of members of *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae) using the example of strains from the collection of the Laboratory of Virology, Federal Scientific Centre, East Asia Terrestrial Biodiversit, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (length of scale line - 500 nm):

A – potato virus X (PVX); B – white clover mosaic virus (WCIMV); C – Primorsky variant of the *Plantago asiatica* mosaic virus (PlaMV); D – Sakhalin variant of PlaMV; E – lily virus X (LiVX); F – hosta virus X (HoVX)

После заражения хозяина (как правило – механическим путем, хотя возможен и векторный путь передачи листогрызущими насекомыми) и проникновения вируса в клетку-мишень вирионная РНК выступает в роли мРНК и с неё транслируется RdRp, которая синтезирует минус-смысловую РНК, выступающую в роли матрицы для трех субгеномных плюс смысловых РНК (сгРНК, она же мРНК), которые транслируются в вирусные белки. Первая сгРНК включает ORF1; вторая сгРНК – ORF2, ORF3, ORF4; третья сгРНК – ORF5 [42].

Потексвирусы, выявленные на юге российского Дальнего Востока

Первым – в научно-историческом отношении – потексвирусом в регионе является PVX, который был

идентифицирован здесь ещё в начале 1950-х гг. [6; 21; 22]. Впрочем, этот же вирус является и первым по степени своей вредоносности и уровню угроз, создаваемых для продовольственной безопасности: PVX чрезвычайно контагиозен, легко передается механически, быстро и в значительных количествах накапливается в тканях хозяина и поэтому широко используется как модельный объект в вирусологических и молекулярно-биологических исследованиях. Например, успехи в изучении именно потексвирусов в существенной мере способствовали расшифровке механизмов взаимодействия факторов вирулентности и продуктов генов резистентности (R-генов) хозяйского организма [48; 49].

PVX характеризуется высоким уровнем штаммового разнообразия [7; 37]. По характеру симптомов, молекулярно-биологическим свойствам и антигенной активности штаммы этого вируса были разделены на 4 группы: высоковирулентные (некротизирующие); средневирulentные (мозаичные); низковирulentные (хлоротичные) и латентные (бессимптомные) [50]. На юге российского Дальнего Востока были выявлены несколько штаммов, резко отличающихся по симптоматике. Наиболее суровым проявлением

отличался штамм, получивший наименование «Таежный», который вызывал некротизацию листьев вплоть до опадения [51]. Были изучены латентные штаммы, никак не проявляющиеся на растениях. Один из таких бессимптомных штаммов, названный «Уссурийский», был использован в экспериментах по перекрестной противовирусной защите [52]. При этом была показана возможность вакцинации картофеля от заражения сильновирulentными штаммами [53].

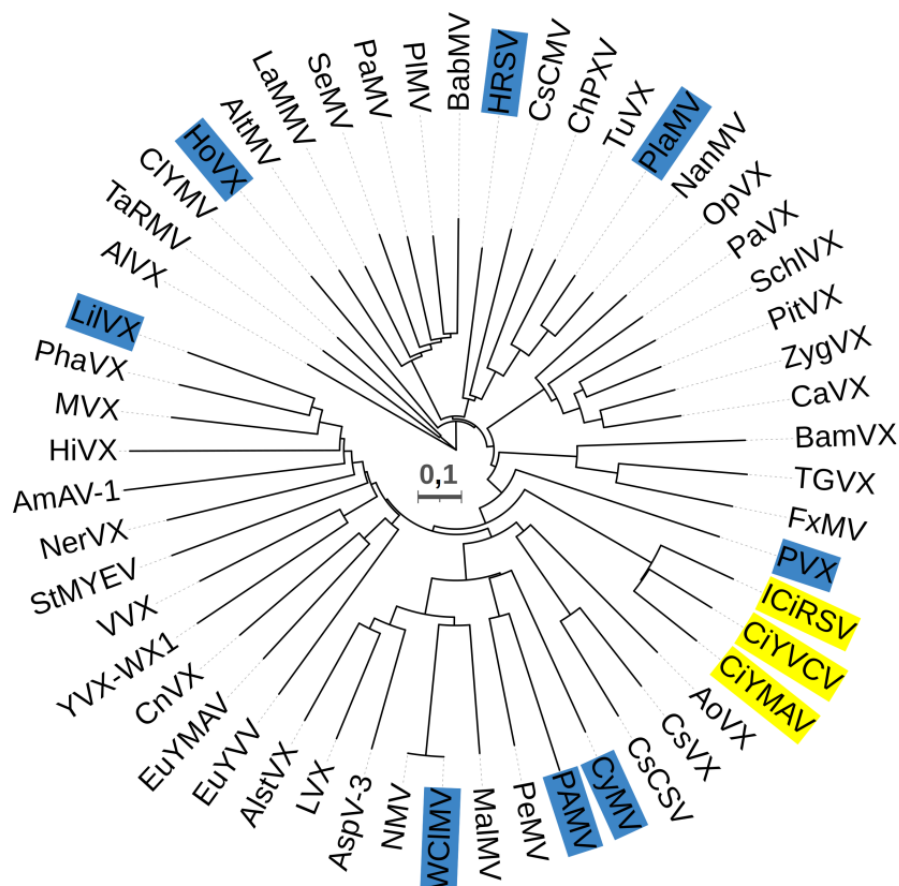


Рисунок 2. Дендрограмма иерархических отношений между полногеномными нуклеотидными последовательностями вирусов из рода *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae): аббревиатуры и идентификационный номера GenBank – см. в табл. 1; желтым фоном выделены вирусы из подрода *Mandarivirus*, синим – обнаруженные на юге российского Дальнего Востока

Figure 2. Dendrogram of hierarchical relationships between complete nucleotide sequences of viruses from *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae): for abbreviations and GenBank identification numbers – see Table 1; viruses of the subgenus *Mandarivirus* are highlighted in yellow, whilst those found in the south of the Russian Far East are highlighted in blue

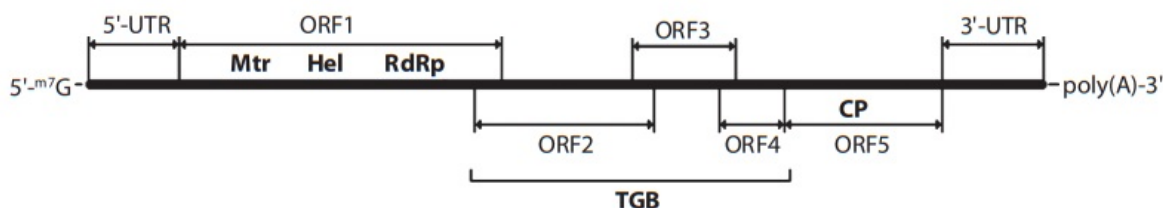


Рисунок 3. Структура генома представителей рода *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae)
 Подробности – в тексте статьи

Figure 3. Genome structure of members of *Potexvirus* (Tymovirales: Alphaflexiviridae)
 See details in text of article



Рисунок 4. Симптомы инфекции вируса аукуба-мозаики картофеля (PAMV) на картофеле
Figure 4. Symptoms of potato aucuba mosaic virus (PAMV) infection on potatoes

В 1970-ые гг. изоляты PVX регулярно выделялись в теплицах цветоводческих хозяйств Владивостока, Уссурийска и Находки на петунии гибридной (*Petunia hybrida*) с симптомами угнетения роста, мозаичными листьями загнутыми вниз. Зараженность растений в некоторых теплицах достигала 100 %. Физико-химические характеристики вирионов из петунии (рис. 1А): точка термической инактивации (ТТИ) 65–66 °С; период сохранения инфекционности (ПСИ) – 30 сут.; предельное разведение сока (ПРС) – 10^{-3} – 10^{-4} . На растениях белены черной (*Hyoscyamus niger*) с симптомами морщинистости листьев и крапчатой мозаики PVX изолировался в смеси с TMV, избавиться от которого удавалось только в результате многократного пассивирования. Для штамма из белены: ТТИ 67–68 °С, ПСИ 30 сут., ПРС 10^{-5} – 10^{-6} . Все изоляты из белены и петунии обладали хорошим аффинитетом с антисывороткой к штаммам PVX, выделенным из картофеля. На петунии выявлялся и более термостабильный изолят PVX с ТТИ 69–70 °С и ПРС 10^{-5} – 10^{-6} . Установлено, что это самостоятельные штаммы PVX, обладающие высокой степенью адаптации к указанным хозяевам [27].

На производственном участке Ботанического сада ДВО РАН во Владивостоке с помощью серологических методов выявлен PVX в хризантемах со слабо крапчатыми и слегка деформированными листьями. Симптомы проявлялись наиболее отчетливо в период интенсивного роста растений [28]. Изученные штаммы по биологическим характеристикам были отнесены к опасным штаммам PVX (высоко- и средневирulentным), вызывающим серьезные заболевания растений. Были получены высокочувствительные и специфичные антисыворотки к разным штаммам X-вируса картофеля, которые, впоследствии были использованы для выявления вируса в полевых и лабораторных исследованиях. Причем наиболее чувствительной была антисыворотка к слабовирulentному штамму.

В 1960–1970-ые гг. с использованием специфических антисывороток в Приморском крае на картофеле был идентифицирован PAMV [24; 25; 31]. Этот вирус (известный также как F-вирус картофеля)

менее распространен по сравнению с PVX (как на Дальнем Востоке, так и во всем мире), хотя тоже представляет серьезную опасность для биоразнообразия и сельского хозяйства, поражая значительный круг потенциальных хозяев. Наиболее характерные симптомы, вызываемые PAMV на картофеле – образование ярких желтых пятен (аукуба-мозаика) (рис. 4), хотя может встречаться и бессимптомное носительство. Длина вирионов PAMV больше, чем у большинства потексвирусов (порядка 580 нм). А.В. Крыловым и Р.В. Гнутовой (1973, 1975) установлено распространение PAMV на отдельных сортах в коллекционных посевах Дальневосточной опытной станции ВИР и семеноводческих посевах ряда хозяйств Приморского и Хабаровского краев [54; 55].

PAMV в присутствии PVY может неперсистентно передаваться тлями (Hemiptera: Aphidoidea), что не свойственно другим представителям *Potexvirus* [56] – это объясняется уникальным хелперным механизмом PVY по отношению к PAMV: N-концевой участок CP PAMV содержит триплет Asp-Ala-Gly, который при помощи хелперной протеазы (HC-Pro – helper component protease) PVY способен связываться с эпикутикой стилета тли [42].

В качестве индикаторных растений для PAMV лучше всего подходят перец однолетний (*Capsicum annuum*) и табак клейкий (*Nicotiana glutinosa*), на которых вирус вызывает яркую мозаику на 10 сут. после инокуляции. PAMV хорошо накапливается в дурмане обыкновенном (*Datura stramonium*), но не вызывает у него видимых симптомов [57]. Для штаммов PAMV: ТТИ 65 °С (некоторые штаммы выдерживают температуру до 70 °С), ПСИ 3–4 сут., ПРС 10^{-4} – 10^{-6} [58]. Была обнаружена гетерогенность CP PAMV вследствие частичного протеолиза этого белка во время хранения: 27,6, 24,1 и 21,6 кДа [59; 60].

PAMV является сильным иммуногеном и легко идентифицируется с помощью серологических методов. До сих пор отсутствуют данные иммунологической кросс-реактивности PAMV с другими потексвирусами [6; 54; 55; 61].

PAMV на Дальнем Востоке России был впервые выделен в 1968 г. в естественном фитоценозе южной

части о. Сахалин, а в 1971 г. – на юге Приморского края, в окрестностях с. Нежино. Однако первая научная публикация о PlaMV появилось в 1976 г. [33]. Были изучены физико-химические и молекулярно-биологические характеристики, антигенные и биологические свойства PlaMV, по результатам которых этот патоген был включен в группу (впоследствии род) потексвирусов. Выявлена циркуляция на юге российского Дальнего Востока, по крайней мере, двух вариантов PlaMV: приморского и сахалинского (рис. 1Б–Г, 5) [31; 34; 45]. Приморский штамм удалось передать на 87 видов из 238 инокулированных, а

сахалинский – на 59 из 139. Среди хозяев этого вируса – значительное количество декоративных растений из астровых (Asteraceae), гвоздичных (Caryophyllaceae), амарантовых (Amaranthaceae), лилейных (Liliaceae). Характерной особенностью PlaMV является возможность бессимптомного вирусоносительства. Еще одной особенностью выявленных изолятов являлось то, что они не заражали пасленовые (*Solanaceae*). Следует отметить, что на о. Сахалин на подорожнике был выявлен еще и PVX, который хорошо передавался на пасленовые.



Рисунок 5. Симптомы инфекции вируса мозаики азиатского подорожника (PlaMV)

в подорожнике азиатском: А – приморский штамм; Б – сахалинский штамм

Figure 5. Symptoms of *Plantago asiatica* mosaic virus (PlaMV) infection in Asian plantain:

A – Primorsky strain; B – Sakhalin strain

PlaMV довольно стабилен: при 18–22°C сохраняет инфекционность 3–5 сут. (приморский вариант) и до 18 сут. (сахалинский вариант). При 4°C полуочищенный препарат вируса сохранял инфекционность свыше 2 лет [34]. Важным свойством PlaMV является его высокая генетическая и фенотипическая гетерогенность [34; 62–64]. В коллекции ЛВ ФНЦБ ДВО РАН хранятся несколько штаммов этого вируса, изолированных в южной части Приморского края. Было проведено секвенирование полноразмерного генома PlaMV (табл. 1) и доказано его существенное отличие от PVX [65], что важно в связи с тем, что PlaMV имеет, хотя и слабую, но все же ненулевую кросс-реактивность с PVX.

В естественных фитоценозах на территории Приморского края были обнаружены штаммы PlaMV, различающиеся по вызываемым ими симптомам и разделенные территориально. Один из штаммов вызывал некротическую реакцию и на подорожнике азиатском, и на пасленовых (рис. 6), которые ранее изолированными штаммами этого вируса штаммами не заражались.

Как фундаментальный, так и практический интерес представляет вопрос о происхождении PlaMV. На юге о. Сахалин распространенность этого вируса значительна, а зараженность подорожника (по крайней мере – в окрестностях Долинска и Анивы) достигает 50–80 %. В северной части о. Сахалин (Тымовское, Александровск-Сахалинский) в 1970-ые гг. PlaMV

встречался намного реже. В Приморском крае наблюдаются отдельные очаги заболевания в южных районах (Хасанском, Надеждинском) и в пригороде Владивостока. Учитывая широкое распространение PlaMV на Японских о-вах [63; 64], наиболее вероятным сценарием была инвазия оттуда PlaMV на о. Сахалин и в Приморье.

На Дальнем Востоке в 1960–1970 гг. обширные посевные площади были заняты клевером полевым (*Trifolium pratense*). Имелись выведенные в регионе высокопродуктивные сорта, семена которых экспортировались за рубеж. Поскольку клевер – многолетняя культура, он накапливает высокий инфекционный фон. И одним из наиболее вредоносных вирусов, поражающих растения из рода *Trifolium* является WCIMV. Круг хозяев этого вируса включает в себя практически все виды культивируемых бобовых (Fabaceae) [6; 7; 17]. WCIMV является типичным природно-очаговым вирусом и наиболее часто встречается на клевере ползучем (*T. repens*), который во многих странах является основным пастбищным бобовым растением. Поскольку WCIMV, как и большинство потексвирусов, очень контагиозен, в ряде случаев зараженность этого растения достигает высокого уровня (до 60 %). При этом WCIMV снижает продуктивность клевера до 40 % по сухому веществу и заметно уменьшает длину ползучих побегов [66; 67].



Рисунок 6. Симптомы инфекции некротическим штаммом вируса мозаики азиатского подорожника (PlAMV), изолированным на территории Приморского края: А – в подорожнике азиатском; Б – в петунии гибридной
Figure 6. Symptoms of infection from necrotic strains of *Plantago asiatica* mosaic virus (PlAMV) isolated in Primorsky Krai: A – in Asian plantain; B – in hybrid petunia

WCIMV был впервые идентифицирован в Приморском крае и на о. Сахалин в 1977 г. [35]: на различных видах клевера инфекция этого вируса вызывает симптомы мозаики, крапчатости, хлоротичной пятнистости, деформации и морщинистости листьев и задержки роста растений (рис. 1Б, 7). На горохе посевном (*Pisum sativum* L.) в условиях Приморского края WCIMV вызывает темно-зеленую пятнистость, деформацию листьев, усыхание до полной гибели растения. При механической передаче вируса на инокулированных листьях растений-индикаторов – фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*) бобе садовом (*Faba bona*), горохе коровьем (*Vigna sinensis*) – образуются хлоротичные пятна и кольца, локальные некрозы и некротические штрихи, системное заражение характеризуется мозаикой и хлоротичной пятнистостью [35; 36]. Выявленный в Приморском крае изолят имел следующие физико-химические характеристики: ТТИ 65–70 °С, ПСИ более 10 сут., ПРС 10^5 – 10^6 . Экспериментальный спектр хозяев WCIMV включал в себя 24 вида 7 семейств из 52 инокулированных. Среди пасленовых удалось заразить только петунию гибридную. В результате эколого-вирусологического мониторинга в популяциях дикорастущих видов бобовых WCIMV выявлен на горошке однопарном (*Vicia unijuga*) и клевере люпиновом (*T. lupinaster*) [29].

На юге российского Дальнего Востока WCIMV представлен двумя типами штаммов, получившими наименования «мозаичный» и «пятнистый». Была получена высокоспецифичная антисыворотка против WCIMV, с помощью которой во многих районах Приморского и Хабаровского краев были выявлены растения клевера, зараженные этим вирусом [36].

В 1970-х гг. в оранжереях Владивостокского треста зеленого строительства и Ботанического сада ДВО РАН были обнаружены растения гортензии древовидной (*Hydrangea arborescens*) с симптомами в виде хлоротичных колец, полуколец и пятен. Наблюдения показывали, что наиболее четкие симптомы выявлены на

старых листьях (слабая кольцевая пятнистость, иногда красноватого цвета, молодые листья чаще имели нормальную зеленую окраску). Позднее листьями пораженных растений гортензии инфицировали здоровые особи. Спустя 4 месяца на листьях зараженных растений появились симптомы в виде кольцевой пятнистости, характерной для естественно пораженных растений. В препаратах, приготовленных из сока больного растения, в электронном микроскопе были выявлены нитевидные вирусные частицы. Вирус сохранял свои инфекционные свойства в комнатных условиях 21 сут., ТТИ 72–73 °С. Передача через семена и тлями *Mysus persicae* не выявлена. В состав вирионов входит одноцепочечная РНК и единственный полипептид 25,8 кДа. Возбудитель был идентифицирован как дальневосточный вариант HRSV [30; 31; 59; 60].

На образцах орхидей в Приморском крае были выявлены заболевания вирусной этиологии. Симптомы у разных видов отличались: у *Odontoglossum* spp. наблюдалась некротическая кольцевая мозаика, а у *Laelia* spp. и *Phalenopsis* spp. – некротическая пятнистость листьев (рис. 8). В препаратах из сока больных растений обнаружены слегка изогнутые нитевидные вирионы длиной около 480 нм. Изоляты, выявленные на лелии и одонтоглосуме, были способны заражать марь амарантоцветную (*Chenopodium amaranticolor*), свеклу обыкновенную (*Beta vulgaris*), огурец посевной (*Cucumis sativus*), дурман обыкновенный (*Datura stramonium*), гомфрену шаровидную (*Gomphrena globosa*), циннию элегантную (*Zinnia elegans*), настурцию большую (*Tropaeolum majus*). В то же время, растения из семейств капустовые (Brassicaceae) и бобовые (Fabaceae) оказались резистентны к вирусной инфекции. Не удалось инфицировать и ряд растений из семейства пасленовые (Solanaceae): перец ягодный (*Capsicum frutescens*), томат съедобный (*Lycopersicon esculentum*), табак клейкий (*Nicotiana glutinosa*), табак настоящий (*N. tabacum*), петунию гибридную (*Petunia hybrida*).



Рисунок 7. Симптомы инфекции вируса мозаики белого клевера (WCIMV) на клевере ползучем

Figure 7. Symptoms of white clover mosaic virus (WCIMV) in *Trifolium repens*



Рисунок 8. Симптомы инфекции вируса мозаики цимбидиума (CyMV) на листьях *Phalaenopsis* sp.

Figure 8. Symptoms of cymbidium mosaic virus (CyMV) in leaves of *Phalaenopsis* sp.

Оба изолята вируса оказались достаточно стабильными. У изолята из *Odontoglossum* spp. ТТИ 60–65 °С, ПСИ 23 сут., ПРС 10^{-7} – 10^{-8} . Изолят из *Laelia* spp. был более термостабилен: ТТИ 70–75 °С, ПСИ 15 сут., ПРС 10^{-8} – 10^{-9} . Установлено отдаленное антигенное родство обоих вирусных штаммов с антисыворотками против PVX. По физико-химическим и биологическим характеристикам патоген идентифицирован как CyMV. Этот вирус, как и большинство потексвирусов, не имеет насекомых-переносчиков, очень контагиозен, передается контактно при технологических операциях и инокуляцией соком зараженного растения.

Таким образом, было доказано присутствие в орхидеях в Приморском крае CyMV. Распространение этого контагиозного вируса в регионе, по-видимому, связано с завозом посадочного материала цветоводами-любителями из-за рубежа.

На юге российского Дальнего Востока выявлены культивируемые растения лилии белоснежной (*Lilium*

candidum) и дикорастущей лилии тигровой (*L. tigrinum*) с симптомами штриховатости и полосатости (рис. 9). Кроме того, на *L. tigrinum* выявлено заболевание, характеризующееся полосатостью, искривлением листьев и отмиранием верхушки. В препаратах всех штаммов выявлены нитевидные вирионы, характерные для *Potexvirus* (рис. 1Д).

С помощью антисыворотки PVX в соке больных лилий выявили отдаленно родственный антиген. Вирус удавалось передать механическим путем на гомфрену шаровидную (*Gomphrena globosa*) (симптомы заболевания: некрозы с малиновым окаймлением), шпинат новозеландский (*Tetragonia expansa*) (хлоротические пятна) и марь киноа (*Chenopodium quinoa*) (некротические пятна). По комплексу биологических характеристик вирус был идентифицирован как LiVX, впервые выявленный на Дальнем Востоке России.

А
/
А



Б
/
В



Рисунок 9. Симптомы инфекции штаммами Х-вируса линии (LiVX), изолированными на территории Приморского края: А – в лилии белоснежной (*Lilium candidum*); Б – в дикорастущей лилии тигровой (*L. tigrinum*)

Figure 9. Symptoms of infection of lily virus X (LiVX) strains isolated in Primorsky kraj: А – *Lilium candidum*; В – *L. tigrinum*

НоVX был выявлен в городских посадках и в частных коллекциях декоративных растений хосты (*Hosta* spp.) на территории Владивостока. Заболевание, связанное с

этим вирусом, характеризовалось мозаичными полосами, часто некротизирующимися (рис. 10). На электронно-микроскопических фотографиях сока

больных растений были обнаружены нитевидные вирусные частицы (рис. 1Е). Вирус имеет ограниченный круг хозяев и заражает лишь несколько видов растений-

индикаторов. Установлено слабое серологическое родство с PVX.



Рисунок 10. Симптомы инфекции вируса мозаики хосты (HoMV) на хосте
Figure 10. Symptoms of hosta mosaic virus (HoMV) in *Hosta* sp.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Потексвирусы являются актуальными патогенами культурных и дикорастущих представителей флоры Дальнего Востока России. Было выявлено 8 видов, представленных рядом штаммов, различающихся по своим биологическим свойствам: X-вирус картофеля (PVX), вирус кольцевой пятнистости гортензии (HRSV), вирус мозаики цимбидиума (CymMV), X-вирус лилии (LiVX), вирус мозаики подорожника азиатского (PlaMV), вирус мозаики белого клевера (WCIMV), аукуба-мозаики картофеля (PAMV), X-вирус хосты (HoVX). Эти данные следует учитывать при разработке научно-обоснованных мероприятий по обеспечению продовольственной безопасности российского Дальнего Востока.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена в рамках выполнения государственного задания в ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН по теме НИР «Научные основы биотехнологии и бионанотехнологии для рационального природопользования, увеличения продолжительности и качества жизни» № 124012200181-4 и в НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора по теме НИР «Пространственно-временная структура природных очагов инфекционных заболеваний на юге российского Дальнего Востока» № 122041800133-9.

ACKNOWLEDGMENT

The work was undertaken as part of the state assignment at the Federal Research Centre for East Asia Terrestrial Biodiversity, Russian Academy of Sciences on the research topic "Scientific Foundations of Biotechnology and Bionanotechnology for Rational Use of Natural Resources, Increasing Life expectancy and Quality of Life" No. 124012200181-4, as well as at the G.P. Somov Research Institute of Epidemiology and Microbiology of Rospotrebnadzor on the research topic "Spatial and Temporal Structure of Natural Foci of Infectious Diseases in the South of the Russian Federation Far East" No. 122041800133-9.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Национальный атлас почв Российской Федерации. Москва: Астрель, 2011. 632 с.
2. Климат России. СПб.: Гидрометеиздат, 2001. 656 с.
3. Трофимов И.А., Трофимова Л.С., Яковлева Е.П. Дальний Восток России: глобальные и региональные аспекты развития сельского хозяйства // Век глобализации. 2024. N 2. С. 171–183. <https://doi.org/10.30884/vglob/2024.02.14>
4. Егорова А.И., Яковлев В.А. Роль сельского хозяйства в социально-экономическом развитии Дальнего Востока России // Экономика: вчера, сегодня, завтра. 2023. Т. 13. N 10А. С. 209–219. <https://doi.org/10.34670/AR.2023.12.60.027>
5. Zaitlin M., Palukaitis P. Advances in understanding plant viruses and virus diseases // Annual Review of Phytopathology. 2000. V. 38. P. 117–143. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.38.1.117>
6. 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. <https://doi.org/10.24866/7444-5353-4>
7. 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 // Материалы международной конференции «Приморские Зори 2017», Владивосток, 20–22 апреля, 2017. С. 466–470.
8. Samoylenko P.Yu. Image of Vladivostok as seaport city and problems of Russian international cooperation in Asia-Pacific region // Asia-Pacific Journal of Marine Science and Education. 2018. V. 8. N 2. P. 4–13.
9. Крестов П.В., Верхолат В.П. Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2003. 198 с.
10. Щелканов М.Ю., Галкина И.В., Арамилев 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)
11. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Alkhovsky S.V., Deryabin P.G. Zoonotic viruses of Northern Eurasia. Taxonomy and Ecology. Academic Press, 2015. 452 p. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-01020-9>
12. Quanjier H.M. New work on the leaf curl and allied diseases in Holland. *Proceedings of Interregional Conference, Royal Horticultural Society of London*. London, 1921, pp. 127–145.
13. Smith K.M. On the composite nature of certain potato virus diseases of the mosaic group as revealed by the use of plant indicators and selected methods of transmission // *Proceedings of Royal Society of London*. Ser. B, 1931, vol. 109, pp. 251–267.

<https://doi.org/10.1098/rspb.1931.0080>

14. Pierce W.H. Identification of certain viruses affecting leguminous plants // *Journal of Agricultural Research*. 1935. V. 51. P. 1017–1039.
15. Weiss F. A key to the typical viruses of leguminous crops // *Plant Disease Reporter*. 1939. V. 23. N 22. P. 352–361.
16. Johnson F. The complex nature of white-clover mosaic // *Phytopathology*. 1942. V. 32. N 2. P. 103–116.
17. 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://doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-71-85>
18. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Толкач В.Ф., Щелканов М.Ю. Вирусные заболевания плодово-ягодных культур на юге российского Дальнего Востока // *Юг России: экология, развитие*. 2022. Т. 17. N 4. С. 88–100. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-4-88-100>
19. Brierley P. Symptoms in the florist's hydrangea caused by tomato ringspot virus and an unidentified sap-transmissible virus // *Phytopathology*. 1954. V. 44. N 12. P. 696–698.
20. Amelunxen F. Virus-Eiweissspindeln der Kakteen. Darstellung, elektronen-mikroskopische und biochemische Analyse des Virus // *Protoplasma*. 1958. V. 49. N 1. P. 140–178. (In German)
21. Абрамов И.Н. Болезни картофеля на Дальнем Востоке. Хабаровск: Хабаровское книжное изд-во, 1953. 221 с.
22. Рейфман В.Г. Агротехника картофеля в Приморье. Владивосток: Приморское книжное изд-во, 1955. 100 с.
23. Рейфман В.Г. Вирусные болезни картофеля на Дальнем Востоке // Материалы Всесоюзной конференции «Семеноводство и меры борьбы с болезнями вырождения картофеля на Дальнем Востоке», Владивосток, 28 июня – 09 июля, 1963. С. 9–13.
24. Рейфман В.Г. Вирусные болезни картофеля и их распространение на Дальнем Востоке // Вирусные болезни картофеля. Москва: Наука, 1966. С. 94–107.
25. Крылов А.В. Некоторые вопросы эпидемиологии, диагностики и терапии мозаичных вирусов картофеля // Вирусологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1969. С. 166–167.
26. Толкач В.Ф. Идентификация вирусов, выявленных на растениях семейства Orchidaceae в Приморском крае // *Вестник защиты растений*. 2016. Т. 4. N 90. С. 33–37.
27. Чуян А.Х. Два изолята X вируса картофеля, выделенных из петунии и белены // *Вироzy растений*. Владивосток, 1979. С. 107–114.
28. Чуян А.Х., Крылов А.В. X-вирус картофеля на хризантеме // *Бюллетень Главного ботанического сада*. 1975. N 96. С. 64–67.
29. Костин В.Д. Вироzy дикорастущих растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2005. 121 с.
30. Чуян А.Х., Крылов А.В., Степаненко В.И. Вирус гортензии *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) в Приморском крае // Вирусные растения Дальнего Востока. Владивосток, 1975. Т. 31(134). С. 118–120.
31. Крылов А.В. Вирусы растений Дальнего Востока. Москва: Наука, 1992. 112 с.
32. Костин В.Д. Заболевания типа мозаик и желтух дикорастущих растений Дальнего Востока. Сообщение 1 // Вирусные болезни растений Дальнего Востока. Владивосток, 1976. С. 196–204.
33. Костин В.Д., Волков Ю.Г. Некоторые свойства вируса поражающего подорожник азиатский // Вирусные болезни растений Дальнего Востока. Труды Биолого-почвенного института. Владивосток, 1976. С. 205–210.
34. Волков Ю.Г., Костин В.Д. Два штамма вируса, поражающего подорожник азиатский на Дальнем Востоке // Вирусные болезни растений. Владивосток, 1981. С. 82–92.
35. Поливанова Т.А., Слепухина Л.П., Степаненко В.И. Вирусы, поражающие клевера в Приморском крае. Сообщение II. Вирусы мозаики белого клевера и мозаики люцерны // Вирусы и вирусные болезни растений Дальнего Востока. Владивосток, 1977. С. 76–83.
36. Поливанова Т.А., Слепухина Л.П., Степаненко В.И. Вирусы, поражающие клевера в Приморском крае. Сообщение III. Получение антисыворотки к вирусу мозаики белого клевера // Вирусные болезни растений и меры борьбы с ними. Владивосток, 1980. С. 111–114.
37. 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. <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2024-3-2>
38. Koenig R. Nucleic acids in the potato virus X group and in some other plant viruses: comparison of the molecular weights by electrophoresis in acrylamide-agarose composite gels // *Journal of General Virology*. 1971. V. 10. N 1. P. 111–114. <https://www.doi.org/10.1099/0022-1317-10-1-111>
39. Cinque M., Minutolo M., Pugliese C., Griffo R.V., Di Serio F., Navarro B., Alioto D. First report of citrus yellow vein clearing virus (CYVCV) on citrus in Italy // *Plant Diseases*. 2024. <https://www.doi.org/10.1094/PDIS-06-24-1208-PDN>
40. Walker P.J., Siddell S.G., Lefkowitz E.J., Mushegian A.R., Adriaenssens E.M., Alfenas-Zerbini P., Davison A.J., Dempsey D.M., Dutilh B.E., Garcia M.L., Harrach B., Harrison R.L., Hendrickson R.C., Junglen S., Knowles N.J., Krupovic M., Kuhn J.H., Lambert A.J., Lobocka M., Nibert M.L., Oksanen H.M., Orton R.J., Robertson D.L., Rubino L., Sabanadzovic S., Simmonds P., Smith D.B., Suzuki N., Van Dooerslaer K., Vandamme A.M., Varsani A., Zerbini F.M. Changes to virus taxonomy and to the International Code of Virus Classification and Nomenclature ratified by the International Committee on Taxonomy of Viruses // *Archive Virology*. 2021. V. 166. N 9. P. 2633–2648. <https://www.doi.org/10.1007/s00705-021-05156-1>
41. Khotimchenko Yu.S., Shchelkanov M.Yu. Viruses of the Ocean: On the shoes of the aqua incognita. Horizons of taxonomic diversity // *Russian Journal of Marine Biology*. 2024. V. 50. N 1. P. 1–24. <https://www.doi.org/10.1134/S106307402401005X>
42. Руководство по вирусологии. Вирусы и вирусные инфекции человека и животных. Москва: МИА, 2013. 1200 с.
43. Какарека Н.Н., Черников О.В., Чикаловец И.В., Молчанова В.И., Курика А.В., Волков Ю.Г., Козловская З.Н. Изучение взаимодействия лектинов, выделенных из морских беспозвоночных, с вирусами растений и человека // *Успехи современной биологии*. 2007. Т. 127. N 5. С. 452–457.
44. Крылов А.В. Некоторые вопросы эпидемиологии, диагностики и терапии мозаичных вирусов картофеля // Вирусологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1969. С. 166–167.
45. Костин В.Д., Минская Л.А., Гнутова Р.В., Волков Ю.Г. Антигенные свойства вируса, поражающего подорожник азиатский // *Метаболизм больного растения*. Владивосток, 1976. С. 110–115.
46. Park M.R., Seo J.K., Kim K.H. Viral and nonviral elements in potexvirus replication and movement and in antiviral responses // *Advances in Virus Research*. 2013. V. 87. P. 75–112. <https://www.doi.org/10.1016/B978-0-12-407698-3.00003-X>
47. Park M.R., Jeong R.D., Kim K.H. Understanding the intracellular trafficking and intercellular transport of potexviruses in their host plants // *Frontiers in Plant Science*. 2014. V. 5. Article id: 60. <https://www.doi.org/10.3389/fpls.2014.00060>
48. Verchot-Lubicz J., Ye C.M., Bamunusinghe D. Molecular biology of potexviruses: recent advances // *Journal of General Virology*. 2007. V. 88. N 6. P. 1643–1655. <https://www.doi.org/10.1099/vir.0.82667-0>
49. Малиновский В.И. Механизмы устойчивости растений к вирусам. Владивосток, 2010. 323 с.
50. Шелудько Ю.М. Штаммы X-вируса картофеля и их критерии // Штаммы вирусов. Владивосток, 1977. С. 100–106.
51. Романова С.А. Итоги изучения вирусных, виroidных и микоплазменных болезней картофеля на Дальнем Востоке России // *Становление и развитие фитовирусологии на Дальнем Востоке России*. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 175–192.
52. Рейфман В.Г., Романова С.А. Применение слабопатогенного штамма X-вируса картофеля в опытах по защитной вакцинации // Материалы Всесоюзного совещания «Штаммы вирусов растений», Владивосток, 23–27 октября, 1975. С. 146–154.
53. Романова С.А., Рейфман В.Г., Леднева В.А. Вакцинный штамм X-вируса картофеля № 2, используемый для защиты растений картофеля. Авторское свидетельство № 1169209, 1985.
54. Гнутова Р.В., Крылов А.В. Применение адсорбционных методов серодиагностики и реакции связывания комплемента при изучении фитопатогенных вирусов // Вирусные болезни растений Дальнего Востока. Владивосток, 1973. С. 99–107.
55. Гнутова Р.В., Крылов А.В. Сравнительная характеристика чувствительности адсорбционных методов серодиагностики, реакции связывания комплемента и индикаторного метода //

Научные доклады Высшей школы. Биологические науки. 1975. N 10. С. 137–144.

56. Какарека Н.Н., Толкач В.Ф., Сапоцкий М.В., Волков Ю.Г., Щелканов М.Ю. Насекомые-переносчики вирусных заболеваний картофеля на Дальнем Востоке // В сб.: Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 2019. N 30. С. 191–199. <https://www.doi.org/10.25221/kurentzov.30.18>

57. Крылов А.В. Растения-индикаторы для диагностики мозаичных вирусов картофеля // Вирусные болезни сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Владивосток, 1971. С. 54–128.

58. Рейфман В.Г., Крылов А.В., Степаненко В.И., Костин В.Д. Возбудители вирусных болезней картофеля на Дальнем Востоке // Вирусные болезни сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Владивосток, 1971. С. 31–49.

59. Артюкова Е.В., Горбулев В.Г., Родионова Н.П. Сравнительное изучение структурных особенностей и трансляции РНК потексвирусов // Молекулярная Биология. 1985. Т. 19. N 4. С. 1021–1027.

60. Артюкова Е.В., Крылов А.В. Вирусы группы Potexvirus // Фитовирусологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1989. С. 30–53.

61. Гнутова Р.В. Получение антисыворотки к F-вирусу картофеля // Материалы Всесоюзной конференции «Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке». Владивосток, 1968. С. 10–12.

62. de Kock M.J.D., Slootweg G., Aanholt J.T.M., Lemmers M.E.C., Pham K.T.K., Dees R.H.L., Boer F.A., Hollinger T.C. Understand and combat groundbreaking spread of PIAMV and TVX // Lisse, The Netherlands: Business Unit Bloembollen, Boomkwekerij & Fruit. 2013. N 1. P. 1–13.

63. Komatsu K., Yamashita K., Sugawara K., Verbeek M., Fujita N., Hanada K., Uehara-Ichiki T., Fuji S.I. Complete genome sequences of two highly divergent Japanese isolates of *Plantago asiatica* mosaic virus // Archive Virology. 2017. V. 162. N 2. P. 581–584. <https://www.doi.org/10.1007/s00705-016-3110-6>

64. Tanaka M., Verbeek M., Takehara M., Pham K., Lemmers M., Slootweg C., Arie T., Komatsu K. Differences in infectivity and pathogenicity of two *Plantago asiatica* mosaic virus isolates in lilies // European Journal of Plant Pathology. 2019. V. 153. N 3. P. 813–823. <https://www.doi.org/10.1007/s10658-018-1594-5>

65. Solovyev A.G., Novikov V.K., Merits A., Savenkov E.I., Zelenina D.A., Tyulkina L.G., Morozov S.Yu. Genome characterization and taxonomy of *Plantago asiatica* mosaic potexvirus // Journal of General Virology. 1994. V. 75. N 2. P. 259–267. <https://www.doi.org/10.1099/0022-1317-75-2-259>

66. Dudas B., Woodfield D.R., Tong P.M., Nicholls M.F., Cousins G.R., Burgess R., White D.W.R., Beck D.L., Lough T.J., Forster R.L.S. Estimating the agronomic impact of white clover mosaic virus on white clover performance in the North Island of New Zealand // New Zealand Journal of Agricultural Research. 1998. V. 41. N 2. P. 171–178. <https://www.doi.org/10.1080/00288233.1998.9513300>

67. Guy P.L. Viruses of New Zealand pasture grasses and legumes: a review // Crop and Pasture Science. V. 65. N 9. P. 841–853. <https://doi.org/10.1071/CP14017>

REFERENCES

1. *Natsional'nyi atlas pochv Rossiiskoi Federatsii* [National Atlas of Soils of the Russian Federation]. Moscow, Astrel Publ., 2011, 632 p. (In Russian)

2. *Klimat Rossii* [Climate of Russia]. St. Petersburg, Hydrometeoizdat Publ., 2001, 656 p. (In Russian)

3. Trofimov I.A., Trofimova L.S., Yakovleva E.P. Russian Far East: Global and regional aspects of agricultural development. *Age of Globalization*, 2024, no. 2, pp. 171–183. (In Russian) <https://doi.org/10.30884/vglob/2024.02.14>

4. Egorova A.I., Yakovlev V.A. The role of agriculture in the socio-economic development of the Russian Far East. *Economics: yesterday, today, tomorrow*, 2023, vol. 13, no. 10A, pp. 209–219. (In Russian) <https://doi.org/10.34670/AR.2023.12.60.027>

5. Zaitlin M., Palukaitis P. Advances in understanding plant viruses and virus diseases. *Annual Review of Phytopathology*, 2000, vol. 38, pp. 117–143. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.38.1.117>

6. Shchelkanov M.Yu., Kakareka N.N., Volkov YU.G., Tolkach V.F.

Stanovlenie fitovirusologii na Dal'nem Vostoke v kontekste razvitiya otechestvennoi virusologii [Formation of phyto-virology in the Far East in the context of the development of domestic virology]. Vladivostok, Far Eastern University Publ., 2022, 142 p. (In Russian) <https://doi.org/10.24866/7444-5353-4>

7. 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 kollektzii 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]. *Materialy mezhdunarodnoi konferentsii «Primorskie Zori 2017»*, Vladivostok, 20–22 aprelya, 2017 [Proceedings of Interregional Conference "Primorsky Dawns 2017", Vladivostok, April 20–22, 2017]. Vladivostok, 2017, pp. 466–470. (In Russian)

8. Samoylenko P.Yu. Image of Vladivostok as seaport city and problems of Russian international cooperation in Asia-Pacific region. *Asia-Pacific Journal of Marine Science and Education*, 2018, vol. 8, no. 2, pp. 4–13.

9. 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, 2003, 198 p. (In Russian)

10. 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)

11. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Alkhovsky S.V., Deryabin P.G. Zoonotic viruses of Northern Eurasia. *Taxonomy and Ecology*. Academic Press, 2015, 452 p. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-01020-9>

12. Quanjier H.M. New work on the leaf curl and allied diseases in Holland. *Proceedings of Interregional Conference, Royal Horticultural Society of London*. London, 1921, pp. 127–145.

13. Smith K.M. On the composite nature of certain potato virus diseases of the mosaic group as revealed by the use of plant indicators and selected methods of transmission. *Proceedings of Royal Society of London. Ser. B*, 1931, vol. 109, pp. 251–267. <https://doi.org/10.1098/rspb.1931.0080>

14. Pierce W.H. Identification of certain viruses affecting leguminous plants. *Journal of Agricultural Research*, 1935, vol. 51, pp. 1017–1039.

15. Weiss F. A key to the typical viruses of leguminous crops. *Plant Disease Reporter*, 1939, vol. 23, no. 22, pp. 352–361.

16. Johnson F. The complex nature of white-clover mosaic. *Phytopathology*, 1942, vol. 32, no. 2, pp. 103–116.

17. 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://doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-71-85>

18. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Tolkach V.F., Shchelkanov M.Yu. Viral diseases of fruit and berry crops in the south of the Russian Far East. *South of Russia: ecology, development*, 2022, vol. 17, no. 4, pp. 88–100. (In Russian) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-4-88-100>

19. Brierley P. Symptoms in the florist's hydrangea caused by tomato ringspot virus and an unidentified sap-transmissible virus. *Phytopathology*, 1954, vol. 44, no. 12, pp. 696–698.

20. Amelunxen F. Virus-Eiweisspindeln der Kakteen. Darstellung, elektronen-mikroskopische und biochemische Analyse des Virus. *Protoplasma*, 1958, vol. 49, no. 1, pp. 140–178. (In German)

21. Abramov I.N. *Bolezni kartofelya na Dal'nem Vostoke* [Potato diseases in the Far East]. Khabarovsk, Khabarovsk Book Publishing House, 1953, 221 p. (In Russian)

22. Reifman V.G. *Agrotehnika kartofelya v Primor'e* [Potato agrotechnics in Primorye]. Vladivostok, Primorsky Book Publishing House, 1955, 100 p. (In Russian)

23. Reifman V.G. Virusnye bolezni kartofelya na Dal'nem Vostoke [Viral potato diseases in the Far East]. *Materialy Vsesoyuznoi konferentsii «Semenovodstvo i mery bor'by s boleznyami vyrozhdeniya kartofelya na Dal'nem Vostoke»*, Vladivostok, 28 iyunya – 09 iyulya, 1963 [Proceedings of the All-Union Conference "Seed production and measures to combat potato degeneration diseases in the Far East",

- Vladivostok, June 28 – July 09, 1963]. Vladivostok, 1963, pp. 9–13. (In Russian)
24. Reifman V.G. Virusnye bolezni kartofelya i ikh rasprostranenie na Dal'nem Vostoke [Viral potato diseases and their spread in the Far East]. In: *Virusnye bolezni kartofelya* [Viral potato diseases]. Moscow, Nauka Publ., 1966, pp. 94–107. (In Russian)
 25. Krylov A.V. Nekotorye voprosy epidemiologii, diagnostiki i terapii mozaichnykh virusov kartofelya [Some issues of epidemiology, diagnosis and therapy of potato mosaic viruses]. In: *Virusologicheskie issledovaniya na Dal'nem Vostoke* [Virological research in the Far East]. Vladivostok, 1969, pp. 166–167. (In Russian)
 26. Tolkach V.F. Identification of viruses detected on plants of the Orchidaceae family in Primorsky kraj. *Vestnik zashchity rastenii* [Bulletin of Plant Protection]. 2016, vol. 4, no. 90, pp. 33–37. (In Russian)
 27. Chuyan A.H. Dva izolata X virusa kartofelya, vydelennykh iz petunii i beleny [Two potato virus X isolates isolated from petunia and henbane]. In: *Virozy rastenii* [Virosis of plants]. Vladivostok, 1979, pp. 107–114. (In Russian)
 28. Chuyan A.Kh., Krylov A.V. X-potato virus on chrysanthemum. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada* [Bulletin of the Main Botanical Garden]. 1975, no. 96, pp. 64–67. (In Russian)
 29. Kostin V.D. *Virozy dikorastushchikh rastenii Dal'nego Vostoka Rossii* [Virosis of wild plants of the Russian Far East]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 2005, 121 p. (In Russian)
 30. Chuyan A.Kh., Krylov A.V., Stepanenko V.I. Virus gortenzii *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) v Primorskom krae [Hydrangea macrophylla (Thunb.) hydrangea virus in Primorsky Krai]. In: *Virusnye rasteniya Dal'nego Vostoka* [Viral plants of the Far East]. Vladivostok, 1975, pp. 118–120. (In Russian)
 31. Krylov A.V. *Virusy rastenii Dal'nego Vostoka* [Plant viruses of the Far East]. Moscow, Nauka Publ., 1992, 112 p. (In Russian)
 32. Kostin V.D. Zabolevaniya tipa mozaiki i zheltukh dikorastushchikh rastenii Dal'nego Vostoka. Soobshchenie 1 [Diseases such as mosaics and jaundices of wild plants of the Russian Far East. Message 1]. In: *Virusnye bolezni rastenii Dal'nego Vostoka* [Viral diseases of plants of the Far East]. Vladivostok, 1976, pp. 196–204. (In Russian)
 33. Kostin V.D., Volkov Yu.G. Nekotorye svoystva virusa porazhayushchego podorozhnik aziatskii [Some properties of the virus affecting the Asian plantain]. In: *Virusnye bolezni rastenii Dal'nego Vostoka. Trudy Biologo-pochvennogo instituta* [Viral diseases of plants of the Far East. Proceedings of the Biological and Soil Institute]. Vladivostok, 1976, pp. 205–210. (In Russian)
 34. Volkov Yu.G., Kostin V.D. Dva shtamma virusa, porazhayushchego podorozhnik aziatskii na Dal'nem Vostoke [Two strains of the virus affecting the Asian plantain in the Far East]. In: *Virusnye bolezni rastenii* [Viral diseases of plants]. Vladivostok, 1981, pp. 82–92. (In Russian)
 35. Polivanova T.A., Slepukhina L.P., Stepanenko V.I. Virusy, porazhayushchie klevera v Primorskom krae. Soobshchenie II. Virusy mozaiki belogo klevera i mozaiki lyutserny [Viruses infecting clover in Primorsky Krai II. White clover mosaic and alfalfa mosaic viruses]. In: *Virusy i virusnye bolezni rastenii Dal'nego Vostoka* [Viruses and viral diseases of plants of the Far East]. Vladivostok, 1977, pp. 76–83. (In Russian)
 36. Polivanova T.A., Slepukhina L.P., Stepanenko V.I. Virusy, porazhayushchie klevera v Primorskom krae. Soobshchenie III. Poluchenie antisывorotki k virusu mozaiki belogo klevera [Viruses infecting clover in Primorsky Krai. Message III. Obtaining antiserum to the white clover mosaic virus]. In: *Virusnye bolezni rastenii i mery bor'by s nimi* [Viral plant diseases and control measures]. Vladivostok, 1980, pp. 111–114. (In Russian)
 37. 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, vol. 19, no. 3, pp. 18–34. (In Russian) <https://www.doi.org/10.18470/1992-1098-2024-3-2>
 38. Koenig R. Nucleic acids in the potato virus X group and in some other plant viruses: comparison of the molecular weights by electrophoresis in acrylamide-agarose composite gels. *Journal of General Virology*, 1971, vol. 10, no. 1, pp. 111–114. <https://www.doi.org/10.1099/0022-1317-10-1-111>
 39. Cinque M., Minutolo M., Pugliese C., Griffo R.V., Di Serio F., Navarro B., Alioto D. First report of citrus yellow vein clearing virus (CYVCV) on citrus in Italy. *Plant Diseases*, 2024, <https://www.doi.org/10.1094/PDIS-06-24-1208-PDN>
 40. Walker P.J., Siddell S.G., Lefkowitz E.J., Mushegian A.R., Adriaenssens E.M., Alfenas-Zerbini P., Davison A.J., Dempsey D.M., Dutilh B.E., Garcia M.L., Harrach B., Harrison R.L., Hendrickson R.C., Junglen S., Knowles N.J., Krupovic M., Kuhn J.H., Lambert A.J., Łobocka M., Nibert M.L., Oksanen H.M., Orton R.J., Robertson D.L., Rubino L., Sabanadzovic S., Simmonds P., Smith D.B., Suzuki N., Van Dooerslaer K., Vandamme A.M., Varsani A., Zerbini F.M. Changes to virus taxonomy and to the International Code of Virus Classification and Nomenclature ratified by the International Committee on Taxonomy of Viruses (2021). *Archive Virology*, 2021, vol. 166, no. 9, pp. 2633–2648. DOI: 10.1007/s00705-021-05156-1
 41. Khotimchenko Yu.S., Shchelkanov M.Yu. Viruses of the Ocean: On the shoes of the aqua incognita. Horizons of taxonomic diversity. *Russian Journal of Marine Biology*, 2024, vol. 50, no. 1, pp. 1–24. DOI: 10.1134/S106307402401005X
 42. *Rukovodstvo po virusologii. Virusy i virusnye infektsii cheloveka i zhivotnykh* [Manual of Virology. Viruses and viral infections of humans and animals]. Moscow, MIA Publ., 2013, 1200 p. (In Russian)
 43. Kakareka N.N., Chernikov O.V., Chikalovets I.V., Molchanova V.I., Kurika A.V., Volkov Yu.G., Kozlovskaya Z.N. Studying the interaction of lectins isolated from marine invertebrates with plant and human viruses. *Uspekhi sovremennoi biologii* [The Successes of Modern Biology]. 2007, vol. 127, no. 5, pp. 452–457. (In Russian)
 44. Krylov A.V. Nekotorye voprosy epidemiologii, diagnostiki i terapii mozaichnykh virusov kartofelya [Some issues of epidemiology, diagnosis and therapy of potato mosaic viruses]. In: *Virusologicheskie issledovaniya na Dal'nem Vostoke* [Virological research in the Far East]. Vladivostok, 1969, pp. 166–167. (In Russian)
 45. Kostin V.D., Minskaya L.A., Gnutova R.V., Volkov Yu.G. Antigennye svoystva virusa, porazhayushchego podorozhnik aziatskii [Antigenic properties of the virus affecting the Asian plantain]. In: *Metabolizm bol'nogo rasteniya* [Metabolism of a diseased plant]. Vladivostok, 1976, pp. 110–115. (In Russian)
 46. Park M.R., Seo J.K., Kim K.H. Viral and nonviral elements in potexvirus replication and movement and in antiviral responses. *Advances in Virus Research*, 2013, vol. 87, pp. 75–112. <https://www.doi.org/10.1016/B978-0-12-407698-3.00003-X>
 47. Park M.R., Jeong R.D., Kim K.H. Understanding the intracellular trafficking and intercellular transport of potexviruses in their host plants. *Frontiers in Plant Science*, 2014, vol. 5, article id: 60. <https://www.doi.org/10.3389/fpls.2014.00060>
 48. Verchot-Lubicz J., Ye C.M., Bamunusinghe D. Molecular biology of potexviruses: recent advances. *Journal of General Virology*, 2007, vol. 88, no. 6, pp. 1643–1655. <https://www.doi.org/10.1099/vir.0.82667-0>
 49. Malinovsky V.I. *Mekhanizmy ustoychivosti rastenii k virusam* [Mechanisms of plant resistance to viruses]. Vladivostok, 2010, 323 p. (In Russian)
 50. Sheludko Yu.M. Shtammy X-virusa kartofelya i ikh kriterii [Potato X-virus strains and their criteria]. In: *Shtammy virusov* [Virus strains]. Vladivostok, 1977, pp. 100–106. (In Russian)
 51. Romanova S.A. Itogi izucheniya virusnykh, viroidnykh i mikoplazmennyykh boleznei kartofelya na Dal'nem Vostoke Rossii [Results of the study of viral, viral 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)
 52. Reifman V.G., Romanova S.A. Primenenie slabopatogennogo shtamma Kh-virusa kartofelya v opytakh po zashchitnoi vaksinatсии [The use of a weakly pathogenic strain of potato X-virus in protective vaccination experiments]. *Materialy Vsesoyuznogo soveshchaniya «Shtammy virusov rastenii», Vladivostok, 23–27 oktyabrya, 1975* [Proceedings of the All-Union Meeting "Plant virus strains", Vladivostok, October 23–27, 1975]. Vladivostok, 1975, pp. 146–154. (In Russian)
 53. Romanova S.A. Reifman V.G., Lesneva V.A. Vaccine strain of potato X-virus No. 2 used to protect potato plants. Copyright certificate No. 1169209, 1985. (In Russian)
 54. Gnutova R.V., Krylov A.V. Primenenie adsorbtsionnykh metodov serodiagnostiki i reaktsii svyazyvaniya komplementa pri izuchenii fitopatogennykh virusov [Application of adsorption methods of serodiagnostics and complement binding reactions in the study of phytopathogenic viruses]. In: *Virusnye bolezni rastenii Dal'nego Vostoka* [Viral diseases of plants of the Far East]. Vladivostok, 1973, pp.

99–107. (In Russian)

55. Gnutowa R.V., Krylov A.V. Comparative characteristics of the sensitivity of adsorption methods of serodiagnostics, complement binding reaction and indicator method. *Nauchnye doklady Vysshei shkoly. Biologicheskie nauki* [Scientific reports of the Higher School. Biological sciences]. 1975, no. 10, pp. 137–144. (In Russian)
56. Kakareka N.N., Tolkach V.F., Sapotsky M.V., Volkov Yu.G., Shchelkanov M.Yu. Insect vectors of viral diseases of potatoes in the Far East. In: *Chteniya pamyati Aleksey Ivanovich Kurentsova* [Readings in memory of Alexei Ivanovich Kurentsov]. 2019, no. 30, pp. 191–199. (In Russian) <https://www.doi.org/10.25221/kurentsov.30.18>
57. Krylov A.V. Rasteniya-indikatory dlya diagnostiki mozaichnykh virusov kartofelya [Indicator plants for the diagnosis of potato mosaic viruses]. In: *Virusnye bolezni sel'skokhozyaistvennykh rastenii Dal'nego Vostoka* [Viral diseases of agricultural plants of the Far East]. Vladivostok, 1971, pp. 54–128. (In Russian)
58. Reifman V.G., Krylov A.V., Stepanenko V.I., Kostin V.D. Vozbuditeli virusnykh boleznei kartofelya na Dal'nem Vostoke [Pathogens of viral potato diseases in the Far East]. In: *Virusnye bolezni sel'skokhozyaistvennykh rastenii Dal'nego Vostoka* [Viral diseases of agricultural plants of the Far East]. Vladivostok, 1971, pp. 31–49. (In Russian)
59. Artyukova E.V., Gorbulev V.G., Rodionova N.P. Comparative study of structural features and translation of potexvirus RNA. *Molekulyarnaya Biologiya* [Molecular Biology]. 1985, vol. 19, no. 4, pp. 1021–1027. (In Russian)
60. Artyukova E.V., Krylov A.B. Virusy gruppy Potexvirus [Viruses of the Potexvirus group]. In: *Fitovirusologicheskie issledovaniya na Dal'nem Vostoke* [Phytovirusological studies in the Far East]. Vladivostok, 1989, pp. 30–53. (In Russian)
61. Gnutowa R.V. Poluchenie antisыворотки к F-вирусу kartofelya [Obtaining antiserum to potato F-virus]. *Materialy Vsesoyuznoi konferentsii «Nekotorye voprosy biologii i meditsiny na Dal'nem*

- Vostoke»*. Vladivostok, 1968 [Proceedings of the All-Union Conference "Some issues of biology and medicine in the Far East"]. Vladivostok, 1968, pp. 10–12. (In Russian)
62. de Kock M.J.D., Slootweg G., Aanholt J.T.M., Lemmers M.E.C., Pham K.T.K., Dees R.H.L., Boer F.A., Hollinger T.C. Understand and combat groundbreaking spread of PIAMV and TVX. Lisse, The Netherlands: Business Unit Bloembollen, Boomkwekerij & Fruit, 2013, no. 1, pp. 1–13. (In Dutch)
63. Komatsu K., Yamashita K., Sugawara K., Verbeek M., Fujita N., Hanada K., Uehara-Ichiki T., Fuji S.I. Complete genome sequences of two highly divergent Japanese isolates of *Plantago asiatica* mosaic virus. *Archiv Virology*, 2017, vol. 162, no. 2, pp. 581–584. <https://www.doi.org/10.1007/s00705-016-3110-6>
64. Tanaka M., Verbeek M., Takehara M., Pham K., Lemmers M., Slootweg C., Arie T., Komatsu K. Differences in infectivity and pathogenicity of two *Plantago asiatica* mosaic virus isolates in lilies. *European Journal of Plant Pathology*, 2019, vol. 153, no. 3, pp. 813–823. <https://www.doi.org/10.1007/s10658-018-1594-5>
65. Solov'yev A.G., Novikov V.K., Merits A., Savenkov E.I., Zelenina D.A., Tyulkina L.G., Morozov S.Yu. Genome characterization and taxonomy of *Plantago asiatica* mosaic potexvirus. *Journal of General Virology*, 1994, vol. 75, no. 2, pp. 259–267. <https://www.doi.org/10.1099/0022-1317-75-2-259>
66. Dudas B., Woodfield D.R., Tong P.M., Nicholls M.F., Cousins G.R., Burgess R., White D.W.R., Beck D.L., Lough T.J., Forster R.L.S. Estimating the agronomic impact of white clover mosaic virus on white clover performance in the North Island of New Zealand. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1998, vol. 41, no. 2, pp. 171–178. <https://www.doi.org/10.1080/00288233.1998.9513300>
67. Guy P.L. Viruses of New Zealand pasture grasses and legumes: a review. *Crop and Pasture Science*, vol. 65, no. 9, pp. 841–853. <https://doi.org/10.1071/CP14017>

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Валентина Ф. Толкач, Надежда Н. Какарека, Юрий Г. Волков 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.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

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

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

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