



Н. В. Кухарчик

ВИРУСНЫЕ И ФИТОПЛАЗМЕННЫЕ БОЛЕЗНИ ПЛОДОВЫХ И ЯГОДНЫХ КУЛЬТУР В БЕЛАРУСИ



УДК 632.3:[634.1/.2+634.7](476)

Кухарчик, Н. В. Вирусные и фитоплазменные болезни плодовых и ягодных культур в Беларуси / Н. В. Кухарчик. – Минск : Беларус. навука, 2012. – 209 с. – ISBN 978-985-08-1433-3.

В монографии обобщены результаты исследований вирусных заболеваний плодовых и ягодных культур в Беларуси. Представлены данные о вирусных и фитоплазменных заболеваниях наиболее распространенных плодовых и ягодных культур и о способах их диагностики. Изложены материалы об элиминации вирусов в культуре *in vitro*, а также способы получения, сохранения и размножения свободных от вирусов растений.

Предназначена для специалистов сельского хозяйства, преподавателей и студентов вузов.

Табл. 31. Ил. 54. Библиогр.: 354 назв.

Р е ц е н з е н т ы:

доктор биологических наук, профессор *А. Н. Евтушенко*,
доктор сельскохозяйственных наук, профессор *Л. В. Сорочинский*

ISBN 978-985-08-1433-3

© Кухарчик Н. В., 2012

© Оформление. РУП «Издательский дом «Беларуская навука», 2012

ОГЛАВЛЕНИЕ

Условные обозначения	5
Введение	6
Глава 1. Классификация, вредоносность и общая характеристика вирусов, виридов и фитоплазм, поражающих плодовые и ягодные культуры в условиях Беларуси	9
1.1. Классификация и вредоносность вирусных болезней.....	9
1.2. Характеристика вирусов, виридов и фитоплазм плодовых и ягодных культур	22
Глава 2. Распространение патогенных вирусов плодовых и ягодных культур	64
Глава 3. Диагностика вирусных болезней плодовых и ягодных культур	84
3.1. Визуальная диагностика	88
3.2. Диагностика на индикаторных растениях	89
3.2.1. Тестирование методом прививки и окулировки на индикаторные растения	90
3.2.2. Тестирование на травянистых индикаторах	97
3.3. Иммуноферментное тестирование вирусных заболеваний, ELISA-тест	99
3.4. ПЦР-диагностика вирусных заболеваний	103
Глава 4. Создание оздоровленных от вирусов коллекций плодовых и ягодных культур и производство сертифицированного посадочного материала	106
4.1. Формирование безвирусных коллекций по результатам фитосанитарного отбора.....	110

4.2. Формирование безвирусных коллекций по результатам оздоровления инфицированных вирусами растений в культуре <i>in vitro</i>	113
4.2.1. Получение свободных от вирусов растений с использованием культуры апикальных меристем.....	114
4.2.2. Суховоздушная термотерапия <i>in vitro</i> как способ оздоровления от вирусных болезней	128
4.2.3. Хемотерапия <i>in vitro</i> как способ оздоровления от вирусных болезней.....	137
4.3. Содержание безвирусных коллекций плодовых и ягодных культур.....	148
4.4. Продуктивность оздоровленных от вирусов маточников....	157
Заключение	168
Приложения	170
Литература	181

ВВЕДЕНИЕ

Фитопатогенные вирусы широко распространены в природе. В разных регионах Земли они поражают самые разнообразные виды растений: дикорастущие и возделываемые, одно- и многолетние, овощные и плодовые культуры, травянистые, кустарники и деревья. Существуют вирусы, поражающие примитивные сосудистые (папоротники), голосеменные и покрытосеменные растения [23, 71].

Вирусы, поражающие сельскохозяйственные растения, наносят значительный экономический ущерб: снижают урожай культур, ухудшают его качество, понижают устойчивость к грибным и бактериальным заболеваниям, а также к абиотическим стрессам; они не позволяют растениям реализовать потенциал урожайности, снижая его в зависимости от вируса на 15–50%, а при таких заболеваниях, как Шарка и реверсия, полностью уничтожают урожай и приводят к гибели насаждений. Пораженные вирусами дикорастущие растения являются постоянным резерватом вирусов и источником их пополнения у сельскохозяйственных культур.

Вирусы, паразитирующие внутри клеток растений, вызывают системные инфекционные заболевания. В растении вирусы распространяются по паренхиматическим тканям и флоэме, между клетками – по плазмодесмам. Способность вирусов перемещаться по проводящей системе растений и непосредственно между клетками, размножаться и накап-

ливаться в клетках определяет системный характер вирусных заболеваний. Системный характер не позволяет результативно использовать химические препараты для элиминации вирусов, заболевшее растение остается источником инфекции в течение всей жизни. В то же время вегетативное размножение плодовых и ягодных культур определяет получение от одного инфицированного маточного растения тысячи некачественных саженцев, распространяющихся по всей стране и значительно снижающих потенциальную продуктивность насаждений.

В настоящее время основными методами оздоровления вегетативно размножаемых растений, в том числе плодовых и ягодных, от вирусных патогенов являются культура апикальных меристем *in vitro*, термотерапия и хемотерапия в отдельности и в их сочетании. Метод размножения *in vitro* позволяет в короткие сроки размножать оздоровленный посадочный материал и сохранять оздоровленную коллекцию сортов. В мире интенсивно разрабатываются направления, позволяющие сочетать преимущества метода микроразмножения и требования современного питомниководства. Практически все маточные насаждения ягодных растений и клоновых подвоев плодовых культур в странах Западной Европы выращиваются с применением культуры *in vitro*, термотерапии и хемотерапии, что значительно снижает уровень инфицированности вирусными и другими патогенами.

Средством для предупреждения проникновения и распространения вирусов, вириодов, фитоплазм и других системных заболеваний является их ранняя диагностика, которая не позволяет завозить больные растения на территорию страны, а также получать (*in vitro*) и содержать коллекции здоровых растений для размножения внутри страны. Ежегодный фитосанитарный мониторинг насаждений и выращивание маточных растений позволяют препятствовать реинфицированию насаждений.

Кроме исследований вирусных заболеваний яблони А. Л. Амбросовым и О. С. Мерцаловой (1975–1979 гг.), в Бела-

руси не изучалась зараженность плодовых и ягодных культур этой группой патогенов [1, 2]. Неисследованными оставались вопросы состава патогенных вирусов на плодовых и ягодных культурах промышленного сортимента, степени их зараженности и методики массовой диагностики вирусных заболеваний. В связи с этим разработка эффективных систем мониторинга вирусных заболеваний у многолетних вегетативно размножаемых сельскохозяйственных культур и создание маточных насаждений, свободных от патогенных вирусов, являются важной задачей не только современного плодоводства, но и защиты растений в целом. Работы по диагностике вирусных заболеваний плодовых и ягодных культур, по их оздоровлению, размножению и предотвращению повторного заражения требуют конкретных методологических разработок применительно к местным условиям и существующему в Беларуси сортименту, что позволит создать высококачественные маточные насаждения, получить свободный от вирусов и других патогенов посадочный материал, снизить потери урожая, вызванные системными болезнями, и улучшить фитосанитарную обстановку в республике.

В Институте плодоводства с 1998 г. проведен целый ряд исследований вирусных заболеваний плодовых и ягодных культур, в том числе их распространение, способы элиминации, получение, содержание и размножение оздоровленных от вирусов растений. Создана коллекция сортов белорусского сортимента, по качеству соответствующая нормативным документам Европейской и Средиземноморской организации по защите растений (ЕРРО).

Основные исследования выполнены сотрудниками отдела биотехнологии: С. Э. Семенас (яблоня, земляника садовая, ИФА-диагностика), М. С. Кастрицкой (слива, алыча, биологическое тестирование), Е. В. Колбановой (смородина черная, красная, ИФА-диагностика), Т. А. Красинской (вишня, черешня), Н. Н. Волосевич (малина, ПЦР-диагностика), А. М. Малиновской (ПЦР-диагностика).

КЛАССИФИКАЦИЯ, ВРЕДНОСТЬ И ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИРУСОВ, ВИРОИДОВ И ФИТОПЛАЗМ, ПОРАЖАЮЩИХ ПЛОДОВЫЕ И ЯГОДНЫЕ КУЛЬТУРЫ В УСЛОВИЯХ БЕЛАРУСИ

1.1. Классификация и вредность вирусных болезней

Определение «вирусные болезни растений» применяется, как правило, для обобщения истинно вирусных болезней, а также болезней, вызванных виридами, фитоплазмами (микоплазмами), и болезней, имеющих сходные с вирусными визуальные симптомы, но с неустановленной достоверно причиной.

Вирусы (V) – мельчайшие внутриклеточные облигатные паразиты, возбудители болезней человека, животных, растений, а также поражающие микроорганизмы. Вирусы не имеют клеточного строения и способны существовать только в живых клетках организма-хозяина, поскольку самостоятельно не могут функционировать и размножаться. Ни один из известных вирусов изолированно от клетки хозяина не имеет достаточно генетической информации и не может обеспечить себя энергией, необходимой для биологических процессов.

Для всех вирусов характерны сходные черты строения и биологические свойства, будь то бактериофаги, микофаги, фитовирусы или вирусы животных и человека. Все вирусы содержат нуклеиновую кислоту – носитель генетической информации и белковую оболочку, выполняющую защитную роль и служащую для узнавания клетки-хозяина, закрепления на ее поверхности и проникновения внутрь. Некоторые вирусы растений и животных кроме нуклеино-

вой кислоты и капсида содержат еще и внешнюю липопротеидную оболочку, выполняющую рецепторную функцию. По строению вириона вирусы растений можно разделить на икосаэдрические, вирусы со спиральной симметрией (палочковидные и нитевидные) и вирусы со сложной структурой частиц (бациллоподобные, имеющие внутренний палочковидный нуклеокапсид и внешнюю липопротеидную мембрану) [19, 23].

Строение генома вируса может быть различным. Геном может быть представлен как ДНК, так и РНК, может быть однопонитевым или двухпнитевым, гаплоидным (у большинства вирусов) или диплоидным (у ретровирусов), цельным или фрагментированным (у многих растительных вирусов) [23]. Частота встречаемости различных типов геномов у различных фитовирусов примерно следующая: 1-нитчатая ДНК (3%), 2-нитчатая ДНК (2%), 2-нитчатая РНК (3%), 1-нитчатая РНК (92%) [24].

Вредоносность вирусных заболеваний плодовых и ягодных культур определяется рядом причин. Размножаясь в клетке, вирусы перестраивают ее метаболизм на синтез новых вирусных частиц и их предшественников, часто вызывая деградацию белков и ДНК клетки-хозяина. Результатом вирусной инфекции является гибель клеток, нарушение нормального функционирования инфицированного органа, нарушение нормального пролиферативного цикла клеток (возникновение рака, гиперплазии у растений и животных).

Вирусные заболевания на начальных этапах развития (а многие и более длительный период) являются латентными. Снижение урожайности, ухудшение качества урожая, замедление роста дерева и даже его гибель часто происходят как бы без видимых причин. Основные симптомы вирусных заболеваний плодовых и ягодных растений могут совпадать с симптомами физиологических нарушений: изменение внешнего вида, в том числе некротизация частей органов, целых органов или всего растения, изменение скорости роста (часто подавление роста растения), дефор-

мация различных органов (изменение формы листьев, формирование выростов – энципий, разрастание стеблей, появление опухолей и др.), изменение окраски (хлороз, мозаика, покраснение и др.). Наблюдаются также гистологические и цитологические изменения, которые могут иметь диагностическое значение. При вирусных поражениях изменяется также и физиология растения-хозяина, процессы фотосинтеза, дыхания, транспорт сахаров [23, 67]. Можно также отметить, что ряд генетических аномалий и физиологических нарушений (недостаток питательных веществ, повышенные температуры) может имитировать симптомы вирусных заболеваний, вызывая появление тех или иных патологических симптомов. Такое сходство, очевидно, является следствием нарушения одних и тех же процессов, на которые может оказывать влияние как вирусная инфекция, так и физиологические стрессы [67, 69].

Фактором высокой вредоносности вирусов является их быстрое распространение, обусловленное большим количеством векторов переноса. Вирусы могут передаваться как без помощи переносчиков (механически, через семена и пыльцу), так и с помощью разнообразных переносчиков: грибов, нематод, насекомых и клещей [23, 325]. В настоящее время многие вирусы распространяются человеком: во время ухода за насаждениями, при пикировке, прививках, окулировке, а также при вегетативном размножении исходно зараженных растений.

Немаловажной причиной широкого распространения вирусов является невозможность применения быстродействующих химических и биологических средств терапии. Пораженные вирусами взрослые плодовые растения в саду излечить технически сложно. Различные агроприемы (некорневые подкормки микроэлементами, химическая борьба с переносчиками и др.) могут лишь снизить вредоносность болезней, привести к кратковременной маскировке внешних симптомов, ограничить скорость распространения вирусов [81]. Пораженные деревья становятся источниками

инфекции в течение всей их жизни. При наличии переносчиков (насекомых, клещей или нематод) возникают стойкие эпифитотии, вынуждающие либо уничтожать целые плантации, либо отказываться от возделывания культуры в хозяйстве, области или даже зоне [78–80]. Такой феномен, возникающий при сильном поражении культуры, называемый вырождением, может приводить к вытеснению культуры из сортимента [33].

Важными факторами распространения вирусных и вирусоподобных инфекций являются маскировка внешних симптомов у зараженных растений в отдельные годы; частичная маскировка симптомов под воздействием высоких температур в летний период, приводящая к внешнему оздоровлению маточных растений как раз к моменту заготовки черенков (июль–август); отсутствие внешнего проявления заражения у относительно устойчивых или толерантных сортов плодовых; наличие латентных вирусных инфекций, обнаруживающих свое присутствие только при заражении особо восприимчивых сортов и видов плодовых культур [15]. Поэтому при массовом поражении растений патогенным вирусом необходимо полное удаление насаждений, что особенно затратно при выращивании многолетних плодовых и ягодных культур.

Среди прочих причин массового распространения вирусов в плодоводстве немалую роль сыграло применение клоновых подвоев. При использовании в качестве подвоев сеянцев источником вирусного или микоплазменного заражения для семечковых культур является только привой (семенами большинство вирусов передается незначительно или совсем не передается). С помощью клоновых подвоев опасность получения зараженного потомства удваивается, одновременно увеличивается опасность образования вирусного комплекса более вредоносного, чем отдельные составляющие его вирусы [15, 262].

Внутриклеточные патогены представляют значительные проблемы для систематики. Они имеют слишком ма-

ленькие размеры и не могут изучаться без электронного микроскопа, соответственно еще меньшие изменения в молекулярной структуре могут стать основой для изменения их положения в систематике. Огромное количество вирусов было изучено по причине их высокой патогенности для человека, животных и растений, поэтому визуальные признаки заболеваний, вызываемых вирусами, являются одним из вспомогательных критериев классификации. Физическая структура вирусной частицы определяется непосредственно (электронная микроскопия) или косвенно (биохимические и серологические исследования). Все большее внимание уделяется изучению структуры и сиквенса генома вирусов как наиболее перспективного направления в идентификации вирусов.

Современное систематическое разделение вирусов основано в первую очередь на типе нуклеиновой кислоты, количестве цепей нуклеиновой кислоты, а для РНК-вирусов также на типе ее трансляции [Virus Taxonomy]. Необходимо отметить, что до настоящего времени не все известные вирусные заболевания систематизированы, с развитием новых методов исследований постоянно уточняется и изменяется систематическая принадлежность патогенов.

Вирусные патогены человека, животных, растений и микроорганизмов разделяются на семь основных классов по типу репликации НК (Балтимор):

Class I: Double-Stranded DNA,

Class II: Single-Stranded DNA,

Class III: Double-Stranded RNA,

Class IV: Single-Stranded (+) Sense RNA,

Class V: Single-Stranded (-) Sense RNA,

Class VI: Single-Stranded (+) Sense RNA with a DNA Intermediate,

Class VII: Double-Stranded DNA with an RNA Intermediate.

Основные вирусы плодовых и ягодных растений представлены в IV, V и VII классах (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Таксономия некоторых вирусов – патогенов плодовых и ягодных растений

Класс IV: (+) sense RNA Viruses			
Порядок <i>Nidovirales</i> - «Nested» Viruses			
Семейство, подсемейство	Род	Вид	
<i>Bromoviridae</i>	<i>Alfavirus</i>	<i>Alfalfa mosaic virus</i>	
	<i>Bromovirus</i>	<i>Brome mosaic virus</i>	
	<i>Cucumovirus</i>	<i>Cucumber mosaic virus*</i>	
	<i>Illarvirus</i>		<i>American plum line pattern virus</i>
			<i>Apple mosaic ilarvirus</i>
			<i>Citrus leaf rugose virus</i>
			<i>Citrus variegation virus</i>
			<i>Fragaria chiloensis latent virus</i>
			<i>Prune dwarf ilarvirus</i>
			<i>Prunus necrotic ringspot ilarvirus</i>
			<i>Strawberry necrotic shock virus</i>
			<i>Tulare apple mosaic virus</i>
			<i>Tobacco streak virus</i>
		<i>Blackberry chlorotic ringspot virus</i>	
<i>Flexiviridae</i>	<i>Capillovirus</i>	<i>Apple stem-grooving virus</i>	
	<i>Foveavirus</i>	<i>Apple stem-pitting virus</i>	
	<i>Trichovirus</i>		<i>Apple chlorotic leaf spot virus</i>
			<i>Grapevine virus A*</i>
			<i>Grapevine virus B*</i>
			<i>Potato virus T</i>
<i>Carlavirus</i>		<i>Carnation latent virus</i>	
		<i>Blackberry calico virus</i>	
		<i>Strawberry pseudo mild yellow-edge virus</i>	
<i>Closteroviridae</i>	<i>Closterovirus</i>	<i>Beet yellows virus</i>	
		<i>Grapevine leafroll associated virus 2</i>	
		<i>Little cherry virus1</i>	
		<i>Potato yellow vein virus</i>	
		<i>Raspberry mottle virus</i>	
		<i>Strawberry chlorotic fleck associated virus</i>	

Класс IV: (+) sense RNA Viruses		
Порядок <i>Nidovirales</i> - «Nested» Viruses		
Семейство, подсемейство	Род	Вид
<i>Closteroviridae</i>	<i>Crinivirus</i>	<i>Beet pseudo-yellows virus</i>
		<i>Blackberry yellow vein associated virus</i>
		<i>Cucurbit yellow stunt disorder virus</i>
		<i>Lettuce infectious yellows virus</i>
		<i>Strawberry pallidosis associated virus</i>
		<i>Tobacco ringspot virus</i>
	<i>Ampelovirus</i>	<i>Grapevine leafroll associated virus 1</i>
		<i>Grapevine leafroll associated virus 3</i>
		<i>Little cherry virus 2</i>
<i>Idaeovirus</i>		<i>Raspberry bushy dwarf virus</i>
<i>Comoviridae</i>	<i>Comovirus</i>	<i>Cowpea mosaic virus</i>
	<i>Fabavirus</i>	<i>Broad bean wilt virus 1</i>
	<i>Nepovirus</i>	<i>Arabis mosaic nepovirus</i>
		<i>Blackcurrant reversion virus</i>
		<i>Blueberry leaf mottle virus</i>
		<i>Cherry leaf roll nepovirus</i>
		<i>Grapevine fanleaf nepovirus</i>
		<i>Myrobalan latent ringspot nepovirus</i>
		<i>Peach rosette mosaic virus</i>
		<i>Rubus Chinese seed-borne virus</i>
		<i>Raspberry ringspot nepovirus</i>
		<i>Strawberry latent ringspot virus**</i>
		<i>Tobacco ringspot virus</i>
		<i>Tomato ringspot nepovirus</i>
		<i>Tomato black ring nepovirus</i>
<i>Sadwavirus</i>		<i>Black raspberry necrosis virus</i>
		<i>Strawberry mottle virus</i>
		<i>Black raspberry virus</i>
		<i>Strawberry latent ringspot virus**</i>
<i>Potexvirus</i>		<i>Potato virus X</i>
		<i>Strawberry mild yellow edge virus</i>

Класс IV: (+) sense RNA Viruses		
Порядок <i>Nidovirales</i> - «Nested» Viruses		
Семейство, подсемейство	Род	Вид
<i>Potyviridae</i>	<i>Potyvirus</i>	<i>Potato virus Y</i>
		<i>Plum pox potyvirus</i>
		<i>Blackberry virus Y*</i>
		<i>Bramble yellow mosaic virus</i>
	<i>Ipomovirus</i>	<i>Sweet potato mild mottle virus</i>
<i>Tobamovirus</i>		<i>Tobacco mosaic virus</i>
<i>Tobravirus</i>		<i>Tobacco rattle virus</i>
<i>Tombusviridae</i>	<i>Tombusvirus</i>	<i>Tomato bushy stunt virus</i>
	<i>Necrovirus</i>	<i>Tobacco necrosis virus</i>
Класс V: (-)sense RNA Viruses		
Порядок <i>Mononegavirales</i>		
<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Cytorhabdovirus</i>	<i>Lettuce necrotic yellows virus</i>
		<i>Strawberry crinkle rhabdovirus</i>
		<i>Strawberry latent virus C*</i>
	<i>Nucleorhabdovirus</i>	<i>Potato yellow dwarf virus</i>
		<i>Raspberry Vein Chlorosis virus</i>
		<i>Strawberry latent C virus*</i>
Класс VII: DNA Reverse Transcribing Viruses		
<i>Caulimoviridae</i>	<i>Caulimovirus</i>	<i>Cauliflower mosaic virus</i>
		<i>Strawberry vein banding caulimovirus</i>
		<i>Blueberry red ringspot virus</i>
	<i>Badnavirus</i>	<i>Commelina yellow mottle virus</i>
		<i>Gooseberry Vein Bonding Virus</i>
		<i>Rubus yellow net badnavirus*</i>

* Вирус достоверно не классифицирован.

** Систематика изменена.

Заражение вирусными патогенами происходит по следующей схеме:

1) проникновение в клетку растения;

- 2) освобождение от белковой оболочки;
- 3) репликация;
- 4) сборка вирусных частиц;
- 5) распространение по растению (может идти по сосудам или плазмодесмам).

Наиболее распространенные симптомы вирусов: угнетение роста, изменение окраски, деформация, некрозы, воздействие на репродуктивные органы растений (уменьшение и ухудшение качества плодов).

Сохраняются вирусы в живых тканях растения, в семенах, в теле насекомых-переносчиков, некоторые с растительными остатками.

Основные пути передачи фитопатогенных вирусов.

Вирусы поражают растения с помощью переносчиков, представленных насекомыми, клещами, нематодами, которые питаются или паразитируют на растениях. Немногочисленные вирусы передаются насекомыми с грызущим ротовым аппаратом, но большинство – насекомыми с колюще-сосущим ротовым аппаратом (тли, цикадки, белокрылки, клопы). Перенос вирусов может проходить по персистентному типу (вирусы сохраняются в теле насекомого более 100 ч, часто в течение всей жизни насекомого); полуперсистентному типу (сохранность в организме переносчика 10–100 ч) и непersistентному типу (практически не сохраняются при переносе, 0–10 ч).

Без переносчиков вирусы поражают растения в процессе вегетативного и семенного размножения (семенами, пыльцой, черенками, отводками, порослью, усами и т. д.).

Значительная доля переносимых вирусов приходится на сельскохозяйственную деятельность человека (вегетативное размножение, уход за насаждениями, использование техники и инструментов, перемещение посадочного материала на большие расстояния и в нетрадиционные для выращивания регионы).

Единичные вирусы могут передаваться с растительными остатками, почвой, а также при непосредственном кон-

такте здорового и больного растения (при загущенной посадке, в процессе ухода за растениями).

Вироиды (Vd) – очень маленькие (200–400 нуклеотидов), палочкообразные молекулы РНК. Они не имеют капсида, или другой оболочки, и состоят из единственной молекулы нуклеиновой кислоты. Вироиды вызывают крайне опасные болезни растений, впервые они были обнаружены на картофеле (*potato spindle tuber viroid*, PSTVd). Вироиды не кодируют белков, репликация происходит с помощью РНК полимеразы клетки хозяина.

Для систематического разделения в настоящее время используется разнообразие сиквенса генома вироидов. Некоторые вироиды вызывают летальные болезни растений-хозяев (*cadang-cadang coconut viroid*, CCCVd), другие вредят качеству урожая (*apple scar skin viroid*, ASSVd), третьи практически не имеют симптомов (*hop latent viroid*, HLVd). Среди визуальных симптомов вироидов наиболее распространены остановка роста растений, эпинастия листьев, изменение формы и искажение растений и/или плодов, потеря или изменение цвета листьев, местные или общие некрозы. До настоящего времени механизм патогенности вироидов понятен не полностью. Однозначно можно сказать, что вироиды нарушают нормальный метаболизм клеток растения-хозяина. Большинство вироидов передается при вегетативном размножении растений, некоторые – векторно (насекомыми). До настоящего времени нет однозначных данных о передаче вироидов пылью и семенами растений. Небольшой размер и хорошо развитая вторичная структура молекул вироидов, несмотря на отсутствие оболочки, позволяют им достаточно длительный период сохраняться в окружающей среде. Известно около 30 видов вироидов, которые группируются в два семейства: *Pospiviroidae* (PSTVd) и *Avsunviroidae* (ASBVd) на основании сиквенса генома (табл. 1.2) [162–164].

Таблица 1.2. Таксономия некоторых виридов плодовых растений

Семейство	Род	Вид	Растение-хозяин
<i>Pospiviroidae</i>	<i>Hostuviroid</i>	<i>Hop stunt (HSVd)</i>	Виноград, слива
	<i>Apscaviroid</i>	<i>Apple scar skin (ASSVd)</i>	Яблоня, груша
		<i>Apple dimple fruit (ADFVd)</i>	Яблоня
		<i>Apple fruit crinkle (AFCVd)</i>	Яблоня
		<i>Australian grapevine (AGVd)</i>	Виноград
		<i>Citrus bent leaf (CBLVd)</i>	Цитрусовые
		<i>Citrus dwarfing (CDVd)</i>	Цитрусовые
		<i>Grapevine yellow speckle 1 (GYSVd-1)</i>	Виноград
		<i>Grapevine yellow speckle 2 (GYSVd-2)</i>	Виноград
<i>Pear blister canker (PBCVd)</i>	Груша, айва		
<i>Avsunviroidae</i>	<i>Pelamoviroid</i>	<i>Peach latent mosaic (PLMVd)</i>	Персик, нектарин

В настоящее время вириды широко исследуются, особенно в США, Японии, Испании, Франции и Китае. Отсутствие сведений о поражении плодовых культур виридами в сочетании с развертыванием работ с растениями, полученными с помощью культуры меристем *in vitro*, может привести к массовому поражению растений виридами, как это имело место в картофелеводстве, где от 60 до 90% коллекций сортов и видов, поддерживаемых *in vitro*, было заражено виридом веретеновидности клубней картофеля. Анализ на наличие виридной РНК проводится с помощью ПЦР.

Фитоплазмы (FL, микоплазмы) – специфическая группа патогенных организмов, занимающих промежуточное положение между вирусами и бактериями (согласно 9-му изданию определителя Берги (1984–1986), фитоплазмы относятся к третьему отделу *Tenericutes* царства *Bacteria*, классу *Mollicutes* [309]). Первые сведения о фитоплазмах как возбудителях болезней растений появились в литературе в 70-е годы прошлого века. Средние размеры известных к настоящему времени фитоплазменных организмов – 80–800 нм.

Большинство из них имеет овальную или округлую форму, реже могут быть вытянутыми и нитевидными. Важнейшей особенностью фитоплазм является отсутствие у них клеточной стенки. В настоящее время к числу болезней, в отношении которых установлена фитоплазменная этиология, относят более 50 наименований. Вызывают заболевания типа желтух. Среди других симптомов можно отметить деформацию и скручивание листьев, снижение урожая и размера растений. На вновь заболевших растениях весной отмечаются осыпание части почек, затем пожелтение и скручивание листьев, остановка их роста; на следующий год – карликовость, пролиферация, отмирание частей растений, резкое снижение урожая. Большинство растений погибает в течение двух лет после появления первых симптомов.

Таксономия фитоплазменных организмов в настоящее время активно разрабатывается. В настоящее время выделяют пять основных групп фитоплазм: 1) *aster yellows strain cluster*; 2) *apple proliferation strain cluster*; 3) *western-X disease strain cluster*; 4) *sugarcane white leaf strain cluster*; 5) *elm yellows strain cluster*. Уровень гомологичности сиквенса в группах составляет от 90,2 до 95,2%.

Наиболее распространенными на семечковых плодовых являются *Candidatus Phytoplasma mali* (*apple proliferation* (strains AT, APS, API), *Candidatus Phytoplasma pyri* (*pear decline* (strain PD); на косточковых – *Candidatus Phytoplasma prunorum* (*European stone fruit yellows* (strain PPER)) [210, 237, 244, 273]. Эти фитоплазмы относятся к группе *Apple proliferation*, подгруппам 16SrX-B и 16SrX-C [178, 238], но являются самостоятельными единицами.

Фитоплазмы переносятся по персистентному типу насекомыми из отряда равнокрылых хоботных (Homoptera): цикадками и медяницами. Например, *Ca. Phytoplasma prunorum* переносится *Cacopsylla pruni* Scopoli [137, 209], *Ca. Phytoplasma pyri* – *Cacopsylla pyri* L. [137].

Основные подходы к защитным мероприятиям против вирусных, виroidных и фитоплазменных болезней

растений. Основную роль в предотвращении распространения вирусных заболеваний имеют профилактические мероприятия.

1. Внешний карантин – предотвращение ввоза в страну особо патогенных вирусов, объектов внешнего карантина.

2. Внутренний карантин – предупреждение дальнейшего распространения и локализация уже имеющихся на территории страны вирусов.

3. Создание оздоровленных насаждений *in vitro*, в защищенном грунте и их сохранение в изолированных условиях.

4. Постоянный фитосанитарный мониторинг маточных насаждений.

5. Использование и получение оздоровленного от вирусов посадочного материала.

6. Преимунизация – искусственное заражение слабоагрессивными штаммами вируса, после чего растения становятся менее восприимчивыми к агрессивным штаммам того же вируса.

7. Терапевтические мероприятия: термо- и хемотерапия, метод апикальной меристемы *in vitro*.

8. Селекционный метод – выведение устойчивых сортов к вирусу и/или к его переносчику.

9. Борьба с переносчиками с помощью инсектицидов.

10. Агротехнические мероприятия, включающие уничтожение падалицы семян, растительных остатков, пространственную изоляцию поражаемых культур, маточных и товарных насаждений, уничтожение сорняков – резерваторов вирусной инфекции.

11. Фитопатологический мониторинг диких и одичавших насаждений культур, имеющих общие вирусы с сельскохозяйственными растениями.

12. Организационно-хозяйственные мероприятия – дезинфекция орудий труда, помещений, тары и субстратов для хранения посадочного материала.

1.2. Характеристика вирусов, вироидов и фитоплазм плодовых и ягодных культур

Наиболее распространенные **вирусы** плодовых и ягодных культур на территории Беларуси и стран со сходными климатическими условиями относятся к следующим родам.

1. *Parvivirus*: вирус мозаики яблони (ApMV); вирус карликовости сливы (PDV); вирус некротической кольцевой пятнистости сливы (PNRSV).

2. *Cucumovirus*: вирус огуречной мозаики (CMV).

3. *Capillovirus*: вирус борозчатости древесины яблони (ASGV).

4. *Foveavirus*: вирус ямчатости древесины яблони (ASPV).

5. *Trichovirus*: вирус хлоротической пятнистости листьев яблони (ACLSV).

6. *Carlavirus*: вирус псевдослабого пожелтения краев земляники (SPMYEV); вирус пятнистости ежевики (BCV).

7. *Idaeovirus*: вирус кустистой карликовости малины (RBDV).

8. *Nepovirus*: вирус мозаики арабис (ArMV); вирус кольцевой пятнистости малины (RpRSV); вирус латентной кольцевой пятнистости земляники (SLRV); вирус черной кольчатости томата (TBRV); вирус кольцевой пятнистости томата (TomRSV); вирус скручивания листьев черешни (CLRV); вирус реверсии черной смородины (RCRV).

9. *Sadwavirus*: вирус некроза черной малины (BRNV).

10. *Potexvirus*: вирус слабого пожелтения краев земляники (SMYEV).

11. *Potyvirus*: вирус Шарки сливы (PPV); вирус желтой мозаики ежевики (BrYMV).

12. *Cytorhabdovirus*: вирус морщинистости земляники (SCrV); латентный вирус С земляники (SLCV).

13. *Nucleorhabdovirus*: вирус хлороза жилок малины (RVCV).

14. *Caulimovirus*: вирус окаймления жилок земляники (SVBV); вирус красной кольцевой пятнистости голубики (BRRV).

15. *Badnavirus*: вирус окаймления жилок крыжовника (GVBD); вирус желтой сетчатости малины (RYNV).

Кроме вирусов достаточно широко в соседних странах распространены следующие **виroidы**:

1. Виرويد рубцеватости кожицы яблок (*Apple scar skin viroid*, ASSVd, DAVD).

2. Виرويد ямчатости плодов яблони (*Apple dimple fruit viroid*, ADFVd).

3. Пузырчатый рак коры груши (*Pear blister cancer viroid*, PBCVd).

4. Виرويد латентной мозаики персика (*Peach latent mosaic viroid*, PLMVd).

5. Виرويد карликовости хмеля (*Hop stunt viroid*, HSVd).

Поражают растения также и **фитоплазмы**.

1. Фитоплазма пролиферации яблони (*Apple proliferation phytoplasma*, AP).

2. Фитоплазма истощения груши (*Pear decline phytoplasma*, PD).

3. Европейская фитоплазма пожелтения косточковых плодовых (*European stone fruit yellows phytoplasma*, ESFY).

4. Фитоплазма истощения малины (*Boysenberry decline MLO*).

5. Фитоплазма карликовости малины (*Rubus stunt MLO*).

6. Фитоплазма позеленения лепестков земляники (*Green petal MLO*).

ВИРУСЫ

ILARVIRUS

Группа *Ilarvirus* принадлежит к семейству *Bromoviridae*. Вирусы данной группы, поражают широкий круг древесных растений, в том числе вызывают заболевания у косточковых плодовых культур, яблони и хмеля с высокой экономической вредоносностью. Оптимальным способом защиты от вируса является производство оздоровленного посадочного материала, однако по причине передачи вируса

пыльцой повторное инфицирование может происходить очень быстро. Морфологически *Iarvirus* представляют собой квази-изометрические частицы размером между 23 и 35 нм.

Вирус мозаики яблони (*Apple mosaic ilarvirus*, ApMV) [258, 303].

С и м п т о м ы. ApMV – один из самых известных и широко распространенных вирусов яблони, в то же время он вызывает линейные и мозаичные узоры и у других культур (слива, вишня, малина и др.). У восприимчивых культур вирулентные штаммы проявляются в виде бледно-желтого обрамления жилок или кремовой мозаики, состоящей из маленьких или больших пятен или кругов. Вирус мозаики яблони часто встречается вместе с *Prunus necrotic ringspot virus* и некоторыми другими вирусами.

Наиболее характерные признаки и повреждения для сортов яблони следующие (рис. 1.1*). На листьях появляются бледные или ярко-желтые размытые области. Мозаичные области могут быть нерегулярными или представлять собой полосы по главным жилкам. В течение сезона заболевание прогрессирует и узор становится хромовым, желтым или белым. Эти пятна могут стать некротическими в условиях яркого летнего солнца и при высокой температуре. Резко снижается общая фотосинтетическая активность листьев. Некротические области могут развиваться лишь на некоторых поврежденных листьях, вызывая их преждевременное опадение. Воздействие на листья может быть дифференцировано: наряду с нормальными листьями на растении имеются пораженные; часто повреждение ограничивается несколькими ветвями инфицированного дерева. Рост чувствительных сортов может замедляться. На плодах заболевание не диагностируется. Урожайность инфицированных растений может оставаться на уровне здоровых или снижаться до 50% (в зависимости от генотипа).

* Все рисунки к гл. 1 см. цветную вклейку.