

Обзорная статья / Review article
УДК 578.85/578.346:57.063.7/8
DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-71-85

Вирусные болезни бобовых культур на юге российского Дальнего Востока

Надежда Н. Какарека¹, Юрий Г. Волков¹, Валентина Ф. Толкач¹, Татьяна В. Табакаева¹,
Юрий А. Белов¹, Алексей А. Муратов², Михаил Ю. Щелканов¹

¹ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия

²Дальневосточный государственный аграрный университет, Благовещенск, Россия

Контактное лицо

Михаил Юрьевич Щелканов, д.б.н., доцент;
заведующий лабораторией вирусологии ФНЦ
биоразнообразия наземной биоты Восточной
Азии ДВО РАН; 690087 Россия, Владивосток, ул.
Столетия Владивостоку, д. 159/1.
Тел. +79245297109
Email adorob@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>

Формат цитирования

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. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-71-85

Получена 7 июля 2021 г.

Прошла рецензирование 4 августа 2021 г.

Принята 6 сентября 2021 г.

Резюме

Цель работы заключается в анализе эпифитотической ситуации на юге российского Дальнего Востока в связи с вирусными болезнями бобовых (Fabaceae Lindl., 1836).

Обсуждение содержит описание 18 вирусов, заражающих бобовые в данном регионе: мозаики люцерны (Alfalfa mosaic virus) (Martellivirales: Bromoviridae, *Alfamovirus*); мозаики горошка однопарного (*Vicia unijuga* mosaic virus) (Martellivirales: Bromoviridae, *Bromovirus*); огуречной мозаики (Cucumber mosaic virus) (Martellivirales: Bromoviridae, *Cucumovirus*); кольцевой пятнистости горошка однопарного (*Vicia unijuga* ringspot virus) (Martellivirales: Closteroviridae, *Unidentified*); жёлтой мозаики гибридного клевера (*Trifolium hybridum* yellow mosaic virus), обыкновенной мозаики фасоли (Bean common mosaic virus), жёлтой мозаики фасоли (Bean yellow mosaic virus), крапчатости ползучего клевера (*Trifolium repens* mottle virus), мозаики горного клевера (Mountain clover mosaic virus), мозаики лугового клевера (Red clover mosaic virus), хлоротичной деформации сои (Soybean chlorotic deformation virus), хлоротичной крапчатости сои (Soybean chlorotic mottle virus), мозаики сои (Soybean mosaic virus), слабой мозаики сои (Soybean weak mosaic virus) (Patatavirales: Potyviridae, *Potyvirus*); кольцевой пятнистости табака (Tobacco ringspot virus) (Picornavirales: Secoviridae, *Nepovirus*); деформирующей мозаики гороха (Pea enation mosaic virus) (Tolivirales: Luteoviridae, *Enamovirus*); мозаики белого клевера (White clover mosaic virus) (Tymovirales: Alphaflexiviridae, *Potexvirus*); некротической мозаики горошка ложносочевичного (*Vicia pseudorobus* necrotic mosaic virus) (Tymovirales: Betaflexiviridae, *Carlavirus*). Дано описание установленных природных резервуаров и основных переносчиков указанных вирусов. **Заключение** включает в себя перечень мероприятий, рекомендуемых для профилактики вирусных заболеваний бобовых и тезис о необходимости продолжения планового мониторинга фитовирусологической ситуации на территории российского Дальнего Востока.

Ключевые слова

Бобовые, Fabaceae, фитовирусы, *Alfamovirus*, *Bromovirus*, *Cucumovirus*, *Unidentified*, *Potyvirus*, *Nepovirus*, *Enamovirus*, *Potexvirus*, *Carlavirus*.

Viral diseases of legumes in the south of the Russian Far East

Nadezhda N. Kakareka¹, Yury G. Volkov¹, Valentina F. Tolkach¹, Tatyana V. Tabakaeva¹, Yury A. Belov¹, Alexey A. Muratov² and Mikhail Yu. Shchelkanov¹

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

²Far Eastern State Agrarian University, Blagoveshchensk, Russia

Principal contact

Mikhail Yu. Shchelkanov, PhD., Doctor of Biological Sciences, Associate Professor & Head, Laboratory of Virology, Federal Scientific Centre of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences; 159/1 Centuries to Vladivostok St, Vladivostok, Russia 690087.

Tel. +79245297109

Email adorob@mail.ru

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

How to cite this article

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) DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-71-85

Received 7 July 2021

Revised 4 August 2021

Accepted 6 September 2021

Abstract

Aim. The aim of the current work is to analyse the epiphytotic situation in the south of the Russian Far East in connection with viral diseases of legumes (*Fabaceae* Lindl., 1836).

Discussion contains a description of 18 viruses that infect legumes in this region: Alfalfa mosaic (Martellivirales: Bromoviridae, *Alfamovirus*); *Vicia unijuga* mosaic (Martellivirales: Bromoviridae, *Bromovirus*); Cucumber mosaic (Martellivirales: Bromoviridae, *Cucumovirus*); *Vicia unijuga* ringspot virus (Martellivirales: Closteroviridae, Unidentified); *Trifolium hybridum* yellow mosaic virus, Bean common mosaic virus, Bean yellow mosaic virus, *Trifolium repens* mottle virus, Mountain clover mosaic virus, Red clover mosaic virus, Soybean chlorotic deformation virus, Soybean chlorotic mottle virus, Soybean mosaic virus, Soybean weak mosaic virus (Patatavirales: Genus, *Potyvirus*); Tobacco ringspot virus (Picornavirales: Secoviridae, *Nepovirus*); Pea enation mosaic virus (Tolivirales: Luteoviridae, *Enamovirus*); White clover mosaic virus (Tymovirales: Alphaflexiviridae, *Potexvirus*); *Vicia pseudorobus* necrotic mosaic virus (Tymovirales: Betaflexiviridae, *Carlavirus*). The description of the established natural reservoirs and the main vectors of these viruses is given.

Conclusion. A list of measures are recommended for the prevention of viral diseases of legumes and a thesis is provided on the need to continue the planned monitoring of the phytovirological situation in the Russian Far East.

Key Words

Legumes, Fabaceae, phytoviruses, *Alfamovirus*, *Bromovirus*, *Cucumovirus*, *Unidentified*, *Potyvirus*, *Nepovirus*, *Enamovirus*, *Potexvirus*, *Carlavirus*.

ВВЕДЕНИЕ

В большинстве стран мира возделыванию бобовых (Fabaceae Lindl., 1836) уделяется повышенное внимание. Ценность этих сельскохозяйственных культур определяется, прежде всего, высоким содержанием в семенах белков, богатых незаменимыми аминокислотами для человека и животных. Чаще всего в растениеводстве используются соя культурная (*Glycine max* Merr., 1917), горох посевной (*Pisum sativum* L., 1753), чечевица пищевая (*Lens culinaris* Medik., 1787), фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris* L., 1753), фасоль золотистая (маш) (*Vigna radiata* Wilczek), пажитник сенной (*Trigonella foenum-graecum* L., 1753), чина посевная (*Lathyrus sativus* L., 1753) и др. Кроме того, ряд культур используют как многолетние кормовые травы – клевер (*Trifolium* L., 1753), люцерна (*Medicago* L., 1753), донник (*Melilotus* Mill.), козлятник (*Galega* Tournef. ex L., 1753). Многие бобовые являются отличными медоносами. Общемировые посевные площади бобовых составляют более 120 млн га [1].

Основной культурой в структуре сельскохозяйственного производства на Дальнем Востоке всегда являлась соя. Именно этот регион был основным поставщиком соевых бобов в России со времён Советского Союза, несмотря на относительно низкую урожайность порядка 14 ц/га в Приморье [2; 3]. Возможно, это связано с традиционными методами селекции и семеноводства, в то время как на мировом рынке преобладает зерно трансгенных сортов сои [4; 5]. Выращивание бобовых – один из ключевых векторов развития растениеводства на юге российского Дальнего Востока (на территории Амурской области, Приморского и Хабаровского краев, Еврейской автономной области) [6]. Одна из причин низкой урожайности бобовых на Дальнем Востоке – вредители и распространение фитопатологий различного генеза, включая фитовирусные заболевания.

Выявление возбудителей и источников распространения инфекционных болезней сои на юге российского Дальнего Востока проводится с конца 1960-х гг. [7-9]. Исследовались коллекционные питомники, как место возможного проникновения вирусов из других регионов страны и мира. Были обследованы питомники, опытные и производственные посевы сои Всероссийского научно-исследовательского института сои (ВНИИС), Приморского и Дальневосточного научно-исследовательских институтов сельского хозяйства (ПримНИИСХ и ДальНИИСХ) и опорные пункты Госсортсети (ГСУ): «Рождественское» (Амурская область), «Струговское» (Хабаровский край) и «Черниговское» (Приморский край).

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время, на Дальнем Востоке России в популяциях культивируемых бобовых выявлено более 40 заболеваний предположительно вирусной природы. Из них в качестве самостоятельных видов рассматриваются 18 фитовирусов, которые принадлежат 8 родам, 6 семействам, 5 отрядам (табл. 1) [8; 10; 11]. Распространённость вирусных болезней на сое по всем категориям хозяйств составила в

производственных посевах до 35%, а в коллекционных – 70-90% [12; 13].

SMV (рис. 1) считается наиболее вредоносным во всех странах в силу широкой распространённости, высокой интенсивности поражения растений, способности снижать урожайность в 2-3 раза и влиять на качество семян, уменьшая содержание белка и масла, соответственно, на 5-20% и 2,0-2,5% [14]. Кроме того, SMV отличается большим штаммовым разнообразием, что повышает экологическую пластичность этого вируса и затрудняет диагностику [15-17]. В Российской Коллекции вирусов Восточной Азии [18-20], функционирующей на базе лаборатории вирусологии ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, проделана большая работа по изучению биологических свойств штаммов SMV, изолированных в период 1969-2020 гг.: выделены три группы штаммов этого вируса, различающихся степенью выраженности симптоматики.

Группа А включает в себя слабопатогенные штаммы, широко распространённые в Амурской обл., Хабаровском крае и северных районах Приморского края. При заражении штаммами группы А симптомы заболевания почти отсутствуют (рис. 2А). Среднепатогенные штаммы (группа В) вызывают деформацию листовой пластинки, замедления роста центральной жилки, в результате чего лист приобретает характерный пузырчато-морщинистый вид; нередко происходило чередование пятен желтовато- и светло-зелёной окраски (рис. 2В). Штаммы группы В распространены по всему Дальнему Востоку России, ими же поражены большинство сортов сои, возделываемых как в нашей стране, так и за рубежом. Высоковирулентные штаммы (группа С) вызывают обширную некротизацию (рис. 2С) вплоть до гибели растения и выявлены на отдельных растениях в южной части (в Приханкайской низменности и южнее) Приморского края [12; 21].

Была исследована чувствительность сортов сои (Венера, Ходсон, Мечта, Приморская-529, Приморская-412), районированных в Приморском крае в третьей четверти прошлого века, к трём прототипным китайским штаммам SMV из Китая: SMV/China/Soybean/H5621, SMV/China/Soybean/K3140, SMV/China/Soybean/J1889. Все сорта оказались восприимчивыми (наиболее выраженная реакция – на var. Приморская-529, наименее – на var. Венера). Различие штаммов проявлялось только на var. Приморская-412, на котором штамм S_{III} вызывал резкую мозаику с сильной деформацией в то время, как остальные – лишь умеренную симптоматику [9; 10; 21]. Таким образом, китайские штаммы представляют опасность для естественных и агрофитоценозов российского Дальнего Востока.

Три прототипных дальневосточных штамма – SMV/Russia/Amur_region/Soybean-A15135/FA12G/1994, SMV/Russia/Amur_region/Soybean-A15136/FB34W/1994 и SMV/Russia/Khabarovsk_region/Soybean/Kh-12/1995 – с чётко различающейся фитопатогенностью на сое были испытаны на сортах-дифференциаторах (табл. 2) по общепринятой схеме [22-24].

Таблица 1. Вирусы* сои, циркулирующие в естественных и агрофитоценозах на юге российского Дальнего Востока
 Table 1. Soybean viruses* circulating in natural and agrophytocoenoses in the south of the Russian Far East

Отряд Order	Семейство Family	Род Genus	Вид / Species	Полное название Full name	Сокращение Abbreviation
Martellivirales	Bromoviridae	<i>Alfavirus</i>	вирус мозаики люцерны / Alfalfa mosaic virus	вирус мозаики люцерны / Alfalfa mosaic virus	ВМЛ / AMV
		<i>Bromovirus</i>	вирус мозаики горошка однопарного / <i>Vicia unijuga</i> mosaic virus	вирус мозаики горошка однопарного / <i>Vicia unijuga</i> mosaic virus	ВМГО / VuMV
		<i>Cucumovirus</i>	вирус огуречной мозаики ¹ / Cucumber mosaic virus	вирус огуречной мозаики ¹ / Cucumber mosaic virus	ВОМ / CMV
Patatavirales	Potyviridae	<i>Unidentified</i>	вирус кольцевой пятнистости горошка однопарного / <i>Vicia unijuga</i> ringspot virus	вирус кольцевой пятнистости горошка однопарного / <i>Vicia unijuga</i> ringspot virus	ВКПГО / VuRSV
			вирус обыкновенной мозаики фасоли / Bean common mosaic virus	вирус обыкновенной мозаики фасоли / Bean common mosaic virus	ВОМФ / BCMV
			вирус жёлтой мозаики фасоли / Bean yellow mosaic virus	вирус жёлтой мозаики фасоли / Bean yellow mosaic virus	ВЖМФ / BYMV
			вирус мозаики клевера горного / Mountain clover mosaic virus	вирус мозаики клевера горного / Mountain clover mosaic virus	ВМКГ / MCMV
			вирус мозаики клевера лугового / Red clover mosaic virus	вирус мозаики клевера лугового / Red clover mosaic virus	ВМКЛ / RCMV
			вирус хлоротичной деформации сои / Soybean chlorotic deformation virus	вирус хлоротичной деформации сои / Soybean chlorotic deformation virus	ВХДС / SCDV
			вирус хлоротичной крапчатости сои / Soybean chlorotic mottle virus	вирус хлоротичной крапчатости сои / Soybean chlorotic mottle virus	ВХКС / SCSMV
			вирус мозаики сои / Soybean mosaic virus	вирус мозаики сои / Soybean mosaic virus	ВМС / SMV
			вирус слабой мозаики сои / Soybean weak mosaic virus	вирус слабой мозаики сои / Soybean weak mosaic virus	ВСМС / SWMV
			вирус жёлтой мозаики клевера гибридного / <i>Trifolium hybridum</i> yellow mosaic virus	вирус жёлтой мозаики клевера гибридного / <i>Trifolium hybridum</i> yellow mosaic virus	ВЖМКГ / THYMV
Picomavirales	Secoviridae	<i>Nepovirus</i>	вирус крапчатости клевера ползучего / <i>Trifolium repens</i> mottle virus	вирус крапчатости клевера ползучего / <i>Trifolium repens</i> mottle virus	ВКП / TrMoV
		<i>Enamovirus</i>	вирус кольцевой пятнистости табака / Tobacco ringspot virus	вирус кольцевой пятнистости табака / Tobacco ringspot virus	ВКПТ / TRSV
Tymovirales	Betaflexiviridae	<i>Potexvirus</i>	вирус деформирующей мозаики гороха / Pea enation mosaic virus	вирус деформирующей мозаики гороха / Pea enation mosaic virus	ВДМГ / PEMV
		<i>Carlavirus</i>	вирус мозаики белого клевера / White clover mosaic virus	вирус мозаики белого клевера / White clover mosaic virus	ВМБК / WSCMV
			вирус некротической мозаики горошка ложносочечивного <i>Vicia pseudorobus</i> necrotic mosaic virus	вирус некротической мозаики горошка ложносочечивного <i>Vicia pseudorobus</i> necrotic mosaic virus	ВНМГЛ / VpNMV

Примечание: *Таксоны упорядочены в соответствии с их латинским написанием, виды внутри таксона – в соответствии с их международной аббревиатурой, используемой в настоящей работе

Note: *The taxa are ordered according to their Latin spelling, whereas the species within the taxon – according to their international abbreviation used in the current article

¹ Бобовые штаммы вируса огуречной мозаики (CMV – Cucumber mosaic virus) (Martellivirales: Bromoviridae, *Cucumovirus*) первоначально рассматривались как самостоятельный вирус, получивший название вирус задержки роста сои (SSV – Soybean stunt virus). Имеющий историческое значение SSV не следует путать с вирусом острой задержки роста сои (SSSV – Soybean severe stunt virus) (Picomavirales: Secoviridae, *Nepovirus*), который не обнаружен на Дальнем Востоке.

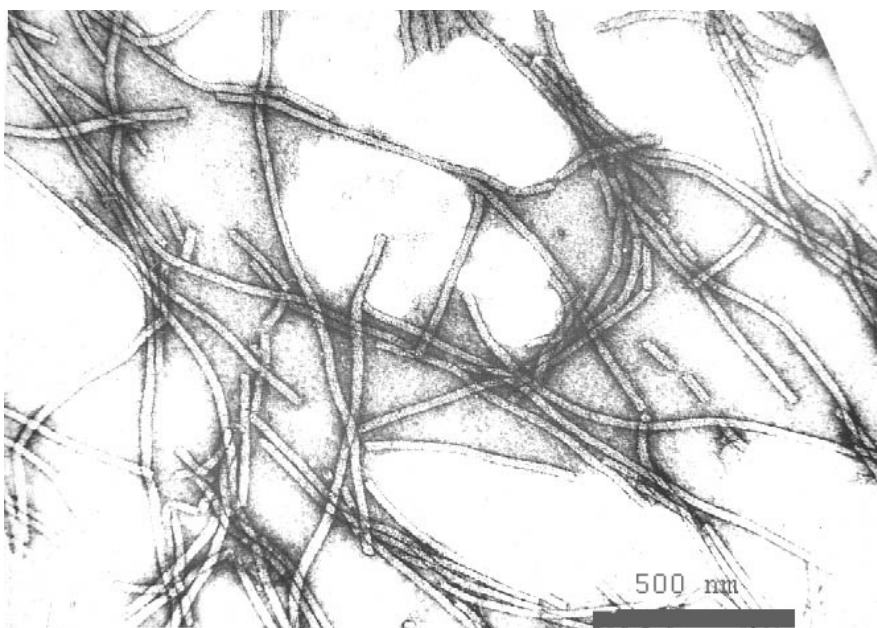


Рисунок 1. Электронно-микроскопическая фотография вирионов SMV
Figure 1. Electron microscopic photo of SMV virions

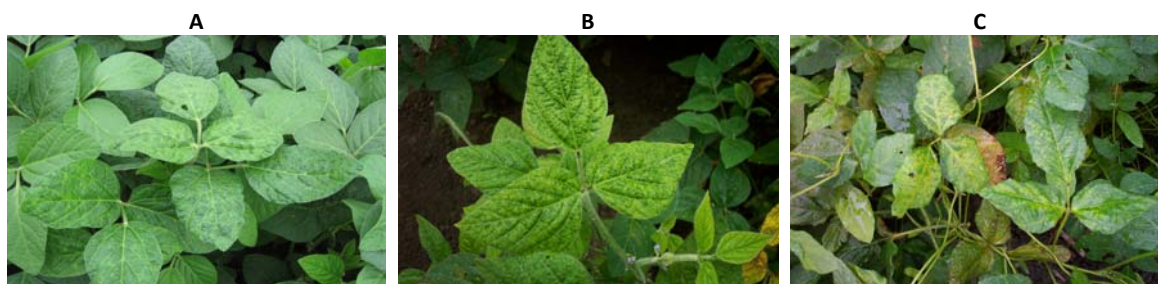


Рисунок 2. Симптомы заболевания сои, этиологически связанного с SMV-инфекцией:
 А – слаботокогенный штамм; В – среднетокогенный штамм; С – высокотокогенный штамм
Figure 2. Symptoms of soybean disease etiologically associated with SMV infection:
 А – low pathogenic strain; В – medium pathogenic strain; С – high pathogenic strain

Таблица 2. Реакция^{#,##} сортов-дифференциаторов сои на заражение прототипными дальневосточными штаммами SMV

Table 2. Reaction^{#,##} of soybean differentiator varieties to infection by prototypical Far Eastern SMV strains

Сорта-дифференциаторы сои Soybean varieties-differentiators	SMV/Russia/Amur region/Soybean-A15136/FB34W/1994	SMV/Russia/Amur region/Soybean-A15135/FA12G/1994	SMV/Russia/Khabarovsk region/Soybean/Kh-12/1995
Norin 4	M ^{Sys}	A	M ^{Sys} , VC ^{Sys}
Takachinagaha	NR ^{Loc} , D ^{Sys}	R ^{Sys} , M ^{Sys} , S ^{Sys}	M ^{Sys}
Harasoy	NV ^{Sys} , NA ^{Sys}	A	M ^{Sys} , G ^{Sys}
Ou 13	A	VB ^{Sys}	A
OB*	N ^{Loc}	N ^{Loc}	A
Nemaschirasu*	A	N ^{Loc}	N ^{Loc}
Dewamesumo**	A	A	A

Примечание:[#]Симптомы заболевания: А – отсутствие симптомов; D – деформация листовой пластинки; G – морщинистость; M – мозаика; N – некроз; NR – некротические кольца; NA – некроз верхушки; NV – некроз жилок; R – скручивание листовой пластинки; S – пятнистость; VB – окаймление жилок; VC – посветление жилок.

^{##}Выраженность симптомов: Loc – локальный симптом; Sys – системное проявление

*Дифференциатор среднепатогенных штаммов

**Дифференциатор высокопатогенных штаммов

Note:[#]Symptoms: A – asymptomatic infection; D – deformation of the leaf plate; G – wrinkled; M – mosaic; N – necrosis; NR – necrotic rings; NA – necrosis of the apex; NV – necrosis of veins; R – rolling of the leaf plate; S – spotting; VB – vein bordering; VC – vein clarification

^{##}Level of symptom expression: Loc – local symptom; Sys – systemic manifestation

*Differentiator of medium pathogenic strains

**Differentiator of highly pathogenic strains

Обследование посевов показало, что, несмотря на значительные колебания степени восприимчивости к вирусной инфекции, практически все районированные сорта сои в наибольшей степени были поражены SMV (50-75% участков, по данным ИФА). Лишь у отдельных сортов иногда доминировал CMV. Интенсивность заражения посевов в конце периода вегетации составляет 50-98% – это свидетельствует о наличии массового и мобильного переносчика этого вируса (см. далее).

Ранее считалось, что SMV не имеет других хозяев кроме культурной формы сои и передается через семена. Однако последние данные говорят о большом разнообразии изолятов SMV, выявленных от других родов бобовых и небобовых растений [25-28]. Нами были выявлены SMV-инфицированные растения дикорастущей сои (*Glycine ussuriensis* Regel et Maack) в Приморском крае, что может говорить о возможности образования природных очагов этого возбудителя [29]. Доля вирусифорных семян в посевном материале

составляет 5-25% [30]. Таким образом, наиболее вероятным первичным источником этого возбудителя на полях являются растения, выросшие из вирусифорных семян, в том числе – и дикорастущей сои. В дальнейшем инфекция распространяется механическим путём или с помощью насекомых (в первую очередь, – тлей).

BYMV (рис. 3А) вызывает на бобовых крапчатость: мелкие жёлтые пятна, диффузно рассеянные по всему листу (рис. 3В). BYMV был обнаружен в Приморском и Хабаровском краях на посевах сои, расположенных в непосредственной близости от посевов клевера. Этот вирус может поражать в отдельные годы до 50% растений и снижать урожайность семян (бобов) на величину до 40 %. Больные растения сои имеют среднюю высоту, составляющую 90% от высоты здоровых кустов. Нами показано, что постоянным источником инфекции для посевов сои являются различные виды дикорастущего клевера [11; 12].

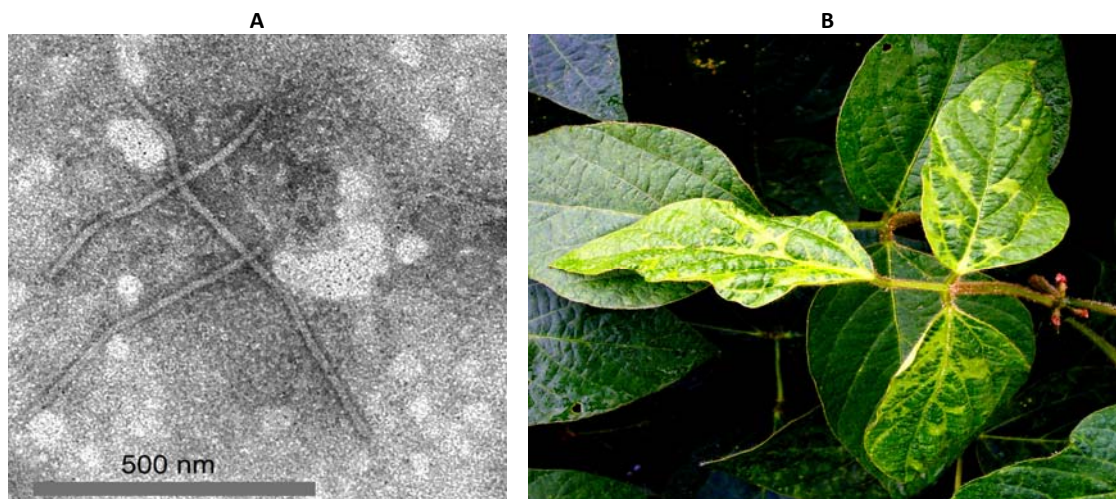


Рисунок 3. А – электронно-микроскопическая фотография вирионов BYMV; В – симптомы заболевания сои, этиологически связанного с BYMV-инфекцией

Figure 3. A – electron microscopic photo of BYMV virions; B – symptoms of soybean disease etiologically associated with BYMV infection

CMV (рис. 4А) последовательно увеличивает своё присутствие в посевах бобовых (рис. 4В) на юге российского Дальнего Востока в текущем столетии.

Первоначально этот вирус был описан Y. Koshimizu и N. Iizuka (1963) как вирус задержки роста сои (SSV – Soybean stunt virus)³ [31]. На Дальнем Востоке России вирус был идентифицирован ещё в 1967 году и отмечена его существенная вредоносность [8]. Позднее было показано, что SSV является вариантом CMV, адаптированным к бобовым – CMV-L [32; 33].

Наиболее сильно растения сои поражаются CMV-L в коллекционных и селекционных питомниках. Из проверенных 82 сортов на Дальневосточной станции ВИР и 62 сортов во Всероссийском институте сои (г. Благовещенск) отрицательная реакция на CMV-L наблюдалась у растений 22 (26,8%) и 14 (22,6%) сортов, соответственно. Районированные сорта поражены CMV-L в основном незначительно – до 10%; отдельные же

сорта, полученные из-за рубежа, поражаются этим вирусом почти на 100%. Вероятно, это связано с тем, что CMV-L был интродуцирован на Дальний Восток из-за рубежа, и сорта местной селекции оказались более устойчивыми к этому патогену. Но наиболее вероятно другое объяснение: местные штаммы CMV-L оказались более агрессивными по отношению к интродуцированным сортам, так как семенами этот вирус передаётся в очень незначительных количествах [34].

Исследования показали наличие в популяциях бобовых несколько штаммов CMV-L, различающихся по патогенности. В Северной Корее с сое нами был выявлен сильнопатогенный штамм из группы бобовых штаммов, отличающийся по иммунохимическим характеристикам от ранее изученных (ранее не публиковавшиеся данные). Показано, что пути циркуляции CMV включают в себя очаги среди дикорастущих растений, а также посевы овощных культур и картофеля [32; 34].

³ Имеющий историческое значение SSV не следует путать с вирусом острой суровой задержки роста сои (SSSV – Soybean severe stunt virus) (Picornavirales: Secoviridae, *Nepovirus*), который не обнаружен на Дальнем Востоке.

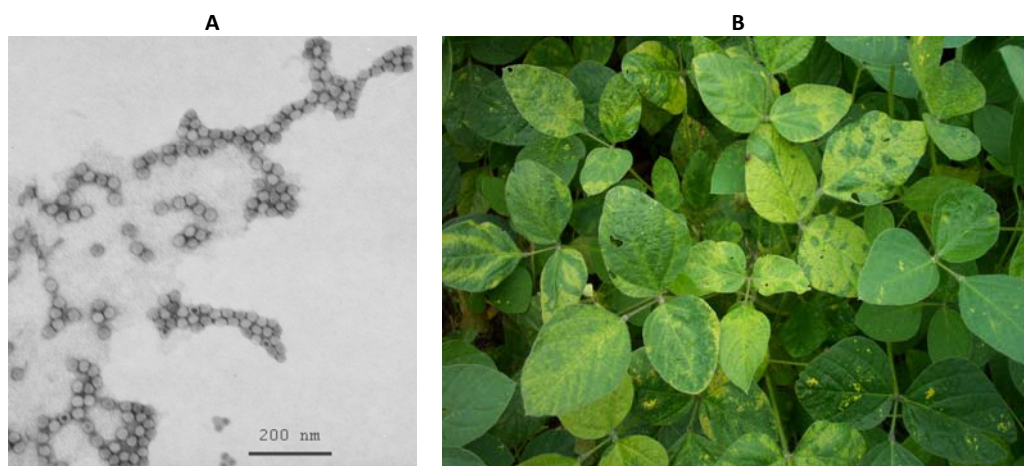


Рисунок 4. А – электронно-микроскопическая фотография вирионов CMV; В – симптомы заболевания сои, этиологически связанного с CMV-инфекцией

Figure 4. A – electron microscopic photo of CMV virions; B – symptoms of soybean disease etiologically associated with CMV infection

BCMV встречается в посевах сои, особенно производственных, значительно реже вирусов, описанных выше. Однако BCMV отличается особой вредоносностью для бобовых и в значительной степени распространяется семенами и тлями. Механическая передача затруднена. BCMV вызывает у бобовых укорочение междоузлий и черешков, карликовость, деформацию листьев, опадение бобов (рис. 5) [7-9].

Показано резервирование BCMV на клевере полевым [8].

AMV – подобно CMV-L – патоген с очень широким кругом растений-хозяев и большим числом тлей-переносчиков. Может поражать растения из различных семейств.

Этот вирус был впервые обнаружен на сое Т.А. Поливановой (1980). У бобовых ВМЛ вызывает яркую

жёлтую пятнистость, часто проявляется жёлтое окаймление жилок (рис. 6).

Нами показано, что AMV часто выявляется на соседних с посевами сои дикорастущих и культивируемых видах: клевере, горошке, доннике, осоте, картофеле. Все эти растения являются источником инфекции для сои. Вместе с тем, AMV серьёзного экономического значения на Дальнем Востоке пока не имеет.

TRSV (рис. 7А) вызывает у бобовых некроз верхушечной почки и пролиферацию цветочных кистей (рис. 7В). Встречается редко и не наносит большого ущерба дальневосточным хозяйствам. В то же время из-за его способности в высокой степени передаваться семенами представляет опасность при завозе их из регионов с высоким уровнем распространением этого вируса [7; 8].



Рисунок 5. BCMV на растениях сои
Figure 5. BCMV in soybean plants

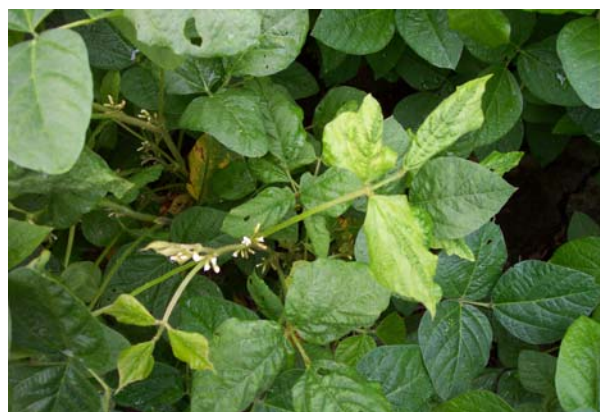


Рисунок 6. AMV на растениях сои
Figure 6. AMV in soybean plants

SWMV был впервые идентифицирован Н.Н. Какарека с соавт. [35] на растениях сои в коллекции Института сои (г. Благовещенск). Исходное обозначение вируса – изолят А15074КТР. SWMV вызывает симптомы слабой мозаики на сое. Был передан путем механической инокуляции на ряд индикаторов; оригинальность его в том, что механическая инокуляция сои была безуспешна (табл. 3). Передачи семенами поражённых бобов овощных не зафиксировано, но тлями *Myzus*

persicae Sulzer, 1776 патоген передается эффективно. Точка термической инактивации (ТТИ) – 75°C, период сохранения инфекционности (ПСИ) – 7 сут. (т.е. вирус достаточно стабилен во внешней среде). Вирионы нитевидной формы длиной 800 нм присутствуют в большом количестве и сильно агрегируют латерально. Выход вируса составляет 0,3-2,0 мг на 100 г листьев. Спектр поглощения (min 245 нм, max 260 нм) характерен для нуклеопротеидов фитовирусов.

Электрофоретически отмечена гетерогенность капсидного белка, выявлялось 3-4 зоны с молекулярными массами от 24-32 кДа, что характерно

для рода *Potyvirus*. Отмечено наличие общих эпитопов исследуемого изолята с типичными представителями этого рода – SMV и BYMV [35].



Рисунок 7. А – электронно-микроскопическая фотография вирионов TRSV; В – симптомы заболевания сои, этиологически связанного с TRSV-инфекцией

Figure 7. А – electron microscopic photo of TRSV virions; В – symptoms of soybean disease etiologicaly associated with TRSV infection

Таблица 3. Исследование круга растений-хозяев[#] вирусов, выявленных на сое в коллекции Института сои (г. Благовещенск)

Table 3. Study of the range of host plants[#] viruses detected on soybean in the collection of the Soybean Institute (Blagoveshchensk)

Индикаторное растение Indicator plant	SWMV	SCMV	SCDV
<i>Cassia angustifolia</i>	A	A	A
<i>Chenopodium amaranticolor</i>	Dot, N	A	NR, N, D
<i>Chenopodium murale</i>	A	N, C, S	A
<i>Chenopodium quinoa</i>	N	N, C, S	A
<i>Cucumis sativus</i>	N	A	A
<i>Faba bona</i>	M, C, Mot	A	N
<i>Glycine hispida</i>	A	M, N, S	C, D
<i>Lotus tetragonolobus</i>	A	A	A
<i>Phaseolus lunatus</i>	A	A	A
<i>Phaseolus vulgaris</i>	N, NR, M	N, C, NV	N, C, NV
<i>Pisum sativum</i>	A	N	D, VC
<i>Trifolium repens</i>	A	A	A
<i>Trifolium fragiferum</i>	A	A	A
<i>Trigonella foenum-graecum</i>	A	C, S, N	A
<i>Trifolium gladiata</i>	A	A	A
<i>Vigna sinensis</i>	D	Dot, N	A

Примечание:[#] Симптомы заболевания: А – бессимптомная инфекция; С – хлороз; D – деформация листовой пластинки; Dot – точечные некротические пятна; N – некроз; M – мозаика; Mot – крапчатость; S – пятнистость; NV – некроз жилок; NR – некротические кольца; VC – посветление жилок

Note:[#] Symptoms: А – asymptomatic infection; C – chlorosis; D – deformation of the leaf plate; Dot – necrotic dots; N – necrosis; NR – necrotic rings; VC – vein clarification

SCMV (первоначальное обозначение – изолят А10213КVP) характеризуется выраженными симптомами хлоротичной крапчатости. Было показано, что хорошим индикатором является фасоль 2-х сортов – Perlicka и Michelite. Индикаторными растениями являются, в основном, бобовые (табл. 3). SCMV передается семенами с эффективностью около 9%. Тли *M. persicae*, по-видимому, не переносят этот вирус. SCMV лабилен: ТТИ 65°C, ПСИ 1 сут. В электронно-микроскопических препаратах обнаружены длинные гибкие нитевидные частицы длиной около 800 нм. Выход вируса составил 3,2 мг на 100 г листьев. Спектр

поглощения очищенных образцов min 240 нм, max 255 нм; $E_{260}/E_{280} \approx 1,2$ [35].

SCDV (первоначальное обозначение – изолят А15091КVP) вызывает у бобовых симптомы общего хлороза и деформации листьев (табл. 3). Эффективность семенной передачи составляет 14%. Передача SCDV тлей *M. persicae* отсутствует, что нехарактерно для потивирусов, обычно легко передающихся этим видом насекомых. Вирус лабилен: ТТИ менее 55°C, ПСИ 1 сут. Вирионы – нитевидной формы, гибкие, длиной около 850 нм. Выход вируса составил свыше 8 мг на 100 г растительной массы. Очищенный препарат имел

типичный для нуклеопротеида спектр поглощения: min 240 нм, max 260 нм; $E_{260}/E_{280} \approx 1,2$ [35].

VuRSV был впервые обнаружен Н.Н. Какарека с соавт. [36] на горошке однопарном (*Vicia unijuga* Braun A.) с симптомами кольцевой пятнистости и линейного узора. После получения первичного изолята и его накопления в концентрированных образцах были обнаружены нитевидными частицами размерами длиной 1000-1200 нм и 10-12 нм в диаметре. ТТИ 55°C. При комнатной температуре вирус сохраняет инфекционность в соке бобов менее суток в исходном титре 10^6 . VuRSV распространяется тлями и семенами. Помимо бобовых, этот вирус может поражать паслёновые и маревые. Выход вируса составляет 20-30 мг на 100 г листьев. Соотношение поглощения E_{260}/E_{280} соответствовало 1,4-1,5. Молекулярная масса капсидного белка вируса составила 34 кДа. Вирус обладает высокой иммуногенностью (титр в ИФА 1:25600). Антигенного родства с потивирусами не наблюдалось. Предварительно вирус кольцевой пятнистости горошка однопарного идентифицировали как представителя семейства *Closteroviridae* [36].

VuMV, который также встречается на *V. unijuga*, приводя к развитию симптомов жёлтой пятнистости и некротизации, был впервые описан Ю.Г. Волковым [37]. Этот вирус встречается на территории Приморского края и Амурской области.

PEMV был выявлен в 1980-е годы на горохе со специфическими симптомами – посветлением жилок и выростами на их обратной стороне. Семена больных бобов и гороха мелкие и имеют более интенсивную жёлтую окраску, чем семена здоровых растений. Острая форма заболевания сопровождается резкой деформацией и уродливостью растений [38; 39].

VpNMV обнаружен в Спасском и Чугуевском районах Приморского края, а также в районе п. Волочаевка Еврейской автономной области на растениях горошка ложносочевичного *Vicia pseudorobus* Fisch. et Mey С.А. с некротической мозаикой и некротизацией жилок. В концентрированных препаратах из сока больных растений выявлены нитевидные частицы длиной порядка 650 нм и диаметром 10-12 нм. Вирионы содержали один вид капсидного белка с молекулярной массой 34 кДа и одну молекулу РНК. Круг хозяев включал в себя растения, принадлежащие семействам *Chenopodiaceae* и *Fabaceae*. Маревые заражались исключительно локально. Эффективно передавался механически и тлями *M. persicae* [40].

На дикорастущих дальневосточных видах клевера (*Trifolium* L., 1753) был выявлен ряд фитовирусов. На клевере луговом (*T. pratense* L., 1753) наиболее часто выявляется ВУМВ, вызывающий яркую жёлтую мозаику. Очаги обычно ограничены несколькими растениями и приурочены к опушкам лесных массивов (Приморский и Хабаровский края) и лесополосам (Амурская область). Этот вирус был выявлен также на клевере люпиновом (*T. lupinaster* L., 1753) с симптомами жёлтой мозаики в Амурской области. На нескольких видах клевера выявлен ряд потивирусов: на гибридном (*T. hybridum* L., 1753) с симптомами жёлтой мозаики – **ThYMV**, на горном (*T. montanum* L., 1753) – **MCMV**, на луговом (*T. pratense* L., 1753) – **RCMV**, которые отличаются от ВСМВ и ВУМВ по своим антигенным свойствам и ряду других характеристик. **TrMoV** изолирован из клевера ползучего

(*T. repens* L., 1753) с симптомами крапчатости. **TrMoV** представляет собой нитевидный вирус примерно 800×12 нм. Он показал отдалённое серологическое родство с антисыворотками к различным потивирусам – ВСМВ, ВУМВ и У-вирусу картофеля. Особняком среди «клеверных» фитовирусов Дальнего Востока стоит потексвирус **WCMV**, имеющий совершенно иные антигенные свойства [41-43].

Эпифитотология вирусов бобовых растений Дальнего Востока существенно осложняется тем, что эти вирусы поражают не только представителей семейства *Fabaceae*.

Наибольшее количество возбудителей заболеваний бобовых представлено потивирусами, т.е. энтомофильными патогенами. Исследование энтомофауны посевов бобовых культур показало большое разнообразие фитофагов, способных передавать вирусы. Например, энтомофауна соевого поля включает в себя более 100 видов насекомых фитофагов [44]. С высокой степенью распространения фитофагов и связан высокий уровень зараженности бобовых вирусными болезнями. Особенно важным является факт преобладания тлей (Homoptera, Aphidinea) в энтомофауне полей сои и других бобовых (более 70%). В этом смысле, в первую очередь, необходимо отметить виды тлей, трофически связанные с *Fabaceae* – это соевая (*Aphis glycines* Mats.), акациевая (*A. craccivora* Koch), люцерновая (*A. medicaginis* Koch), бобовая (*A. fabae* Scop.), зелёная виковая (*Megoura viciae* Buckt.), гороховая (*Acyrtosiphon pisum* Koch) тля - а также неспецифические для бобовых культур картофельная (*Aulacortum solani* Kalt.) и бахчевая (*A. gossypii* Glov.) [37; 45].

Отдельно следует выделить уже упоминавшуюся персиковую тлю (*M. persicae*). Она является наиболее массовым видом среди мигрантов (крылатых особей) в первой половине лета – свыше 26% от всех отлавливаемых в сосуды Мёрике тлей. Ее особи не колонизируют сою, но крылатые имаго довольно часто фиксируются в афидофауне соевых полей и на отдельных посадках фасоли, гороха, душистого горошка и люпина. Выяснилось, что, совершая пробные уколы, крылатые мигранты *M. persicae* могут в высоком проценте передать SMV [46].

Во второй половине лета наблюдается массовая колонизация сои особями соевой тли *A. glycines* Mats. Показано, что летние мигранты *A. glycines* перемещаются из южных провинций Китая сначала в его северо-восточные районы вслед за всходами сои, а затем, во второй половине июля, чаще всего в 20-х числах месяца, с господствующими в это время ветрами, попадают и в сопредельные территории российского Дальнего Востока. Всего за неделю (за одно поколение), плотность популяции соевой тли увеличивается в 5-7 раз, что говорит о высокой степени миграции этого вида [45].

В конце июля – начале августа общая численность всех видов тлей, питающихся на сое, достигает максимума. Можно предположить, что существует возможность переноса крылатыми особями *A. glycines* возбудителей виروزов с китайской территории (в частности, – из провинций Хэйлунцзян и Гирин). Именно в этот период резко возрастает зараженность сои (с 5-7% до 50% и выше) энтомофильными вирусами. В дальнейшем количество больных растений растёт незначительно, что связано,

скорее всего, с возрастной устойчивостью. Примечательно, что, несмотря на высокую численность *A. solani* на листьях сои, крылатых особей этого вида немного и как переносчик картофельная тля неэффективен. Преобладают же в отловах крылатые самки персиковой, соевой, бахчевой, капустой тлей – 80-84%. Причём на долю мигрантов *A. glycines* приходится 27%, а на долю *M. persicae* – 26% от всех отлавливаемых в сосуды Мёрике афидид. Эти цифры свидетельствуют о том, что особи *A. solani* не столь опасны в распространении возбудителей вирусной инфекции, как особи (особенно крылатые) другого специфического для сои вида – *A. glycines* или мигранты не свойственного ей вида – персиковой тли [45; 46].

По данным экспериментальных исследований, степень инфицирования растений, инокулированных SMV с помощью тлей, составила: по особям *A. glycines* – 83-100%, *A. solani* – до 62% и *A. gossypii* – от 17 до 33%. В научной литературе встречается информация о том, что *A. glycines* может переносить широкий спектр фитовирусов [47; 48]. Вместе с тем, способность передаваться тлями различается у разных штаммов SMV [49; 50].

Как отмечалось выше, основным источником SMV (а также ряда других фитовирусов) являются заражённые семена сои, поэтому, распределение по полю мозаичных растений, выросших из вирусифорных семян, носит случайный характер. Первоначальное заражение здоровых растений сои от источника инфекции происходит в момент перелёта тлей (преимущественно *A. solani*) на сою и поиска ими с помощью пробных укулов наиболее благоприятных кормовых растений. Вторая волна заражения (а по сути – перезаражения) сои SMV происходит в момент массового лёта на поля летних мигрантов *A. glycines* – в конце июля. И, наконец, новая волна перезаражения происходит в момент массового окрыления колонизирующих сою афидид и разлёта их на другие растения – как правило, в первой декаде августа. Однако это перезаражение уже не столь опасно, так как начинает проявляться возрастная устойчивость (маловосприимчивость) возделываемых растений к вирусной инфекции. Кроме того, при поздних сроках заражения инфекция практически не проникает в семена [46; 48].

Большинство тлей, колонизирующих бобовые, способны передавать и неспецифические для бобовых культур вирусы, которые, тем не менее, наносят им существенный вред. В первую очередь, речь идёт о CMV и AMV, в значительной степени поражающих практически все культивируемые бобовые растения, а также представителей других семейств, в частности, Solanaceae. Многие вирусы, как сказано выше, могут резервироваться в дикорастущих растениях. Предполагается, что источником BYMV являются горошек однопарный, донник белый, клевер красный и клевер гибридный. AMV в зимний период сохраняется в посевах клевера и в некоторых сорных растениях разных видов. Согласно литературным данным, этот вирус поражает 305 видов из 47 семейств [51].

Таким образом, меры борьбы с вирусными болезнями бобовых должны быть сориентированы в первую очередь на предупреждение распространения их возбудителей переносчиками. Необходимо соблюдать пространственную изоляцию посевов сои от посевов клевера и люцерны, вести активную борьбу с

сорняками, а для предотвращения массового лёта тлей применять афидиды. В оптимальном варианте пространственная изоляция должна быть такой, чтобы за время её преодоления тля успела «потерять» восприимчивые ей непersistентные вирусы.

Jang M.-H. и Lui V. [52] провели исследование динамики распространения вирусов и показали, что максимальное проявление вирусозов на растениях наблюдается спустя 15-20 дней после пика численности тлей-переносчиков. В большинстве случаев перезаражение растений от первичного очага происходит в пределах 5-15 м. Интенсивность перезаражения здоровых растений сои носит плавный ступенчатый характер. В круге с радиусом 2 м от первичного очага вирусной инфекции отмечается 20-30% заболевших растений; в круге с радиусом 5 м – до 70% и в круге с радиусом 10 м – 85-90% вирусных растений (нарастающим итогом к концу вегетации). Очень редко встречаются вторично заражённые растения за пределами 12-метровой зоны. Максимальное расстояние, на котором было зафиксировано вторичное заражение сои с помощью тлей, составило 25-45 м от первичного очага инфекции [52]. Позднее показано, что в полевых условиях ВМС распространяется переносчиками преимущественно до 100 м по направлению господствующих ветров [53]. Косвенно это свидетельствует о том, что переносчик сохраняет вирусифорность лишь в пределах того времени, какое необходимо для преодоления 45-100-метровой зоны. Эти данные дают представление о том, какого размера должна быть пространственная изоляция между элитно-семеноводческими посевами сои и посевами ее производственного назначения (как более поражёнными различными вирусозами). Аналогичные мероприятия должны предусматриваться и для соевых полей по отношению к дикорастущим бобовым растениям (как резервуарам вирусов) с целью предотвращения заноса из них в агроценозы вирусной инфекции с помощью различных насекомых.

Известно, что ряд вирусов из семейства Luteoviridae способны к длительному сохранению в организме тлей-переносчиков (которые, следовательно, являются и хозяевами этих вирусов) [54]. На Дальнем Востоке России выявлен единственный представитель этого семейства (PEMV) однако его эпифитотология не изучалась. Хотя инфекция передаётся персистентно, но сами вирусы, по-видимому, в переносчике не реплицируются (этот вопрос требует специального изучения).

Следует отметить, что, поскольку Дальневосточный регион является основным поставщиком соевых бобов для Российской Федерации, проведённых исследований совершенно недостаточно – особенно учитывая высокую заражённость этой культуры фитовирусами в соседних странах [22; 55].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В итоге многолетнего мониторинга вирусных болезней дикорастущих и культивируемых бобовых на Дальнем Востоке выявлена значительная заражённость производственных и коллекционных посевов, составляющая от 30 до 90%, что снижает урожайность и качество продукции растениеводства. Среди районированных сортов сои нет устойчивых к вирусным заболеваниям. Возбудители вирусных заболеваний бобовых резервируются в природных фитоценозах,

откуда могут быть привнесены с помощью насекомых в агроценозы. Наиболее распространенным и вредоносным является SMV, представленный штаммами с широким спектром патогенности – от слабо- до высокопатогенных; уровень патогенности штаммов SMV возрастает при продвижении в южном направлении.

Для организации мер борьбы и профилактики вирусных болезней бобовых культур требуются комплексные подходы к защите, поскольку разовые мероприятия, используемые отдельно, редко бывают достаточными для адекватного снижения вызванных вирусом потерь урожая бобовых культур: использование устойчивых к фитовирусам сортов, посев безвирусных семян, отбор сортов с пониженной пищевой привлекательностью для насекомых-переносчиков и вследствие этого с низкой скоростью передачи патогенов, использование разнообразных фитосанитарных или агротехнических методов, которые минимизируют источник вируса или уменьшают его распространение, применение селективных пестицидов экологически ответственным способом.

Учитывая выраженное негативное значение вирусных заболеваний для посевов бобовых, необходимо продолжать плановый мониторинг фитовирусологической ситуации на территории российского Дальнего Востока.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ-18-016-00194 «Молекулярно-генетическая идентификация штаммов фитовирусов, хранящихся в Российской коллекции вирусов Восточной Азии на базе ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН». В работе применялся электронный микроскоп Libra 120 Центра коллективного пользования Национального научного центра морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН.

ACKNOWLEDGMENT

The work was carried out with the support of the RFBR grant-18-016-00194 "Molecular Genetic Identification of Phytovirus Strains stored in the Russian Collection of East Asian Viruses on the basis of the Federal Research Centre for Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences". The Libra 120 electron microscope of the Centre for Collective Use of the A.V. Zhirmunsky National Scientific Centre for Marine Biology of the FEB RAS was used in the work.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Корсаков Н.И., Мякушко Ю.П. Соя. Ленинград: ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, 1975. 160 с.
2. Трифонова М.Ф., Попова Н.П. Соя северного экотипа: урожайность, белковая и масличная продуктивность в условиях нечерноземной зоны при различных плотностях ценоза // Известия Международной академии аграрного образования. 2015. N21. С. 16-19.
3. Куликов Н.Ф. Моделирование и управление урожайностью сои в Приморье // Аграрная Россия. 2011. N2. С. 32-33.
4. Зубков В.В. Зачем нам трансгенная соя? // Агро-Информ. 2009. N6. С. 37.
5. Кершанская О.И., Абдулжанова М.А., Есенбаева Г.Л., Нелидова Д.С., Зернова О.В., Лозовая В.В., Видхолм Д.М. Повышение природной устойчивости сои к

болезням путем генетической инженерии фенилпропаноидного цикла: молекулярная детекция трансгенных растений // Биотехнология. Теория и практика. 2015. N1. С. 35-47.

6. Ким Л.В., Вдовенко А.В., Назарова А.А. Перспективы инновационного развития отрасли растениеводства в южных территориях Дальнего Востока // Дальневосточный аграрный вестник. 2016. N1. С. 24-32.
7. Рейфман В.Г., Поливанова Т.А. Вирусные болезни сои на Дальнем Востоке СССР. Владивосток: БПИ ДВФ АН СССР, 1969. С. 83-104.
8. Поливанова Т.А. Возбудители вирусных болезней сои. Возбудители болезней сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Москва: Наука, 1980. С. 51-70.
9. Поливанова Т.А., Крылов А.В. Вирусы, идентифицированные на зернобобовых культурах в Приморье. Взаимоотношения вирусов с клетками растения-хозяина. Владивосток, 1985. С. 87-93.
10. Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Плешакова Т.И. Вирусы и вирусные болезни сои (разнообразие и штаммовый состав). Пути повышения продуктивности полевых культур на Дальнем Востоке // Материалы конференции «Биология и технологии полевых культур», Часть 1, Благовещенск, 2004, С. 44-52.
11. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н. Идентификация и характеристика вирусов и их штаммов, поражающих сою на Дальнем Востоке // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2005. N 3. С. 40-46.
12. Дьяконов К.П., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г. Вирусные болезни зернобобовых культур на Дальнем Востоке России // Сельскохозяйственная биология. 2006. N3. С. 29-36.
13. Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Козловская З.Н. Выявление антигенноактивных штаммов фитовирусов для разработки эффективных иммунодиагностик // Микробиологический журнал. 2013. Т. 75. N1. С. 69-78.
14. Cho S., Kim J., Li M., Seo E., Lim S., Hong S.M., Moon J.S., Hammond J., Lim H.S. Occurrence of Three Major Soybean Viruses, Soybean mosaic virus, Soybean yellow mottle mosaic virus and Soybean yellow common mosaic virus Revealed by a Nationwide Survey of Subsistence Farming Soybean Fields // Research in Plant Disease. 2013. V. 19. N4. P. 319-325. DOI: 10.5423/RPD.2013.19.4.319
15. Wang X., Gai J., Zuo Z. Classification and distribution of strain groups of soybean mosaic virus in middle and lower Huang-Huai and Changjiang valleys // Soybean Sci. 2003. V. 22. P. 102-107.
16. Zhou G.C., Shao Z.Q., Ma F.F., Wu P., Wu X.-Y., Xie Z.-Y., Yu D.-Y., Cheng H., Liu Z.-H., Jiang Z.-F., Chen Q.-S., Wang B., Chen J.-Q. The evolution of soybean mosaic virus: an updated analysis by obtaining 18 new genomic sequences of Chinese strains/isolates // Virus Res. 2015. V. 208. P. 189-198. DOI: 10.1016/j.virusres.2015.06.011
17. Song Y.P., Li C., Zhao L., Karthikeyan A., Li N., Li K., Zhi H.J. Disease spread of a popular soybean mosaic virus strain (SC7) in southern China and effects on two susceptible soybean cultivars // Philipp. Agric. Sci. 2016. V. 99. P. 355-364.
18. 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 международных научных чтений «Приморские Зори 2017», Владивосток, 20-22 апреля, 2017. С. 466-470.

19. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Щелканов М.Ю. Вирусные болезни растений Дальневосточного региона и создание Государственной коллекции вирусов и штаммов Восточной Азии на базе ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН // Материалы международной научной конференции «Экологическая безопасность защиты растений», Прилуки, Беларусь, 24-26 июля, 2017. С. 79-84.
20. Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Tolkach V.F., Shchelkanov M.Yu. Russian collection of viruses from East Asia as an element of biological safety ensuring // Proceedings of the 1-st International Conference "North-East Asia Biodiversity", Vladivostok, 17-21 September, 2018. P. 114.
21. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Толкач В.Ф. Физико-химические свойства и биологические особенности штаммов вируса мозаики сои на Дальнем Востоке // Сельскохозяйственная биология. 2004. N5. С. 106-112.
22. Takahashi K., Tanaka T., Iida W., Tsuda Y. Studies on virus diseases and causal viruses of soybean in Japan // Bulletin of the Tohoku National Agricultural Experiment Station. 1980. V. 62. P. 1-130.
23. Cho E.-K., Goodman R.M. Strains of soybean mosaic virus: classification based on virulence in resistant soybean cultivars // Phytopathology. 1979. V. 69. P. 467-470.
24. Li K., Yang Q.H., Zhi H.J., Gai J.Y. Identification and distribution of Soybean mosaic virus strains in Southern China // Plant Dis. 2010. V. 94. P. 351-357.
25. Almeida A.M.R., Sakai J., Souto E.R., Kitajima E.W., Fukuji T.S., Hanada K. Mosaic in *Senna occidentalis* in southern Brazil induced by a new strain of Soybean mosaic virus // Fitopatol. Bras. 2002. V. 27. P. 151-156.
26. Benschler D., Pappu S.S., Niblett C.L., Varon de Agudelo V., Morales F., Hodson E., Alvarez E., Acosta O., Lee R.F. A strain of soybean mosaic virus infecting *Passiflora* spp. in Colombia // Plant Dis. 1996. V. 80. P. 258-262.
27. Chen J., Zhang H.-Y., Lin L., Adams M.J., Antoniw J.F., Zhao M.-F., Shang Y.-F., Chen J.-P. A virus related to Soybean mosaic virus from *Pinellia ternata* in China and its comparison with local soybean SMV isolates // Arch. Virol. 2004. V. 149. P. 349-363.
28. Yoon Y., Lim S., Jang Y.W., Kim B.-S., Bao D.H., Maharjan R., Yi H., Bae S., Lee Y., Lee B., Moon J.S., Park C.-Y., Lee S.-H. First report of Soybean mosaic virus and Soybean yellow mottle mosaic virus in *Vigna angularis* // Plant Dis. 2017. V. 102. N3. P. 29-30. DOI: 10.1094/PDIS-08-17-1284-PDN
29. Volkov Y.G., Kakareka N.N., Sapotskiy M.V., Tolkach V.F. Environmental problems of the virus infections in trans-boundary areas of Far Eastern of Russia // Proceeding of the III International Conference "Resources, Environment and Regional Sustainable Development in North-East Asia", Vladivostok, 10-14 October, 2016. P. 295-296.
30. Трубицын А.Г. Исследования фитопатогенных вирусов люминесцентными методами. Становление и развитие фитовирусологии на Дальнем Востоке России. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 109-135.
31. Koshimizu Y., Iizuka N. Studies on soybean virus diseases in Japan // Bull. Tohoku Natl. Agric. Exp. Stn. 1963. N27. P. 1-103.
32. Hanada K., Tochihiro H. Some properties of an isolate of the soybean stunt strain of cucumber mosaic virus // Phytopathology. 1982. V. 72. P. 761-764.
33. Hong J.S., Masuta C., Nakano M., Abe J., Uyeda I. Adaptation of Cucumber mosaic virus soybean strains (SSVs) to cultivated and wild soybeans // Theor. Appl. Genet. 2003. V. 107. N1. P. 49-53.
34. Козловская З.Н., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г. Сравнительная антигенная характеристика изолятов вируса огуречной мозаики, выявленных в странах Дальневосточного региона // Доклады РАСХН. 2002. N6. С. 22-24.
35. Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Плешакова Т.И., Синявская А.А. Новые патогены, поражающие сою на Дальнем Востоке // Доклады РАСХН. 2004. N5. С. 15-18.
36. Какарека Н.Н., Козловская З.Н., Волков Ю.Г. Новый вирусный изолят, выявленный на горошке однопарном *Vicia unijuga* A.Br. в Амурской области // Микробиологический журнал. 2010. Т. 72. N3. С. 52-56.
37. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Козловская З.Н., Плешакова Т.И. Новый штамм вируса мозаики горошка однопарного, выявленный в Амурской области // Доклады Россельхозакадемии. 2009. N1. С. 28-31.
38. Поливанова Т.А., Крылов А.В. Вирусы, идентифицированные на бобовых культурах. Взаимоотношения вирусов с клетками растения-хозяина. Владивосток, 1985. С. 87-93.
39. Крылов А.В. Вирусы растений Дальнего Востока. Москва: Наука, 1992. 112 с.
40. Толкач В.Ф., Коротчаева С.Г., Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Гнутова Р.В. Некоторые характеристики карлавируса, вызывающего некротическую мозаику вики ложночиновной *Vicia pseudorobus* Fisch et Mey в Хабаровском крае. Фитовирусы Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1993. С. 96-103.
41. Волков Ю.Г. Костин В.Д., Дьяконов К.П. Вирусное заболевание клевера горного в Приморском крае. Защита растений на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 7-11.
42. Волков Ю.Г., Толкач В.Ф. Изучение круга растений-хозяев и некоторых физических свойств трех вирусных изолятов, выделенных из клеверов // Микробиологический журнал. 1996. N6. С. 27-34.
43. Костин В.Д. Вирозы дикорастущих растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2005. 123 с.
44. Машенко Н.В. Вредители сои и меры борьбы с ними. Насекомые – вредители сельского хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. С. 211-215.
45. Дьяконов К.П. К таксономии тли, вредящей сое в Приморском крае. Энтомофауна советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 148-153.
46. Лебедева Е.Г., Дьяконов К.П., Немилостива Н.И. Насекомые – переносчики вирусов растений на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальневосточное книжное издательство, 1982. 195 с.
47. Hill J.H., Alleman R., Hogg D., Grau C.R. First report of transmission of soybean mosaic virus and alfalfa mosaic virus by *Aphis glycines* in the New World // Plant Disease. 2001. V. 85. N5. P. 561. DOI: 10.1094/PDIS.2001.85.5.561C
48. Clark A.J., Perry K.L. Transmissibility of field isolates of soybean viruses by *Aphis glycines* // Plant Disease. 2002. V. 86. N11. P. 1219-1222. DOI: 10.1094/PDIS.2002.86.11.1219
49. Liu J.-Z., Fang Y., Pang H. The Current Status of the Soybean-Soybean Mosaic Virus (SMV) Pathosystem // Frontiers in Microbiology. 2016. V. 6. P. 1906. DOI: 10.3389/fmicb.2016.01906
50. Liu Q., Hobbs H.A., Domier L.L. Genome-wide association study of the seed transmission rate of soybean mosaic virus and associated traits using two diverse population panels // Theoretical and Applied Genetics.

2019. V. 132. P. 3413-3424. DOI: 10.1007/s00122-019-03434-w

51. Brunt A.A., Crabtree K., Dallwitz M.J. Alfalfa mosaic virus Alfamovirus. Plant Viruses Description and Lists from the VIDE Database. 1997. URL: <https://dpvweb.net/> (дата обращения: 23.04.2021)

52. Jang M.-H., Lui V. The role of infected soybean seeds and vectors in the epidemiology of SMV // *Acta Phytophylactica Sinica*. 1986. V. 16. N3. P. 151-158. (In Chinese)

53. Jang M.-H., Lui V. Epidemiological and integrated control of soybean mosaic virus // *Acta Phytophylactica Sinica*. 1988. V. 15. N4. P. 223-228. (In Chinese)

54. Qazi J., Ilyas M., Mansoor S., Briddon R.W. Legume yellow mosaic viruses: Genetically isolated begomoviruses // *Molecular Plant Pathology*. 2007. V. 8. N4. P. 343-348. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2007.00402.x

55. Rapid detection of fifteen known soybean viruses by dot-immunobinding assay // *J. Virol. Methods*. 2017. V. 249. P. 126-129. DOI: 10.1016/j.jviromet.2017.09.003

56. Hill J.H., Whitham S.A. Chapter Seven - Control of Virus Diseases in Soybeans // *Advances in Virus Research*. 2014. V. 90. P. 355-390. DOI: 10.1016/B978-0-12-801246-8.00007-X

REFERENCES

- Korsakov N.I., Myakushko Yu.P. *Soya* [Soybean]. Leningrad, N.I. Vavilov Institute of crop production Publ., 1975, 160 p. (In Russian)
- Trifonova M.F., Popova N.P. Soybean of the northern ecotype: yield, protein and oilseed productivity in the conditions of the non-chernozem zone at different densities of cenosis. *Izvestiya Mezhdunarodnoi akademii agrarnogo obrazovaniya* [Proceedings of the International Academy of Agrarian Education]. 2015, no. 21, pp. 16-19. (In Russian)
- Kulikov N.F. Modeling and management of soybean yield in Primorye. *Agrarnaya Rossiya* [Agrarian Russia]. 2011, no. 2, pp. 32-33. (In Russian)
- Zubkov V.V. Why do we need transgenic soy? *Agro-inform* [Agro-inform]. 2009, no. 6, pp. 37. (In Russian)
- Kershanskaya O.I., Abdulzhanova M.A., Esenbaeva G.L., Nelidova D.S., Zernova O.V., Lozovaya V.V., Vidholm D.M. Improving the natural resistance of soybeans to diseases by genetic engineering of the phenylpropanoid cycle: molecular detection of transgenic plants. *Biotekhnologiya. Teoriya i praktika* [Biotechnology. Theory and practice]. 2015, no. 1, pp. 35-47. (In Russian)
- Kim L.V., Vdovenko A.V., Nazarova A.A. Prospects for innovative development of the crop industry in the southern territories of the Far East. *Dal'nevostochnyi agrarnyi Vestnik* [Agrarian Bulletin of the far Eastern]. 2016, no. 1, pp. 24-32. (In Russian)
- Reifman V.G., Polivanova T.A. *Virusnye bolezni soi na Dal'nem Vostoke SSSR* [Soybean virus diseases in the Far East of the USSR]. Vladivostok, Biosoil Institute Publ., 1969, pp. 83-104. (In Russian)
- Polivanova T.A. The causative agents of viral diseases of soybean. *Vozbuditeli boleznei sel'skokhozyaistvennykh rastenii Dal'nego Vostoka* [Pathogens of agricultural plants of the Far East]. Moscow, Nauka Publ., 1980, pp. 51-70. (In Russian)
- Polivanova T.A., Krylov A.V. Viruses identified on leguminous crops in Primorye. In: *Vzaimootnosheniya virusov s kletkami rasteniya-khozyaina* [The relationship of

the virus with cells of the host plant]. Vladivostok, 1985, pp. 87-93. (In Russian)

10. Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Pleshakova T.I. *Virusy i virusnye bolezni soi (raznoobrazie i shtammovyi sostav)*. Puti povysheniya produktivnosti polevykh kul'tur na Dal'nem Vostoke [Soybean viruses and viral diseases (variety and strain composition). Ways to increase the productivity of field crops in the Far East]. *Materialy konferentsii «Biologiya i tekhnologii polevykh kul'tur», Chast' 1, Blagoveshchensk, 2004* [Proceedings of the conference "Biology and Technologies of field crops", Part 1, Blagoveshchensk, 2004]. Blagoveshchensk, 2004, pp. 44-52. (In Russian)

11. Volkov Yu.G., Kakareka N.N. Identification and characterization of viruses and their strains affecting soy in the Far East. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki* [Siberian Bulletin of Agricultural Science]. 2005, no. 3, pp. 40-46. (In Russian)

12. D'yakonov K.P., Kakareka N.N., Volkov Yu.G. Viral diseases of leguminous crops in the Russian Far East. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural Biology]. 2006, no. 3, pp. 29-36. (In Russian)

13. Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Kozlovskaya Z.N. Identification of antigen-active strains of phytoviruses for the development of effective immunodiagnosics. *Mikrobiologicheskii zhurnal* [Microbiological Journal]. 2013, vol. 75, no. 1, pp. 69-78. (In Russian)

14. Cho S., Kim J., Li M., Seo E., Lim S., Hong S.M., Moon J.S., Hammond J., Lim H.S. Occurrence of Three Major Soybean Viruses, Soybean mosaic virus, Soybean yellow mottle mosaic virus and Soybean yellow common mosaic virus Revealed by a Nationwide Survey of Subsistence Farming Soybean Fields. *Research in Plant Disease*, 2013, vol. 19, no. 4, pp. 319-325. DOI: 10.5423/RPD.2013.19.4.319

15. Wang X., Gai J., Zuo Z. Classification and distribution of strain groups of soybean mosaic virus in middle and lower Huang-Huai and Changjiang valleys. *Soybean Sci*. 2003, vol. 22, pp. 102-107.

16. Zhou G.C., Shao Z.Q., Ma F.F., Wu P., Wu X.-Y., Xie Z.-Y., Yu D.-Y., Cheng H., Liu Z.-H., Jiang Z.-F., Chen Q.-S., Wang B., Chen J.-Q. The evolution of soybean mosaic virus: an updated analysis by obtaining 18 new genomic sequences of Chinese strains/isolates. *Virus Res.*, 2015, vol. 208, pp. 189-198. DOI: 10.1016/j.virusres.2015.06.011

17. Song Y.P., Li C., Zhao L., Karthikeyan A., Li N., Li K., Zhi H.J. Disease spread of a popular soybean mosaic virus strain (SC7) in southern China and effects on two susceptible soybean cultivars. *Philipp. Agric. Sci*. 2016, vol. 99, pp. 355-364.

18. 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 East Asian Viruses on the basis of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences]. *Materialy mezhdunarodnykh nauchnykh chtenii «Primorskie Zori 2017», Vladivostok, 20-22 aprelya, 2017* [Proceedings of the international scientific readings "Primorye Dawns 2017", Vladivostok, 20-22 April, 2017]. Vladivostok, 2017, pp. 466-470. (In Russian)

19. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Shchelkanov M.Yu. *Virusnye bolezni rastenii Dal'nevostochnogo regiona i sozdanie Gosudarstvennoi kollektzii virusov i shtammov Vostochnoi Azii na baze FNTs Bioraznoobraziya DVO RAN*

- [Virus diseases of plants in the far East and the establishment of the State collection of viruses and strains of East Asia on the basis of the Federal scientific center of Biodiversity, Feb RAS]. *Materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii «Ekologicheskaya bezopasnost' zashchity rastenii», Priluki, Belarus', 24-26 iyulya, 2017* [Proceedings of the International scientific conference "Ecological safety of Plant protection", Priluki, Belarus, 24-26 July, 2017]. Priluki, Belarus, 2017, pp. 79-84. (In Russian)
20. Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Tolkach V.F., Shchelkanov M.Yu. Russian collection of viruses from East Asia as an element of biological safety ensuring. Proceedings of the 1st International Conference "North-East Asia Biodiversity", Vladivostok, 17-21 September, 2018, 114 p. (In Russian)
21. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Tolkach V.F. Physico-chemical properties and biological features of soybean mosaic virus strains in the Far East. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural Biology]. 2004, no. 5, pp. 106-112. (In Russian)
22. Takahashi, K., Tanaka T., Iida W., Tsuda Y. Studies on virus diseases and causal viruses of soybean in Japan. *Bulletin of the Tohoku National Agricultural Experiment Station*. 1980, vol. 62, pp. 1-130.
23. Cho E.-K., Goodman R.M. Strains of soybean mosaic virus: classification based on virulence in resistant soybean cultivars. *Phytopathology*, 1979, vol. 69, pp. 467-470.
24. Li K., Yang Q.H., Zhi H.J., Gai J.Y. Identification and distribution of Soybean mosaic virus strains in Southern China. *Plant Dis*. 2010, vol. 94, pp. 351-357.
25. Almeida A.M.R., Sakai J., Souto E.R., Kitajima E.W., Fukuji T.S., Hanada K. Mosaic in *Senna occidentalis* in southern Brazil induced by a new strain of Soybean mosaic virus. *Fitopatol. Bras*. 2002, vol. 27, pp. 151-156.
26. Benschler D., Pappu S.S., Niblett C.L., Varon de Agudelo V., Morales F., Hodson E., Alvarez E., Acosta O., Lee R.F. A strain of soybean mosaic virus infecting *Passiflora* spp. in Colombia. *Plant Dis*. 1996, vol. 80, pp. 258-262.
27. Chen J., Zhang H.-Y., Lin L., Adams M.J., Antoniw J.F., Zhao M.-F., Shang Y.-F., Chen J.-P. A virus related to Soybean mosaic virus from *Pinellia ternata* in China and its comparison with local soybean SMV isolates. *Arch. Virol*. 2004, vol. 149, pp. 349-363.
28. Yoon Y., Lim S., Jang Y.W., Kim B.-S., Bao D.H., Maharjan R., Yi H., Bae S., Lee Y., Lee B., Moon J.S., Park C.-Y., Lee S.-H. First report of Soybean mosaic virus and Soybean yellow mottle mosaic virus in *Vigna angularis*. *Plant Dis.*, 2017, vol. 102, no. 3, pp. 29-30. DOI: 10.1094/PDIS-08-17-1284-PDN
29. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Sapotskiy M.V., Tolkach V.F. Environmental problems of the virus infections in trans-boundary areas of Far Eastern of Russia. Proceeding of the III International Conference "Resources, Environment and Regional Sustainable Development in North-East Asia", Vladivostok, 10-14 October, 2016, pp. 295-296.
30. Trubitsyn A.G. *Issledovaniya fitopatogennykh virusov lyuminestsentnymi metodami. Stanovlenie i razvitie fitovirusologii na Dal'nem Vostoke Rossii* [Studies of phytopathogenic viruses by luminescent methods. The formation and development of phytovirology in the Far East of Russia]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 2002, pp. 109-135. (In Russian)
31. Koshimizu Y., Iizuka N. Studies on soybean virus diseases in Japan. *Bull. Tohoku Natl. Agric. Exp. Stn*. 1963, no. 27, pp. 1-103.
32. Hanada K., Tochiara H. Some properties of an isolate of the soybean stunt strain of cucumber mosaic virus. *Phytopathology*. 1982, vol. 72, pp. 761-764.
33. Hong J.S., Masuta C., Nakano M., Abe J., Uyeda I. Adaptation of Cucumber mosaic virus soybean strains (SSVs) to cultivated and wild soybeans. *Theor. Appl. Genet*. 2003, vol. 107, no. 1, pp. 49-53.
34. Kozlovskaya Z.N., Kakareka N.N., Volkov Yu.G. Comparative antigenic characteristics of cucumber mosaic virus isolates detected in the countries of the Far Eastern region. *Doklady Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk* [Proceedings of the Russian Academy of Agricultural Sciences]. 2002, no. 6, pp. 22-24. (In Russian)
35. Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Pleshakova T.I., Sinyavskaya A.A. New pathogens affecting soy in the Far East. *Doklady Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk* [Proceedings of the Russian Academy of Agricultural Sciences]. 2004, no. 5, pp. 15-18. (In Russian)
36. Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Volkov Yu.G. New viral isolate detected on single-leaf pea *Vicia unijuga* A.Br. in the Amur region. *Mikrobiologicheskii zhurnal* [Microbiological Journal]. 2010, vol. 72, no. 3, pp. 52-56. (In Russian)
37. Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Pleshakova T.I. A new strain of the single-leaf pea mosaic virus detected in the Amur region. *Doklady Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk* [Proceedings of the Russian Academy of Agricultural Sciences]. 2009, no. 1, pp. 28-31. (In Russian)
38. Polivanova T.A., Krylov A.V. *Virusy, identifikirovannye na bobovykh kul'turakh. Vzaimootnosheniya virusov s kletkami rasteniya-khozyaina* [The viruses identified in legumes. The relationship of the virus with cells of the host plant]. Vladivostok, 1985, pp. 87-93. (In Russian)
39. Krylov A.V. *Virusy rastenii Dal'nego Vostoka* [Plant viruses of the Far East]. Moscow, Nauka Publ., 1995, 112 p. (In Russian)
40. Tolkach V.F., Korotaeva S.G., Volkov Yu.G., Kakareka N.N., Gnutova R.V. *Nekotorye kharakteristiki karlavirusa, vyzyvayushchego nekroticheskuyu mozaiku viki lozhnochinovoi Vicia pseudorobus Fisch et Mey v Khabarovskom krae. Fitovirusy Dal'nego Vostoka* [Some characteristics of the carlavirus causing the necrotic mosaic of the Vika pseudorobus *Vicia pseudorobus* Fisch et Mey in the Khabarovsk territory. Phytoviruses of the Far East]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 1993, pp. 96-103. (In Russian)
41. Volkov Yu.G., Kostin V.D., D'yakovon K.P. *Virusnoe zabolevanie klevera gornogo v Primorskom krae. Zashchita rastenii na Dal'nem Vostoke* [Viral disease of mountain clover in the Primorsky Territory. Plant protection in the Far East]. Vladivostok, Far Eastern Branch of USSR Academy of Sciences Publ., 1989, pp. 7-11. (In Russian)
42. Volkov Yu.G., Tolkach V.F. Study of the range of host plants and some physical properties of three virus isolates isolated from clovers. *Mikrobiologicheskii zhurnal* [Microbiological Journal]. 1996, no. 6, pp. 27-34. (In Russian)
43. Kostin V.D. *Virozy dikorastushchikh rastenii Dal'nego Vostoka Rossii* [Viral diseases of wild plants in the Russian Far East]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 2005, 123 p. (In Russian)
44. Mashchenko N.V. *Vrediteli soi i mery bor'by s nimi. Nasekomye – vrediteli sel'skogo khozyaistva Dal'nego Vostoka* [Pests of soybean and measures to combat them. Insects-pests of agriculture in the Far East]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 1995, pp. 211-215. (In Russian)

45. D'yakonov K.P. *K taksonomii tli, vredyashchei soe v Primorskom krae. Entomofauna sovetskogo Dal'nego Vostoka* [To the taxonomy of aphids that harm soybeans in the Primorsky Territory. Entomofauna of the Soviet Far East]. Vladivostok, 1973, pp. 148-153. (In Russian)
46. Lebedeva E.G., D'yakonov K.P., Nemilostiva N.I. *Nasekomye - perenoschiki virusov rastenii na Dal'nem Vostoke* [Insects-carriers of plant viruses in the Far East]. Vladivostok, Dal'nevostochnoe knizhnoe izdatel'stvo, 1982, 195 p. (In Russian)
47. Hill J.H., Alleman R., Hogg D., Grau C. R. First report of transmission of soybean mosaic virus and alfalfa mosaic virus by *Aphis glycines* in the New World. *Plant Disease*, 2001, vol. 85, no. 5, pp. 561. DOI: 10.1094/PDIS.2001.85.5.561C
48. Clark A.J., Perry K.L. Transmissibility of field isolates of soybean viruses by *Aphis glycines*. *Plant Disease*, 2002, vol. 86, no. 11, pp. 1219-1222. DOI: 10.1094/PDIS.2002.86.11.1219
49. Liu J.-Z., Fang Y., Pang H. The Current Status of the Soybean-Soybean Mosaic Virus (SMV) Pathosystem. *Frontiers in Microbiology*, 2016, vol. 6, pp. 1906. DOI: 10.3389/fmicb.2016.01906
50. Liu Q., Hobbs H.A., Domier L.L. Genome-wide association study of the seed transmission rate of soybean mosaic virus and associated traits using two diverse population panels. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, vol. 132, pp. 3413-3424. DOI: 10.1007/s00122-019-03434-w
51. Brunt A.A., Crabtree K, Dallwitz M.J. Alfalfa mosaic virus Alfamovirus. Plant Viruses Description and Lists from the VIDE Database, 1997. Available at: <https://dpvweb.net/> (accessed 23.04.2021)
52. Jang M.-H., Lui V. The role of infected soybean seeds and vectors in the epidemiology of SMV. *Acta Phytophylactica Sinica*. 1986, vol. 16, no. 3, pp. 151-158 (In Chinese)
53. Jang M.-H., Lui V. Epidemiological and integrated control of soybean mosaic virus. *Acta Phytophylactica Sinica*. 1988, vol. 15, no. 4, pp. 223-228 (In Chinese)
54. Qazi J., Ilyas M., Mansoor S., Bridson R.W. Legume yellow mosaic viruses: Genetically isolated begomoviruses. *Molecular Plant Pathology*, 2007, vol. 8, no. 4, pp. 343-348. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2007.00402.x
55. Rapid detection of fifteen known soybean viruses by dot-immunobinding assay. *J. Virol. Methods*, 2017, vol. 249, pp. 126-129. DOI: 10.1016/j.jviromet.2017.09.003
56. Hill J.H., Whitham S.A. Chapter Seven - Control of Virus Diseases in Soybeans. *Advances in Virus Research*, 2014, vol. 90, pp. 355-390. DOI: 10.1016/B978-0-12-801246-8.00007-X

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Надежда Н. Какарека проанализировала серологические данные по идентификации вирусов бобовых. Юрий Г. Волков проанализировал данные по природным резервуарам вирусов бобовых. Валентина Ф. Толкач проанализировала данные по распространению вирусов бобовых в питомниках и производственных посевах. Татьяна В. Табакаева проанализировала роли насекомых-переносчиков вирусов бобовых. Юрий А. Белов проанализировал роли насекомых-переносчиков вирусов бобовых. Алексей А. Муратов проанализировал распространение вирусов бобовых в Приамурье. Михаил Ю. Щелканов руководил процессом написания статьи. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата и других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Nadezhda N. Kakareka undertook the analysis of serological data on the identification of legume viruses. Yury G. Volkov undertook the analysis of data on natural reservoirs of legume viruses. Valentina F. Tolkach undertook the analysis of data on the spread of legume viruses in nurseries and industrial crops. Tatyana V. Tabakaeva undertook the analysis of the role of insect vectors of legume viruses. Yury A. Belov undertook the analysis of the role of insect vectors of legume viruses. Alexey A. Muratov undertook the analysis of the spread of legume viruses in the Amur region. Mikhail Yu. Shchelkanov generally managed the article writing process. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Надежда Н. Какарека / Nadezhda N. Kakareka <https://orcid.org/0000-0002-2567-0452>
 Валентина Ф. Толкач / Valentina F. Tolkach <https://orcid.org/0000-0002-1893-9580>
 Юрий Г. Волков / Yury G. Volkov <https://orcid.org/0000-0002-4631-1678>
 Татьяна В. Табакаева / Tatyana V. Tabakaeva <https://orcid.org/0000-0002-9517-7495>
 Юрий А. Белов / Yury A. Belov <https://orcid.org/0000-0001-8313-5610>
 Алексей А. Муратов / Alexey A. Muratov <https://orcid.org/0000-0001-9245-8921>
 Михаил Ю. Щелканов / Mikhail Yu. Shchelkanov <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>