

УДК 578.85/.86

ХАРАКТЕРИСТИКИ ВІРУСІВ, ЩО УРАЖУЮТЬ КАРТОПЛЮ

Коломієць Л.П.

Інститут сільськогосподарської мікробіології УААН,
вул. Шевченка, 97, м. Чернігів, 14027, Україна
E-mail: l.kolomietz@mail.ru

В огляді літератури представлено основні характеристики вірусів, виявлених на картоплі: таксономія, морфологія і будова віріонів, склад геному, біологічні властивості та спричинені ними захворювання. Підкреслюється необхідність дослідження складу популяції фітопатогенних вірусів в агроценозах України.

Ключові слова: *віруси рослин, картопля*

Віруси поширені у природі повсюдно, уражують всі групи організмів, є субмікроскопічними збудниками хвороб рослин, тварин і людини. В екології вірусам відводиться роль фактора, що спричиняє патогенні процеси в екосистемах різного рівня, не виключається роль вірусів в еволюції біокомпонентів і цілих екосистем унаслідок їх участі у формуванні потоків генетичної інформації [16].

Зареєстровано понад 1000 фітопатогенних вірусів, із яких щонайменш 500 виявлені в Європі, деякі представлені багатьма штамми, описаними раніше як самостійні види [3, 5].

Поняття “вірус” відносять до всіх форм збудника в процесі його онтогенетичного розвитку, крім того, інколи ототожнюють з поняттям вірусної хвороби [20]. Характерні для виду ознаки мають зрілі форми вірусів – віріони або вірусні частки, які розглядають як остаточну стадію розвитку, що за складом, біологічними та біохімічними властивостями повніше характеризує певний вид або штам патогена [5]. Для класифікації вірусів рослин використовують їх описи, які містять дані про морфологічні й структурні особливості будови, фізико-хімічні властивості віріонів, тип організації і реплікації геному, антигенні й біологічні властивості [3, 52, 56].

На картоплі виявлено 53 віруси із 22 родів, ідентифіковані у країнах і регіонах з різними природно-кліматичними умовами [6].

Основні характеристики вірусів, що уражують картоплю, наведені у таблиці.

Віруси, виявлені на картоплі, значно різняться за своєю будовою і властивостями.

Означені фітопатогенні віруси мають різну морфологію віріонів (паличкоподібні й ниткоподібні, ізометричні, бацилоподібні), що дозволяє певною мірою застосовувати для виявлення вірусної інфекції методи електронної мікроскопії. Низка патогенів не мають власне вірусних часток.

Паличкоподібні й ниткоподібні віруси мають спіральну симетрію – капсомери розташовані спіралью і вертикально до осі віріона. Нуклеїнова кислота розміщується у формі спіральної нитки між капсомерами. Довжина цих вірусів становить від 45 до 2000 нм, діаметр – від 10 до 25 нм. Паличкоподібні віріони мають довжину 100-300 нм, виглядають жорсткими (негнучкими), часто зі світлим центральним каналом (залежно від методики контрастування). Ниткоподібні віріони гнучкіші, довжиною близько 1000 нм, діаметром – близько 12 нм. Деякі з цих вірусів мають частки різної довжини, які містять різні компоненти геному [3,12].

Ізометричні вірусні частки мають поліедричну симетрію, нуклеїнова кислота розміщена всередині порожнини, більшість мають діаметр від 18 до 35 нм. Віруси родини *Geminiviridae* мають подвійні ізометричні частки розміром близько 30 × 18 нм.

Вірус картоплі *Solanum tuberosum* Tst1, представник родини *Pseudoviridae*, продукує вірусоподібні частки (VLPs) овоїдної чи сфероїдної форми, діаметром 60-80 нм, які не впливають на інфекційність одноіменного “справжнього” вірусу.

У бацилоподібних віріонів нуклеокапсид оточений додатковою ліпідною або ліпопротеїною оболонкою, у своїй структурі вони можуть містити також ферменти або неорганічні компоненти, довжина вірусних часток становить 100-430 нм, діаметр – 45-100 нм.

Протеїни капсиду забезпечують упаковку вірусних часток і нуклеїнової кислоти, виконують протекторну функцію для нуклеїнової кислоти, відіграють важливу роль у процесах передачі вірусу рослині та його транспорту в ній [5,12]. Присутність білкової оболонки вірусів обумовлює їх антигенні властивості, що, відповідно, дає можливість використання імунологічних методів для виявлення та ідентифікації патогенів.

Таблиця. Віруси, виявлені на картоплі

Родина	Рід	Вид	Загальна характеристика
1	2	3	4
Тип геному – одноланцюгова ДНК (ssDNA)			
<i>Gemini- viridae</i>	<i>Begomovirus</i>	вірус жовтої мозаїки картоплі <i>Potato yellow mosaic virus</i> , PYMV	віріони – здвоєні ікосаедри (Т-1), довжина часток 38 нм, діаметр 22 нм; двокомпонентні віруси для системної інфекції потребують обидві молекули нуклеїнової кислоти; однокомпонентні часто асоційовані з одноланцюговими сателітними ДНК (ss satellite DNAs – DNA beta), які відповідають за проявлення симптомів, або можуть бути присутніми додаткові подібні нановірусам сателітні компоненти (DNA 1); геном – кільцева одноланцюгова ДНК, молекула містить 2400-2800 нуклеотидів; один капсидний протеїн 28-34 кДа та реплікативний (Rep) білок 41 кДа; віруси у підгрупі серологічно споріднені; мають вузьке коло хазяїв із дводольних рослин; переносник - білокрилка <i>Bemisia tabaci</i> (Genn.); на рослинах картоплі спричиняє жовту мозаїку [57]
		вірус жовтої мозаїки картоплі Панами <i>Potato yellow mosaic Panama virus</i> , PYMPV	
		вірус жовтої мозаїки картоплі Тринідаду <i>Potato yellow mosaic Trinidad virus</i> , PYMTV	

1	2	3	4
<i>Gemini- viridae</i>	<i>Begomovirus</i>	вірус кучерявості (<i>leaf curl</i>) листя томату Нью Делі <i>Tomato leaf curl New Delhi virus, ToLCNDV</i> син.: <i>Potato apical leaf curl virus; Solanum yellow leaf curl virus</i>	віріони розміром 17x52 нм, в яких присутні 3 ізометричні частки у вигляді прямого ланцюга; симптоми на картоплі схожі фітоплазмозом: пурпурне в’янення верхівки; не вдалося передати комахами і механічно; виявлений у Перу [57]
Одно-ланцюгові сателітні ДНК ss satellite DNAs	<i>Begomovirus-associated satellite DNAs</i>	асоційовані з вірусом кучерявості листків картоплі сателітні ДНК (<i>DNA beta</i>) <i>Potato leaf curl virus-associated DNA beta</i>	однокомпонентні, одноланцюгові кільцеві ДНК розміром 600-1350 нуклеотидів; окремих віріонів немає, оскільки ДНК інкапсульована у капсид свого віруса-помічника (<i>helper virus</i>) [57]
Тип геному – одноланцюгова РНК + (ssRNA +)			
<i>Bromo- viridae</i>	<i>Alfamovirus</i>	вірус мозаїки люцерни <i>Alfalfa mosaic virus, AMV</i>	віріони бацилоподібні різного розміру 36-59 x 18 нм; чотири одноланцюгові РНК представляють геном (три більші молекули – власне геном, четверта – субгеномний месенджер для протеїна оболонки); для інфекційності вірусу необхідні три геномні РНК та четверта РНК або протеїн оболонки; вірус широко розповсюджений, має велике коло рослин-хазяїв; резерватори - бур’яни;

1	2	3	4
<i>Bromoviridae</i>	<i>Alfavirus</i>	вірус мозаїки люцерни <i>Alfalfa mosaic virus</i> , AMV	легко передається інюкуляцією соку, неперсистентно попелицями, через насіння ряду рослин (зараженість насіння люцерни – 18.1-24.1%, середня зараженість проростків, виявлена ІФА, – 7.3%); на картоплі спричиняє жовту мозаїку, мармуровість, деформації, некрози, кучерявість листків і некрози на бульбах; інфекція може бути і латентною [13, 25, 42]
		вірус пожовтіння картоплі <i>Potato yellowing virus</i> , PVV	віріони бацилоподібні діаметром 25 нм; на картоплі спричиняє пожовтіння рослин, іноді дуже сильне, що призводить до порушення фотосинтезу і втрат врожаю; на деяких сортах - безсимптомне ураження; передається перськовою попелицею полуперсистентно, ботанічним насінням картоплі, перцю, фізалісу; поширений в окремих місцевостях Перу, де ураженість рослин досягає 88% [17]
	<i>Cucumovirus</i>	вірус огіркової мозаїки <i>Cucumber mosaic virus</i> , CMV	віріони ікосаедричні, максимальний діаметр - 30.5 нм; вірусні препарати містять щонайменш три різних типи часток, які мають однакову морфологію і седиментаційні властивості; РНК становить близько 18% маси віріона; 4 різні молекули РНК (для інфекційності вірусу потрібні три більші, четверта – субгеномний месенджер для претейна оболонки); РНК1 і РНК2 упаковані у різні частки, РНК 3 і 4, можливо, присутні разом у деяких віріонах, у деяких може бути три молекули РНК 4; віріони можуть містити одноланцюгові сателітні РНК, присутність яких підвищує рівень концентрації і патогенності вірусу; капсид складається з 180 ідентичних протейнових субодиниць;

1	2	3	4
<i>Bromoviridae</i>	<i>Cucumovirus</i>	вірус огіркової мозаїки <i>Cucumber mosaic virus</i> , CMV	вірус широкої спеціалізації – виявлений більш ніж на 1200 видах із 100 родин одно- і дводольних рослин; передають вірус близько 80 видів попелиць неперсистентно, встановлена також передача механічно інокуляцією соку, насінням ряду рослин (1-50%), пови-тицею; виділяються дві штамові підгрупи; ураження залежно від штаму вірусу і сорту картоплі проявляється у вигляді слабкої мозаїки, укорочування міжвузлів середньої час-тини стебел, хлорозу і раннього дозрівання, відмічали також пу-зирчастість листя, витягування дольок листків, краї яких стають хвилястими, у подальшому - верхні листки хлоротичні, на нижніх з'являються жовті плями; спостерігається бугристість бульб; виявлений на картоплі в Англії і Шотландії [30, 35, 54, 65]
	<i>Parvivirus</i>	Вірус полосчатості тютюну <i>Tobacco streak virus</i> , TSV	віріони квазі-ізометричні, вірус має три основні типи часток, позначених як Т, М, і В, із діаметром 27, 30 і 35 нм; максимальна інфекційність вірусу має місце при зараженні сумішшю часток М і В, може зростати при додаванні Т-часток, але перевищення про-порції Т-часток у суміші може знижувати інфекційність; протеїн становить 86% молекулярної маси часток; кількість про-теїнових субодиниць: частки типу Т, М і В – 142, 179 та 225, від-повідно; вміст РНК у частках становить 14%, препарати вірусу містять що-найменш три геномні і дві субгеномні одноланцюгові РНК; широко розповсюджений, уражує багато видів із близько 30 родин одно- і дводольних рослин;

1	2	3	4
<i>Bromoviridae</i>	<i>Ilarvirus</i>	Вірус полосчатості тютюну <i>Tobacco streak virus</i> , TSV	може бути переданий механічно, з пилом, трипсами, повитицею, насінням ряду рослин (сої – 90%); на рослинах картоплі ураження протікає безсимптомно, можуть проявлятися системні некрози та слабка мозаїка; бульби переважно не містять вірусу [32, 33, 61, 64]
<i>Closteroviridae</i>	<i>Crinivirus</i>	Вірус пожовтіння жилок картоплі <i>Potato yellow vein virus</i> , PYVV (можливий член роду)	віріони нитковидні, дуже гнучкі, довжиною 950-2000 нм, діаметром 10-13нм; вміст РНК - 5%; двокомпонентний геном; передається білокрилкою <i>Trialeurodes vaporariorum</i> ; в Еквадорі, Колумбії зустрічаються посадки картоплі, уражені на 90%; на рослинах картоплі спричиняє пожовтіння жилок і прижилкових тканин листків, на бульбах веретеноподібність і ненормально збільшені вічка [26]
<i>Comoviridae</i>	<i>Comovirus</i>	Андський вірус крапчастості картоплі <i>Andean potato mottle virus</i> , АРМoV	віріони ізометричні діаметром 25-27 нм; розміри часток однакові, але за показниками седиментації виділяються три типи часток; вміст РНК – 27% і 34% у частках різних типів; два типа РНК різної молекулярної маси, які розміщені у різних частках (двокомпонентний геном); частка містить два поліпептида з Мм 20,8 та 40,1; вузьке коло рослин; передача контактна, ймовірна – жуками; на картоплі первинна інфекція часто латентна, може спостерігатись легка мозаїка або хлоротична жилкова сітка, вторинна інфекція спричиняє помірну мозаїку, хлоротичну жилкову сітчастість та зморшкуватість, на окремих сортах - кучерявість листків та

1	2	3	4
<i>Comoviridae</i>	<i>Comovirus</i>	Андський вірус крапчастості картоплі <i>Andean potato mottle virus</i> , АРМoV	верхівковий некроз; при змішаній інфекції відмічено значне посилення симптомів; виявлений у Болівії, Перу, Колумбії; карантинний об'єкт для Європи [31]
	<i>Nepovirus</i>	вірус чорної кільцевої плямистості картоплі <i>Potato black ringspot virus</i> , PBRSV	частки ізометричні, діаметром 25 нм, осаджуються як три компоненти: протеїн без РНК (Т), два нуклеопротеїни (М і В), які містять 28 і 41% РНК, відповідно; РНК двох типів, препарат кожної з них слабо інфекційний, змішування обох нуклеїнових кислот підвищує інфекційність; частки типу М містять РНК2 і неінфекційні; частки типу В містять молекулу РНК1 або, ймовірно, дві молекули РНК2 і є інфекційними; протеїн – один поліпептид з Мм 59000; коло хазяїв широке – види з 11 родин дводольних рослин; легко передається інокуляцією соку, не передається нематодами <i>Longidorus elongatus</i> і персиковою попелицею; виявлений лише у Перу; вірус спричиняє системну некротичну плямистість на листі картоплі; штам «calico» – інтенсивне загальне пожовтіння листків рослин деяких сортів [63]
		U-вірус картоплі <i>Potato virus U</i> , PVU	віріони ізометричні діаметром 25 нм, двокомпонентний геном, як у представника роду <i>Nepovirus</i> [2]

1	2	3	4
<i>Comoviridae</i>	<i>Nepovirus</i>	<p>вірус кільцевої плямистості тютюну <i>Tobacco ringspot virus</i>, TRSV</p>	<p>віріони ізометричні, 28 нм діаметром, які осаджуються як три компоненти: верхній (Т) - протеїн без РНК, середній (М) і нижній (В); геном двокомпонентний; частки типу В містять молекулу РНК1 або дві молекули РНК2; протеїн – Мм 57000; широкий спектр хазяїв – чутливі до ураження види більш 17 родин одно- і дводольних рослин; вірус легко передається ботанічним насінням, інюкуляцією соку, нематодами <i>Xiphinema spp.</i>, тютюнним трипсом, листоблошкою; на рослинах картоплі викликає світло-жовті плями, які виявляються спочатку по краю листка, в подальшому більшість листків стають жовтими, але не деформуються; можлива передача бульбами картоплі [34, 66, 67]</p>
		<p>вірус чорної кільцевої плямистості томату <i>Tomato black ring virus</i>, TBRV син.: <i>Potato bouquet virus</i>; <i>Potato pseudo-aucuba virus</i></p>	<p>віріони ізометричні, діаметром близько 30 нм; частки одного розміру, які осаджуються як три компоненти: протеїн без РНК (Т) і два види нуклеопротеїна, які містять різну кількість РНК: частки типу М – близько 28%, типу В – 38%; коло уражуваних рослин широке; заражує 27 видів бур'янів із 15 родин; легко передається механічно інюкуляцією соку, через насіння багатьох рослин (ефективність 10-100%), повитицею (штам <i>bouquet</i>); відноситься до ґрунтових вірусів і передається вільноживучими ґрунтовими нематодами роду <i>Longidorus spp.</i> (<i>L.attennatus</i>–штам букетної хвороби, <i>L.elongatus</i>–штам псевдо-аукуба);</p>

1	2	3	4
<i>Comoviridae</i>	<i>Nepovirus</i>	вірус чорної кільцевої плямистості томату <i>Tomato black ring virus</i> , TBRV син.: <i>Potato bouquet virus</i> ; <i>Potato pseudo-aucuba virus</i>	поширений у багатьох країнах Європи, переважно на піщаних ґрунтах; на картоплі, залежно від штаму, спричиняє пригнічення росту верхівок пагонів, укорочення черешків листків і міжвузлів, подрибнення і викривлення долей листків, уражені рослини відрізняються низьким ростом, укороченими і потовщеними стеблами, зближеними міжвузлями, листкова пластинка часто скручується, а знизу головної жилки з'являється смугастий некроз, некротичні плями і кільця на листі (букетна хвороба - штаму 'bouquet'), а також, можуть бути ознаки аукуба-мозаїки (штаму псевдо-аукуба); втрати врожаю досягають 80% [53]
<i>Flexiviridae</i>	<i>Carlavirus</i>	М-вірус картоплі <i>Potato virus M</i> , PVM	віріони ниткоподібні, прямі або слабо гнучкі, розміром 650-652 x 12-13 нм; вміст РНК у вірусній частці МВК становить 5,4%; геном представлений +РНК довжиною близько 7000 нуклеотидів; визначено повну нуклеотидну послідовність структурного гена; структурний білок - поліпептид із молекулярною масою 35,7 кДа; визначено амінокислотний склад і амінокислотна послідовність білка оболонки; широко розповсюджений у регіонах вирощування картоплі; спектр рослин-хазяїв не широкий; резервується у бур'янах; передача інокуляцією соку, шляхом контакту, ботанічним насінням, щепленням, попелицями неперсистентно (70-90 %), двома видами сліпняків (польовим клопом та звичайним люцерновим клопом з ефективністю 29 % та 16-22 %, відповідно), 28-точко-

1	2	3	4
<i>Flexi- viridae</i>	<i>Carlairus</i>	M-вірус картоплі <i>Potato virus M, PVM</i>	вою картопляною корівкою; на рослинах картоплі спричиняє латентну інфекцію, можуть також проявлятися симптоми закручування верхівкових молодих листків, слабка їх мозаїчність; при високій температурі повітря і ґрунту симптоми можуть послаблюватися або тимчасово зникати, високі дози азотних добрив також маскують симптоми захворювання [69]
		S-вірус картоплі <i>Potato virus S, PVS</i>	віріони ниткоподібні, прямі або слабо гнучкі, розміром 650 x 12 нм; широко розповсюджений у регіонах вирощування картоплі; спектр рослин-хазяїв не широкий; резервується у бур'янах; передається інокуляцією соку, в польових умовах - при контакті листків, під час зберігання - при контакті паростків; шляхом бульбових щеплень; при різанні ножом (до 25% рослин); ботанічним насінням (0,2-0,4%); попелицями, клопами; на рослинах картоплі викликає латентну інфекцію або слабкі симптоми: загальне посвітління листків, крапчастість, заглиблення жилок часток листків, легке загинання донизу верхівки листків; послаблення тургору або прив'ялість, загальний хлороз, більш розлогий габітус куща; зниження урожаю бульб може досягати 20%; виділений Андійський штам SBK, який є карантинним об'єктом для Європи [70]

1	2	3	4
<i>Flexiviridae</i>	<i>Carlavirus</i>	вірус червоної карликовості картоплі <i>Potato rough dwarf virus</i> , PRDV	характеристики відповідні приналежності до роду <i>Carlavirus</i> [26]
		Р-вірус картоплі <i>Potato virus P</i> , PVP	характеристики відповідні приналежності до роду <i>Carlavirus</i> [26]
		південний латентний вірус картоплі <i>Southern potato latent virus</i> , SoPLV	характеристики відповідні приналежності до роду <i>Carlavirus</i> [26]
	<i>Potexvirus</i>	вірус аукуба мозаїки картоплі <i>Potato aucuba mosaic virus</i> , PAMV (син. <i>Potato virus F</i> , <i>Potato virus G</i> , <i>Tuber blotch virus</i>)	віріони ниткоподібні, розміром 580 x 11нм; маса РНК становить близько 5% маси частки; субодиниці протеїну мають Мм 2.6 x 10 ⁴ ; спектр рослин-хазяїв широкий; резервується у бур'янах; передача механічно інокуляцією соку, щепленням на картоплю та інші пасльонові; передача попелицями <i>Myzodes persicae</i> відбувається неперсистентно за комплексної інфекції з потивірусами або якщо попелиця кормилася попередньо на уражених потивірусом рослинах, а потім - на уражених вірусом аукуба мозаїки картоплі; інфекція на рослинах картоплі латентна або супроводжується проявленням яскравої жовтої плямистості нижніх листків чи

1	2	3	4
<i>Flexi- viridae</i>	<i>Potexvirus</i>	вірус аукуба мозаїки картоплі <i>Potato aucuba mosaic virus</i> , PAMV (син. <i>Potato virus F</i> , <i>Potato virus G</i> , <i>Tuber blotch virus</i>)	всього листя, слабкої некротизації верхівки, країв та міжжилкових проміжків нижніх і середніх листків (некрози інколи нагадують наліт іржі); на деяких сортах спричиняє некроз коленими стебел і листків, що супроводжується опаданням нижніх, а пізніше і середніх листків; на бульбах спостерігається несправжній сітчастий некроз або плямистість - некрози у вигляді плям у серцевині й на шкірці, інколи руйнуються вічка; розповсюджений на окремих сортах [46]
		X-вірус картоплі <i>Potato virus X</i> , PVX	віріони ниткоподібні, розміром 515 x 13нм; маса РНК становить близько 6% маси частки, визначено її нуклеотидну послідовність; субодиниці протеїну мають Мм 25080; спектр рослин-хазяїв включає здебільшого пасльонові; резервується у бур'янах; передача механічно інокуляцією соку, шляхом контакту здорових і хворих листків, коренів, паростків; переносниками є деякі види кобилок із роду <i>Melanoplus</i> , колорадський жук, 28-точкова картопляна корівка, зооспори гриба <i>Synchytrium endobioticum</i> (нематодою), трипси; на рослинах картоплі спостерігається латентна інфекція, може бути мозаїка або крапчастість; сильнопатогенні штами викликають на деяких сортах некрози на листках [22, 50]

1	2	3	4
<i>Flexiviridae</i>	віруси родини <i>Flexiviridae</i> , не віднесені до означених родів	Т-вірус картоплі <i>Potato virus T</i> , PVT	віріони гнучкі ниткоподібні, розміром 640 x 12 нм; маса РНК становить близько 5% маси частки; субодиниці протеїну мають Мм 27000; чутливими до ураження виявилися в експерименті рослини 46 видів із 8 родин дводольних, в основному рослини із родин <i>Solanaceae</i> , <i>Leguminosae</i> , <i>Chenopodiaceae</i> ; легко передається механічно інюкуляцією соку, з насінням і пилюком деяких видів пасльонових, переносники невідомі; описаний лише на картоплі (<i>Solanum tuberosum</i>), на рослинах якої звичайно спостерігається латентна інфекція, але інколи - м'яка крапчастість листків; шкідливість для культури картоплі не встановлена; зареєстрований тільки в Перу і Болівії, ймовірно, широко розповсюджений у районах Анд Південної Америки [62]
<i>Luteoviridae</i>	<i>Polerovirus</i>	вірус західної жовтухи буряку <i>Beet western yellows virus</i> , BWYV	віріони ізометричні, діаметром близько 26 нм; флоемотропний вірус; уражує близько 100 видів із 21 родини дводольних рослин, широко розповсюджений на економічно важливих культурах; передається персистентно кількома видами попелиць, не передається інюкуляцією соку; спричиняє відставання рослин картоплі у рості і розвитку та хлороз, міжжилкове пожовтіння листків нижнього і середнього ярусів, особливо за інтенсивного освітлення [29]

1	2	3	4
<i>Luteo- viridae</i>	<i>Polerovirus</i>	вірус скручування листків картоплі <i>Potato leafroll virus</i> , PLRV	віріони ізометричні, діаметром близько 24 нм; капсид побудований з 32 капсомерів; вміст РНК у частках становить 30%; протеїн – Мм 26000; флоеотропний вірус; не передається інокуляцією соку, передається щепленням, персистентно кількома видами попелиць; виявляється у всіх регіонах вирощування картоплі; на рослинах картоплі викликає скручування нижніх листків уздовж головної жилки, листки стають жорсткими, цупкими, з нижньої сторони може бути антоціанове забарвлення, може спостерігатись і деформація верхніх листків; інтенсивність проявлення симптомів захворювання визначається штамом вірусу; спричиняє сітчастий некроз бульб, нитковидність паростків, затримку проростання бульб [38, 55]
<i>Poty- viridae</i>	<i>Potyvirus</i>	А-вірус картоплі <i>Potato virus A</i> , PVA	віріони гнучкі ниткоподібні, розміром 730 x 15 нм; широко розповсюджений у регіонах вирощування картоплі; здатен заражати більш 50 видів рослин родини пасльонових; передається механічно інфекційним соком, стебловим і бульбовим щепленням, попелицями неперсистентно; на рослинах картоплі може бути латентний перебіг інфекції, спостерігається характерна деформація листків у вигляді хвилястості, складчатості, кучерявості, слабка системна міжжилкова крапчастість, яка майже непомітна в польових умовах; у комплексній інфекції - слабка мозаїка, складчастість або зморшкуватість листя, зумовлена опуклістю міжжилкових проміжків, і прижилкова мо-

1	2	3	4
<i>Potyviridae</i>	<i>Potyvirus</i>	А-вірус картоплі <i>Potato virus A, PVA</i>	заїка; деякі сорти реагують некрозом верхівки, який поширюється вниз по рослині і може спричиняти її загибель, бульби таких рослин часто некротизуються; у полі часто виявляється комплексна інфекція з Х- та Y-вірусами картоплі; зниження врожаю бульб внаслідок ураження цим вірусом сягає 40 % [21]
		V-вірус картоплі <i>Potato virus V, PVV</i>	віріони гнучкі ниткоподібні, модальна довжина - 760 нм; у природних умовах вірус виявлений лише на картоплі; при штучному ураженні здійснено передачу лише на пасльонові та хеноподієві рослини; легко передається механічно інфекційним соком, попелицями неперсистентно; розповсюджений широко у світі, але на окремих сортах картоплі, виявлений і в Західній Європі; більшість сортів картоплі (<i>Solanum tuberosum</i>) реагують на інокуляцію локальними некротичними плямами і системним некрозом, що рідко спостерігається у польових умовах – природно інфіковані рослини залишаються безсимптомними або проявляють бліде забарвлення листя, незначне зменшення розмірів і викривлення листків, окремі сорти проявляють мозаїку і некротичну плямистість нижніх листків; від вірусів А та Y картоплі легко відрізняється серологічно [12, 43, 44]

1	2	3	4
<i>Potyviridae</i>	<i>Potyvirus</i>	Y-вірус картоплі <i>Potato virus Y, PVY</i>	<p>віріони гнучкі ниткоподібні, модальна довжина - 740 нм (650-776 нм), діаметр 11-12 нм; маса РНК становить близько 5,4 – 6,4% маси частки, Мм 3.1×10^6; покровний протеїн – Мм 33000 – 34000, визначено амінокислотний склад білка; повний геномний сиквенс визначений для чотирьох ізолятів PVY^N, двох - PVY^{NTN}, одного - PVY^O та інших, виділених із різних рослин; один із найбільш поширених і економічно важливих патогенів; має широке коло сприйнятливих рослин різних родин, окрім картоплі вражає тютюн, томат, солодкий перець; вірус передається механічно інфекційним соком, за допомогою попелиць неперсистентно, стебловим та бульбовим щепленням, припускають передачу насінням та контактну-механічну передачу; представлений багатьма патотипами, основними штамовими групами є PVY^O та PVY^N; на рослинах картоплі спричиняє більш-менш значну крапчастість, мозаїку, зморшкуватість, крихкість листків та їх смугасту некротизацію; при смугастій мозаїці на жилках листків, переважно з нижнього боку, а також у куточках між жилками утворюються темно-коричневі штрихи та плями; спочатку ознаки ураження з'являються на нижніх та середніх листках, потім - на верхівкових; у подальшому темно-коричневі штрихи розповсюджуються на черешки та стебла, до кінця вегетації рослини майже всі лист-</p>

1	2	3	4
<i>Potyviridae</i>	<i>Potyvirus</i>	Ү-вірус картоплі <i>Potato virus Y, PVY</i>	ки, починаючи з нижніх, засихають на стеблах; у польових умовах смугаста мозаїка часто супроводжується зморшкуватою – уражені рослини відстають у рості, листки стають зморшкуватими, ріст жилок уповільнений - тканина між жилками здувається; симптоми залежать від штаму вірусу, сорту картоплі, кліматичних умов, ін.; некротична кільцева плямистість бульб, виявлена у 1980-х роках, набула поширення у регіонах вирощування картоплі, сприйнятливими виявились багато сортів; втрати врожаю можуть становити 40-70% при зараженні штамом PVY ⁰ ; втрачається якість бульб, особливо за інфекції штамом PVY ^{NTN} [24, 49]
<i>Secoviridae</i>	<i>Cheravirus</i>	вірус перуанського пастернаку В <i>Arracacha virus B</i>	віріони ізометричні, 26 нм діаметром, широке коло хазяїв в експериментальних умовах, у природі виявлено на перуанському пастернаку (<i>Arracacia xanthorrhiza, Umbelliferae</i>), квасениці (<i>Oxalis tuberosa, Oxalidaceae</i>) та картоплі (<i>Solanum tuberosum, Solanaceae</i>); виявлено два різні штами: штам з квасениці й картоплі (штам О) та типовий штам з перуанського пастернаку (штам Т), які різняться за дією на більшості рослин і віддалено споріднені серологічно; картоплю уражує лише штам О, передається через ботанічне насіння картоплі, переноситься з пилком; легко передається соком, переносник не встановлений;

1	2	3	4
<i>Secoviridae</i>	<i>Cheravirus</i>	вірус перуанського пас-тернаку В <i>Arracacha virus B</i>	вірус спричиняє латентну інфекцію на експериментально уражених рослинах картоплі, у польових умовах у рослинах картоплі з симптомами вірусного ураження виявляється у складі комплексних інфекцій; виявлений у Перу, Болівії; карантинний об'єкт для Європи [45]
ssRNA + satellite viruses віруси-сателіти з одноланцюговою РНК+	<i>TNsatV-like satellite viruses</i> віруси-сателіти, подібні сателіту вірусу некрозу тютюну	сателіт вірусу некрозу тютюну <i>Tobacco necrosis satellite virus</i>	віріони ізометричні, 17 нм діаметром, містять 60 протеїнових субодиниць (найменші за розміром відомі віруси рослин); кристалізуються у різні форми – ромбічні, прямокутні або гексагональні пластинки, залежно від штаму і умов аналізу; вміст РНК у частках – понад 20%, РНК побудована із 1200 нуклеотидів; один протеїн, Мм 23000; сателіт кодує власний протеїн, вірусні частки антигенно і за морфологією відрізняються від віріонів основного вірусу; репродукується лише у рослинах, уражених вірусом некрозу тютюну; за присутності сателіту в ураженій рослині картина симптомів, характерна для основного вірусу, може змінюватись; обидва віруси передаються зооспорами гриба <i>Olpidium brassicae</i> ; виявлений у Європі і Північній Америці, асоційований з вірусом некрозу тютюну, але менш поширений, ніж цей вірус [48]
		сателіт вірусу мозаїки тютюну <i>Tobacco mosaic satellite virus</i>	властивості, характерні для таксону [26]

1	2	3	4
<i>Tombush- viridae</i>	<i>Necrovirus</i>	вірус некрозу тютюну <i>Tobacco necrosis virus</i> , TNV	віріони ізометричні, близько 26 нм діаметром; вміст РНК у частках – близько 19%, один протеїн, Мм 22600 (33500); широко розповсюджений; експериментально переданий щонайменш на 80 видів рослин із 37 родин дво- і однодольних; виділений із коріння (природно інфікованого) багатьох видів рослин; легко передається механічно інокуляцією соку на широкий спектр рослин, але зазвичай, не уражує їх системно; пов'язаний з ґрунтом вірус - переносник гриб <i>Spongospora subterranea</i> та зооспори гриба <i>Olpidium brassicae</i> (Wor.) Dang. (масовий розвиток гриба стає причиною епіфітотійного проявлення хвороби); на бульбах картоплі утворює темно-бурі плями в поєднанні з тріщинами в кожурі, іноді з'являються схожі на паршу утворення у вигляді здувань [47]
<i>Tymo- viridae</i>	<i>Tymovirus</i>	вірус мозаїки баклажана <i>Eggplant mosaic virus</i> , EMV штам <i>Andean potato latent virus</i>	віріони ікосаедричні, близько 30 нм діаметром, одного розміру, але осаджуються як два компоненти – пусті капсиди (Т) і нуклеопротеїнові частки (В); РНК становить близько 36% маси часток; протеїн одного типу, Мм 20500; РНК кодує реплікаційний протеїн і протеїн оболонки; спектр уражуваних рослин включає близько 30 видів родин <i>Solanaceae</i> та <i>Chenopodiaceae</i> ; передача інокуляцією соку, контактно, насінням ряду рослин, типовий штам переносять листо-блшки (<i>Epitrix</i> sp.);

1	2	3	4
<i>Tymoviridae</i>	<i>Tymovirus</i>	вірус мозаїки баклажана <i>Eggplant mosaic virus</i> , EMV штам <i>Andean potato latent virus</i>	поширений у гірських районах Анд, виявлений у Тринідаді, Болівії, Колумбії, Перу; штам з Андійської дикої картоплі (<i>Andean potato latent strain</i> , APL) уражує дику картоплю (<i>Solanum tuberosum</i>) безсимптомно: карантинний об'єкт для Європи [36]
<i>Unallocated ssRNA+ viruses</i> некласифіковані віруси з одноланцюговою РНК+	<i>Pomovirus</i>	вірус щіткоподібності верхівки картоплі <i>Potato mop-top virus</i> , PMTV	віріони паличкоподібні, діаметром 18-20 нм, довжиною 100-150 нм і близько 250-300 нм; три типи РНК - 6043 (РНК 1), 2962 (РНК 2) та 2315 (РНК 3) нуклеотидів; мажорний покривний протеїн – Мм 19720; частки містять незначну кількість протеїна Мм 66900 (87000 або 91000, у різних ізолятів); коло хазяїв вузьке, інокуляцією соку передається на 26 видів рослин із родин <i>Solanaceae</i> та <i>Chenopodiaceae</i> ; передається також щепленням, переносник - ґрунтовий гриб <i>Spongospora subterranea</i> - збудник порошистої парші картоплі; виявлений у багатьох регіонах вирощування картоплі, у т.ч. у Західній і Центральній Європі; на рослинах картоплі спричиняє прояв різних симптомів, залежно від сорту і умов вирощування: укорочення міжвузлів верхньої частини стебел, подрібненість і кучерявість верхніх листків, хлоротичний малюнок у вигляді ялинки, на листі середнього ярусу - хлороз у вигляді великих яскраво-жовтих плям, кілець, лінійних узорів;

1	2	3	4
<p><i>Unallocated ssRNA+ viruses</i> некласифіковані віруси з одноланцюговою РНК+</p>	<p><i>Pomovirus</i></p>	<p>вірус щіткоподібності верхівки картоплі <i>Potato mop-top virus</i>, PMTV</p>	<p>на поверхні бульб утворюються концентрично розташовані некрози і тріщини різних розмірів, на розрізі – бурі некрози м'якоти у вигляді плям, кілець, смуг і дуг; вірус передається не на всі бульби від ураженої рослини [37, 39]</p>
	<p><i>Tobamovirus</i></p>	<p>Вірус тютюнової мозаїки <i>Tobacco mosaic virus</i>, TMV</p>	<p>віріони паличкоподібні, довжиною близько 300 нм, діаметром 18 нм, спіральньо побудовані із кроком спіралі 2,3 нм; РНК – 5% маси часток, побудована з 6395 нуклеотидів; декілька субгеномних мРНК можуть бути у капсидах дещо меншої довжини; капсидний протеїн побудований з 2130 ідентичних молекул; віріони можуть зв'язувати Ca⁺⁺ та/або Mg⁺⁺; до покривного протеїну приєднана одна молекула убіквітину; має вірус-сателіт; розповсюджений широко у регіонах вирощування тютюну; уражує велике коло рослин – щонайменш 199 видів рослин із 30 родин, хоча у 100 з них спричиняє лише локальну інфекцію; передається механічно, з ботанічним насінням ряду видів рослин, можливо – листогризучими комахами механічно; зв'язані з ґрунтом вірусні частки та фрагменти інфікованих рослинних тканин можуть бути джерелом зараження рослин через коріння; на картоплі інфекція спричиняє скручування листя, деякі штами викликають появу жовтих плям; через бульби, як правило, не передається;</p>

1	2	3	4
<i>Unallocated ssRNA+ viruses</i>	<i>Tobamovirus</i>	Вірус тютюнової мозаїки <i>Tobacco mosaic virus</i> , TMV	зустрічається на картоплі рідко, становить потенційну загрозу [71, 72]
некласифіковані віруси з одноланцюговою РНК+	<i>Tobravirus</i>	раттл-вірус тютюну <i>Tobacco rattle virus</i> , TRV	віріони паличкоподібні, діаметром 23 нм, довжиною 185-196 нм (L-частки, містять РНК-1) та 50-115 нм (S-частки, містять РНК-2); відповідно, можуть бути розділені седиментацією у градієнті щільності сахарози; L-частки інфекційні й індують синтез РНК-1, але не синтез вірусних часток, S-частки неінфекційні, але несуть ген капсидного протеїну; L- та S-частки продукуються, коли інокулюм містить обидва типи віріонів; маса РНК становить 5% маси часток, РНК-1 побудована з 6790 - 6791 нуклеотидів, РНК-2 - з 1905-3926 нуклеотидів, що залежить від штаму; дві субгеномні РНК, розміщені у різних капсидах; один капсидний протеїн з Мм 21500-22900; коло хазяїв широке: уражує більше 400 видів з 50 родин дво- і однодольних рослин; легко передається механічно, переносники – нематоди роду <i>Trichodorus</i> ; контактна передача в польових умовах не має великого значення тому, що по рослині вірус поширюється дуже повільно; проявлення хвороби на картоплі визначається штамом: строкатостебельність рослин і некроз м'якоті бульб; уражені рослини відрізняються послабленим ростом, дрібними листками, передчасним їх відмиранням; спостерігаються мозаїки і деформації листків: звичайна зелена, жовта мозаїки, мармуровість листків,

1	2	3	4
<p><i>Unallocated ssRNA+ viruses</i> некласифіковані віруси з одноланцюговою РНК+</p>	<p><i>Tobravirus</i></p>	<p>раттл-вірус тютюну <i>Tobacco rattle virus</i>, TRV</p>	<p>концентричні смуги і плями, хвилястість країв часток, кучерявість, укорочення середньої жилки, некроз надземної частини: листків, жилок з нижнього боку, черешків листків, стебел, крайовий некроз часток листків після попереднього утворення світло-зеленої кайми; ознаки хвороби можуть проявлятися тільки на одному чи двох стеблах куща; на бульбах утворюються некрози бульбової тканини у вигляді плям, смуг, дуг на розрізі, що виходять кінцями на поверхню бульби; врожай бульб знижується не менш ніж на 10%; основний економічний збиток спричиняє некротичне ураження бульб [58-60]</p>
<p>Тип геному – одноланцюгова РНК - (ssRNA -)</p>			
<p><i>Bunyaviridae</i></p>	<p><i>Tospovirus</i></p>	<p>вірус плямистого в'янення томату <i>Tomato spotted wilt virus</i>, TSWV син.: <i>Tomato bronzing virus</i></p>	<p>віріони сферичні, оточені мембраною, діаметром близько 80-120 нм; частки вкриті поверхневими виростами довжиною близько 5-10 нм, які складаються з двох глікопротеїнів - G1 (78 кДа) і G2 (58 кДа), серцевина складається з псевдо-кільцевої РНКs (RNP), яка побудована з вірусної РНК, щільно загорнутої у молекули нуклеопротеїна N (28,7-30,7 кДа) і незначну кількість протеїна L (331.5 кДа) та вірусної РНК-полімерази; частки містять близько 65% протеїна, 20% ліпідів, 7% карбогідрата, 5% РНК; трикомпонентний геном з одноланцюгових лінійних РНК, де один компонент має негативну полярність, два інші – біполярні; (L) РНК побудована з 8897, (M) РНК - 4821, (S) РНК - 2918 нуклеотидів;</p>

1	2	3	4
<i>Bunyaviridae</i>	<i>Tospovirus</i>	вірус плямистого в'янення томату <i>Tomato spotted wilt virus</i> , TSWV син.: <i>Tomato bronzing virus</i>	три основні структурні протеїни: нуклеопротеїн (29 кДа), глікопротеїни G1 і G2; очищені частки та РНКs, але не РНК, є інфекційними при інокуляції рослин; тільки оточені мембраною частки можуть переноситись трипсами; поліфаг з широким колом рослин-хазяїв: чутливими до ураження є понад 800 видів з 82 ботанічних родин; розповсюджений широко у тропічних і субтропічних регіонах світу, часто поширюється у теплицях у всіх кліматичних зонах; легко передається інокуляцією соку; основні переносники – трипси (<i>Thysanoptera: Thripidae</i>), які можуть заселяти томат, тютюн, дурман, картоплю та ін.; на всіх уражуваних рослинах спричиняє пригнічення росту, сильну некротизацію часток листків і молодих пагонів, засихання верхівки; плоди томату вкриті жовтими круглими плямами, характерними симптомами на рослинах є бронзовість листків та однобічний ріст; на рослинах картоплі – некрози на листках, черешках і стеблах, відмирання верхівки; бульби можуть бути понівеченими, з тріщинами та іржавими плямами, які добре видно на розрізі [41, 51]
<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Nucleorhabdovirus</i>	вірус жовтої карликовості картоплі <i>Potato yellow dwarf virus</i> , PYDV	віріони бацилоподібні, 380 x 75 нм; оболонка складається з трьох шарів; вірус містить понад 20% ліпідів, щонайменш три різні протеїни, одноланцюгову РНК Мм 4.3 x 10 ⁶ Да; накопичується в ядрах клітин, утворюючи великі гранулярні включення, на пізніх стадіях інфекційного процесу виявляється у цитоплазмі; у нефіксованих препаратах віріони можуть бути плейоморфними, пуле-

1	2	3	4
<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Nucleorhabdovirus</i>	вірус жовтої карликовості картоплі <i>Potato yellow dwarf virus</i> , PYDV	<p>подібними; загальний геном – 11000-15000 нуклеотидів; окрім пасльонових уражує рослини із родин <i>Compositae</i>, <i>Cruciferae</i>, <i>Labiatae</i>, <i>Leguminosae</i>, <i>Polygonaceae</i> та <i>Scrophulariaceae</i>; передача — цикадками <i>Aceratagallia sanguinolenta</i> і <i>Agallia constricta</i> персистентно; на картоплі напочатку інфекції спостерігаються симптоми у вигляді хлорозу, потім – ложковидна деформація листків, жовта мозаїка на середніх і нижніх листках з наступним їх скручуванням; іноді – відмирання верхівки, пригнічення росту рослин, часто спостерігається антоціанове забарвлення верхівки, квітки опадають, не розвиваються або в’януть; бульби понівечені з побурінням м’якоті, некротичними плямами, нитковидними паростками; виявлений у Північній Америці і Канаді; карантинний об’єкт для Європи [23]</p>
		вірус кучерявої карликовості картоплі	<p>віріони бацилоподібні, 240-280 x 75 нм; у нефіксованих препаратів віріони можуть бути плейоморфними, пулеподібними; накопичується в ядрах клітин, утворюючи великі гранулярні включення, на пізніх стадіях інфекційного процесу виявляється у цитоплазмі; виявлений у 1974 р. В Україні, Білорусії на насінневих посівах картоплі; встановлено передачу уколом, стебловим та бульбовим щепленням</p>

1	2	3	4
<i>Rhabdoviridae</i>	–	вірус кучерявої карликовості картоплі	спричиняє кучерявість листків, карликовість рослин; краще проявляються при високій температурі повітря, уражені рослини швидко гинуть, врожай знижений у 6-15 разів (до 90%) [7, 8]
Тип геному – одноланцюгова РНК-RT (ssRNA-RT)			
<i>Pseudoviridae</i>	<i>Pseudovirus</i>	<i>Solanum tuberosum Tst1 virus</i> , <i>StuTst1V</i>	ретроелементи, які продукують вірусоподібні частки (VLPs) овоїдної чи сфероїдної форми, діаметром 60-80 нм; вони не впливають на інфекційність одноіменного «справжнього» вірусу; містять проміжну РНК, одноланцюгову, позитивну, і відповідна ДНК інтегрована у геном хазяїна
Субвірусні агенти – одноланцюгова РНК (ssRNA subviral agents)			
<i>Pospiviroidae</i>	<i>Pospiviroid</i>	віроїд веретено-подібності бульб картоплі <i>Potato spindle tuber viroid</i> , PSTVd	кільцева одноланцюгова РНК, побудована з 240-400 нуклеотидів; геном не кодує пептидів; РНК перебуває на різних стадіях агрегації; найменші інфекційні молекули мають Мм 50000 Да; спектр уражуваних рослин – переважно представники родини <i>Solanaceae</i> , родів <i>Capsicum</i> , <i>Datura</i> , <i>Lycopersicon</i> , <i>Nicotiana</i> , <i>Petunia</i> , <i>Physalis</i> та <i>Solanum</i> ; широко розповсюджений; передається у природі, головним чином, механічно і при контакті листя; зберігається у бульбах картоплі, пилку і насінні рослин (картопля, томат); при використанні пилку уражених рослин при схрещуванні 50% сіянців картоплі уражені віроїдом; уражені рослини картоплі відстають у рості, кущ стає стислим, прямостоячим, з меншою кількістю стебел; стебла тонкі, менш ребристі, з короткими міжвузлями; листки, як правило, немозаїчні

1	2	3	4
<i>Pospiviroidae</i>	<i>Pospiviroid</i>	віроїд веретено-подібності бульб картоплі <i>Potato spindle tuber viroid</i> , PSTVd	і некрихкі, дрібні, з недорозвиненими кінцевими частками, частки з хвилястими краями або скривлені гвинтоподібно; листки розміщені під гострим кутом, світліші, ніж у нормальних рослин; на деяких сортах викликає некрози на стеблах і черешках, схожі симптомам ураження Y-вірусом картоплі; бульби більш видовжені, веретеноподібні, іноді грушоподібні; вічки опуклі, кількість їх збільшена; у сортів з кольоровими бульбами забарвлення буває світлішим або плямами; у деяких сортів спостерігається відмирання поверхневих тканин бульби у вигляді буруватих плям біля вічок і сочевичок; у деяких сортів схожі симптоми на бульбах спричиняють високі температури ґрунту під час вегетації [10, 14, 15, 27, 28]
ss <i>satellite RNAs</i> одноланцюгові сателітні РНК	<i>Large satellite RNAs</i>	<i>Tomato black ring virus satellite RNA</i>	субвірусні агенти, побудовані з молекул РНК, які потребують для своєї реплікації інфікування клітин рослини-хазяїна специфічним вірусом-помічником; їхні нуклеотидні послідовності відмінні від геномів віруса-помічника і рослини-хазяїна; при сумісній інфекції реплікація віруса-помічника часто зменшена і змінюються вірусні симптоми; не кодують власний протеїн і не мають власних часток, РНК інкапсидована у частки віруса-помічника, таким чином, частки, що містять сателітну РНК, антигенно ідентичні часткам віруса-помічника, але інколи відрізняються за показниками седиментації [26] великі сателітні РНК - лінійні 0,8-1,5 нт, кодують неструктурний протеїн [26]

1	2	3	4
	<i>Small linear satellite RNAs</i>	<i>Tobacco necrosis virus small satellite RNA</i>	малі сателітні РНК - лінійні , менш 0,9 нт, не кодують функціональних протеїнів [26]
	<i>Circular satellite RNAs</i>	<i>Tobacco ringspot virus satellite RNA</i>	концентричні сателітні РНК – присутні концентричні молекули, 350 нуклеотидів, не кодують функціональних протеїнів [26]
віруси з невстановленим геномом			
<i>Viruses with unknown genomes</i> віруси з невстановленим геномом	<i>Un-assigned viruses</i>	вірус карликовості картоплі <i>Potato stunt virus (Potato dwarf virus)</i>	віріони ізометричні або ікосаедричні близько 30 нм діаметром; збудники карликовості картоплі [26]
		<i>Potato curly top virus; (Potato green dwarf virus)</i>	

Віруси, що уражують картоплю, мають лінійний або кільцевий геном. Більшість з них містять лінійну одноланцюгову РНК+ (ssRNA+), вірус плямистого в'янення томату і вірус жовтої карликовості картоплі – лінійну одноланцюгову РНК- (ssRNA-), вірус *Solanum tuberosum* Tst1 – позитивну одноланцюгову РНК-RT (ssRNA-RT), субвірусні агенти (у тому числі віроїди) представлені кільцевими одноланцюговими РНК (ssRNA subviral agents), геном вірусів-членів родини *Geminiviridae* – кільцева одноланцюгова молекула ДНК (ssDNA).

Більшість вірусів, виявлених на картоплі, є однокомпонентними (monopartite), але присутні також і мультикомпонентні (polypartite).

Віроїди представляють собою односпіральну ковалентно-замкнену кільцеву молекулу РНК, здатну проникати в рослину і реплікуватися за рахунок біосинтетичних компонентів рослини-хазяїна, викликаючи захворювання [27, 28].

Серед вірусів, виявлених на картоплі, близько тридцяти можуть мати економічне значення для картоплярства. До найбільш поширених майже в усіх регіонах вирощування культури відносять: вірус скручування листя картоплі, Y, A, X, M, S – віруси картоплі [4].

Окремо слід виділити патогени, переносниками яких є ґрунто-ві паразитичні нематоди і гриби, і які спричиняють пошкодження бульб, що робить їх практично непридатними для харчового споживання і промислової переробки. Зокрема, раттл-вірус викликає некрози тканин бульб, сітчастий некроз провідної системи, а також некрози у вигляді кілець і дуг на поверхні й усередині бульб. Вірус метільчатості верхівки картоплі викликає появу на бульбах бурих концентричних темних плям зі світлою облямівкою (“пташине око”), а на розрізі – некрози, схожі спричиненим раттл-вірусом. Віроїд веретеноподібності бульб картоплі також є причиною зниження товарності урожаю – бульби уражених рослин видовжені, веретеноподібні, деформовані, з перетяжками, іноді з тріщинами, у деяких сортів на шкірці бульб утворюються округлі поверхневі рожеві, ледь припухлі плями діаметром 0,5-2 см, які під час зберігання темніють і стають втисненими з твердою поверхнею.

Схема Європейської організації захисту рослин (ЄОЗР) визначає цілісну систему виробництва сертифікованої насінної

картоплі, що задовольняє відповідні фітосанітарні стандарти і узгоджується з документами Економічної комісії ООН по Європі. У схемі ЄОЗР визначені для тестування: як основні – А, М, S, X, Y- віруси картоплі, вірус скручування листків картоплі та інші – вірус мозаїки люцерни, вірус мозаїки огірків, вірус аукуба мозаїки картоплі, вірус щіткоподібності верхівки картоплі, вірус тютюнової мозаїки, раттл-вірус тютюну, вірус чорної кільцевої плямистості томату, вірус плямистого в'янення томату, віроїд веретеноподібності бульб картоплі [11].

Список I/A1 карантинних патогенів картоплі ЄОКЗР (Європейської організації з карантину і захисту рослин), інтродукцію і розповсюдження яких у межах усіх держав-членів ЄС заборонено, включає: андійський латентний вірус картоплі, андійський вірус крапчастості картоплі, вірус В перуанського пастернаку (штам О), вірус чорної кільцевої плямистості картоплі, віроїд веретеноподібності бульб картоплі, вірус Т картоплі, не-європейські штами вірусів А, М, S, V, X, Y (штамових груп Y^o, Yⁿ и Y^c) картоплі і вірусу скручування листків картоплі, вірус кільцевої плямистості тютюну, вірус кільцевої плямистості томату. Інтродукцію і розповсюдження у межах захищених зон ЄС (список ІВ) заборонено відносно вірусу плямистого в'янення томату (*Tomato spotted wilt virus*). До списку патогенів групи А2 (список II/A2), які обмежено розповсюджені на картоплі, інтродукцію і розповсюдження яких у межах усіх держав-членів ЄС заборонено, віднесено вірус чорної кільцевої плямистості томату (*Tomato black ring virus*), вірус плямистого в'янення томату (*Tomato spotted wilt virus*), вірус жовтої кучерявості листя томату (*Tomato yellow leaf curl virus*).

Вірусні хвороби поширені у всіх державах і регіонах, де вирощується картопля. Однак, видовий склад патогенів і ступінь ураженості посівів різні в залежності від природних і господарських умов, сортів картоплі і стану насінництва. Серед факторів впливу на формування складу популяції вірусів картоплі виділяють культуру тканин [1, 27] внаслідок невиявлення патогенів при оздоровленні та прискореному розмноженні, особливо за використання некондиціонованих люміностагів. Видове різноманіття вірусів в агроценозах певною мірою визначає насичення їх інтродукованими сортами-носіями нових або мало поширених збудників, певні ризики за відсутності належного контролю несе залучення до селекційного процесу диких видів картоплі як донорів

стійкості до патогенів [40]. Можливе також збагачення популяції вірусів картоплі новими видами із природних ценозів, оскільки більшість виявлених на картоплі вірусів мають широкий спектр рослин, які вони інфікують, а незначні за площею насадження картоплі індивідуального сектора, як правило, межують з посівами інших культур або з природними ценозами.

У природних умовах України широко розповсюджені: М-вірус картоплі (*Potato virus M*), Y-вірус картоплі (*Potato virus Y*), S-вірус картоплі (*Potato virus S*), X-вірус картоплі (*Potato virus X*), вірус скручування листя картоплі (*Potato leafroll virus*). Встановлено збагачення популяції новими для регіону шкідливими вірусами та їх штамми. Наряду зі звичайними, набувають все більшого поширення некротичні штами Y-вірусу картоплі, виявлено штам, що спричиняє утворення на бульбах кільцевих некрозів (PVY^{NTN}) [9]. Невизначеним залишається ступінь розповсюдження вірусу аукуба-мозаїки картоплі (*Potato aucuba mosaic virus*), A-вірусу картоплі (*Potato virus A*), раттл-вірусу тютюну (*Tobacco rattle virus*), віроїду веретеноподібності бульб картоплі та ін. Із описаних на картоплі вірусів більшість в Україні не вивчалися.

Актуальність питання розповсюдженості фітовірусів у навколишньому середовищі полягає як у його фундаментальності, так і в практичному значенні. Знання видового складу збудників і їх векторів у конкретній зоні, шляхів поширення інфекцій в польових умовах, факторів, які сприяють ураженню рослин і проявленню ознак захворювання або є лімітуючими чинниками інфекції, дає змогу прогнозувати появу та розвиток вірусних хвороб і є основою для правильного вибору і ефективного застосування захисних заходів [18, 19].

У зв'язку з ситуацією, яка склалась в агроценозах України, важливість фітосанітарного моніторингу є незаперечною і в найближчі роки його значимість буде зростати.

1. Блоцкая Ж. В. Вирусные болезни картофеля / Ж. В. Блоцкая. — Минск: Наука і тэхніка, 1993. — 222 с.

2. Будин К. З. Выявление вирусных болезней картофеля / Будин К. З., Трускинов С. В. // Защита раст. — 1985. — № 11. — С. 34–35.

3. Защита растений в устойчивых системах землепользования: в 4-х кн. / Д. Шпаар, У. Бурт, Т. Ветцел и др.; под общ. ред. Д. Шпаара. — Торжок: ООО “Вариант”, 2003. — Кн. 1. — 392 с.

4. Защита растений в устойчивых системах землепользования: в 4-х кн. / Д. Шпаар, У. Бурт, Т. Ветцел и др.; под общ. ред. Д. Шпаара. — Торжок: ООО “Вариант”, 2003. — Кн. 2. — 374 с.

5. Защита растений от болезней / В. А. Шкаликов, О. О. Белошапкина, Д. Д. Букреев и др.; под ред. В. А. Шкаликова. — М.: КолосС, 2004. — 255 с.

6. Картофель (возделывание, уборка, хранение) / под ред. Д. Шпаара. — Торжок: ООО “Вариант”, 2004. — 466 с.

7. Козар Ф. Ю. Бацилоподібний вірус картоплі / Ф. Ю. Козар, Н. О. Сіверс, Н. В. Щербина, М. Я. Курбала // Мікробіол. журн. — 1976. — Т. 38, № 1. — С. 69–72.

8. Козар Ф. Е. Курчавая карликовость картофеля – новое вирусное заболевание картофеля в СССР, вызываемое бациллоподобным вирусом / Ф. Ю. Козар, М. Я. Курбала, Н. В. Щербина, Н. М. Зарицкий // Вир. болезни с/х раст. и меры борьбы с ними: тез. докл. Всес. совещ. — М., 1978. — С. 61–63.

9. Коломієць Л. П. Фітосанітарний стан агроєкосистем як фактор продуктивності сільськогосподарського виробництва / Л. П. Коломієць // Лідер України. — 2005. — № 12. — С. 124–126.

10. Краснова М. В. О зараженности виroidной инфекцией сортообразцов культурных и диких видов *Solanum* L. / М. В. Краснова // Актуальные проблемы фитовирусологии и защиты растений: матер. науч. конф. — Минск: ПКФ “Экаунт”, 1997. — С. 29–30.

11. Мельник П. О. Сертифікація насіння картоплі / П. О. Мельник // Захист рослин. — 1998. — № 6. — С. 3.

12. Мельничук М. Д. Фітовірусологія. Навчальний посібник / М. Д. Мельничук. — К.: ПоліграфКонсалтинг, 2005. — 200 с.

13. Мерцалова О. С. Идентификация вирусов мозаики люцерны / О. С. Мерцалова, Н. М. Жуков // Защита растений (Сб. науч. тр. Бел. НИИЗР). — Минск, 1978. — Вып. 2. — С. 42–44.

14. Можаяева К. А. Виroidные болезни растений / К. А. Можаяева, Т. Я. Васильева. — М.: ВНИИТЭИСХ, 1985. — 59 с.

15. Можаяева К. А. Опасность распространения виroidа с безвирусным картофлем К. А. Можаяева, Т. Я. Васильева, Т. Б. Кастальева // Картофель и овощи. — 1994. — № 2.

16. Мусієнко М. М., Серебряков В. В., Брайон О. В. Екологія: Тлумачний словник / М. М. Мусієнко, В. В. Серебряков, О. В. Брайон. — К.: Либідь, 2004. — 376 с.

17. Пономарева В. С. / Альфамовирус пожелтения картофеля / В. С. Пономарева // Защита и карантин растений. — 2000. — № 5. — С. 31–32.

18. Попкова К. В. Болезни картофеля / К. В. Попкова,

Ю. И. Шнейдер, А. С. Воловик, В. А. Шмыгля. — М. : Колос, 1980. — 304 с.

19. Рабенштейн Ф. Проблемы идентификации штаммов Y-вируса картофеля / Ф. Рабенштейн, Ж. Шуберт, Д. Шпаар // IV Міжнар. Конф. “Біоресурси і віруси”. — К. : Видавничо-поліграфічний центр “Київський університет”, 2004. — С. 94.

20. Шелудько Ю. М. Фітовірусологія / Ю. М. Шелудько. — К. : Вища школа, 1970. — 270 с.

21. Bartels R. *Potato virus A*. / R. Bartels // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 54 (1971).

22. Bercks R. *Potato virus X* / R. Bercks // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 4 (1970).

23. Black L. M. *Potato yellow dwarf virus* / L. M. Black // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 35 (1970).

24. Bokx, de J. A. *Potato virus Y* / J. A. de Bokx, H. Huttinga // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 242 (1981).

25. Bos L. *Alfalfa mosaic virus* / L. Bos, E. M. J. Jaspars // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 46 (1971).

26. Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>.

27. Diener T. O. *Viroids and viroid diseases* / T. O. Diener. — A Wiley interscience publication. — New York-Toronto, 1979.

28. Diener T. O. *Potato spindle tuber viroid* / T. O. Diener, W. B. Raymer // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 66 (1971).

29. Duffus J. E. *Beet western yellows virus* / J. E. Duffus // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 89 (1972).

30. Francki R. I. B. *Cucumber mosaic virus* / R. I. B. Francki, D. W. Mossop, T. Hatta // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 213 (1979).

31. Fribourg C. E. *Andean potato mottle virus* / C. E. Fribourg, R. A. C. Jones, R. Koenig // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 203 (1979).

32. Fulton R. W. *Tobacco streak virus* / R. W. Fulton // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступу: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 44 (1971).

33. Fulton R. W. *Tobacco streak virus* / R. W. Fulton // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 307 (1985).

34. Gerderich R. A comparison of some serological and biological properties of seven isolates of tobacco ring spot virus / R. Gerderich, J. H. Ir. Asher, D. Rumsdell // *Phytopathol. Z.* — 1983. — Vol. 107, N 4. — P. 289–300.

35. Gibbs A. J. *Cucumber mosaic virus* / A. J. Gibbs, B. D. Harrison // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 1 (1970).

36. Gibbs A. J. *Eggplant mosaic virus* / A. J. Gibbs, B. D. Harrison // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 124 (1973).

37. Harrison B. D. *Potato mop-top virus* / B. D. Harrison // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 138 (1974).

38. Harrison B. D. *Potato leafroll virus* / B. D. Harrison // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 291 (1984).

39. Harrison B. D. *Potato mop-top virus* / B. D. Harrison, B. Reavy // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 389 (2002).

40. Howell P. J. The risks from exotic potato viruses // *Bull. OEPP.* — 1981. — Vol. 11, N 3. — P. 243–249.

41. Ie T. S. *Tomato spotted wilt virus* / T. S. Ie // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 39 (1970).

42. Jaspars E. M. J. *Alfalfa mosaic virus* / E. M. J. Jaspars, L. Bos // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 229 (1980).

43. Jones R. A. C., Fuller N. J. Incidence of potato virus V in potato stocks in England and Wales / R. A. C. Jones, N. J. Fuller // *Plant Pathol.* — 1984. — Vol. 33, N 4. — P. 595–597.

44. Jones R. A. C. *Potato virus V* / R. A. C. Jones, C. E. Fribourg // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 316 (1986).

45. Jones R. A. C. *Arracacha virus B* / R. A. C. Jones, R. H. Kenten // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 270 (1983).

46. Kassanis B. *Potato aucuba mosaic virus* / B. Kassanis, D. A. Govier // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 98 (1972).

47. Kassanis B. *Tobacco necrosis virus* / B. Kassanis // Database of

plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 14 (1970).

48. Kassanis B. *Satellite virus* / B. Kassanis // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 15 (1970).

49. Kerlan C. *Potato virus Y* / C. Kerlan // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 316 (2006).

50. Koenig R. *Potato virus* / R. Koenig, D.-E. Lesemann // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 354 (1989).

51. Kormelink R. *Tomato spotted wilt virus* / R. Kormelink // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 412 (2005).

52. Martelli G. P. Plant virus taxa: properties and epidemiological characteristics / G. P. Martelli // J. Plant Pathol. — 1997. — Vol. 79. — P. 151–171.

53. Murrant A. F. *Tomato black ring virus* / A. F. Murrant // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 38 (1970).

54. Palukaitis P. *Cucumber mosaic virus* / P. Palukaitis, F. García-Arenal // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 400 (2003).

55. Peters D. *Potato leafroll virus* / D. Peters // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 36 (1970).

56. Regenmortel van M. H. V. Guidelines to the demarcation of virus species / M. H. V. van Regenmortel, D. H. L. Bishop, C. M. Faquet et al. — Arch. Virol. — 1997. — Vol. 142. — P. 1505–1518.

57. Roberts E. Y. F. Evaluation of a novel geminivirus for crop improvement in potatoes / E. Y. F. Roberts, J. T. D. Petty, R. N. A. Coutts, K. W. Burch // J. Cell Biochem. — 1986. — Suppl. 10. — P. 42.

58. Robinson D. J. *Tobacco rattle virus* / D. J. Robinson // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 12 (1970).

59. Robinson D. J. *Tobacco rattle virus* / D. J. Robinson, B. D. Harrison // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 346 (1989).

60. Robinson D. J. *Tobacco rattle virus* / D. J. Robinson // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 398 (2003).

61. Salazar L. F. Host range and properties of a strain of tobacco streak virus from potatoes / L. F. Salazar, J. A. Abad, W. J. Hooker // Phytopathol.

— 1982. — Vol. 72, N 12. — P. 1550–1554.

62. Salazar L. F. *Potato virus T* / L. F. Salazar, B. D. Harrison // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 187 (1989).

63. Salazar L. F. *Potato black ringspot virus* / L. F. Salazar, B. D. Harrison // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 206 (1979).

64. Scott S. W. *Tobacco streak virus* / S. W. Scott // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 381 (2001).

65. Somerville P. A. Natural infection of potatoes (*Solanum tuberosum*) by a legume strain of cucumber mosaic virus / P. A. Somerville, R. N. Campbell, D. H. Hall, A. Rowhani // Plant Dis. — 1987. — Vol. 71, N 1. — P. 18–20.

66. Stace-Smith R. *Tobacco ringspot virus* / R. Stace-Smith // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 17 (1970).

67. Stace-Smith R. *Tobacco ringspot virus* / R. Stace-Smith // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 309 (1985).

68. Wall, van der M. J., Siegel A. Relationships between strains of tobacco mosaic virus and other selected plant viruses / M. J. van der Wall, A. Siegel // Phytopathol. — 1982. — Vol. 72, N 4. — P. 390–395.

69. Wetter C. *Potato virus M* / C. Wetter // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 87 (1972).

70. Wetter C. *Potato virus S* / C. Wetter // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 60 (1971).

71. Zaitlin M. *Tobacco mosaic virus* / M. Zaitlin, H. W. Israel // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 151 (1975).

72. Zaitlin M. *Tobacco mosaic virus* / M. Zaitlin // Database of plant viruses [Association of Applied Biologists]. — Режим доступа: <http://www.dpvweb.net>. — DPV 370 (2000).

ХАРАКТЕРИСТИКИ ВИРУСОВ, ИНФИЦИРУЮЩИХ КАРТОФЕЛЬ

Коломиец Л.П.

Институт сельскохозяйственной микробиологии УААН,
г. Чернигов

В обзоре литературы представлены основные характеристики вирусов, выявленных на картофеле: таксономия, морфология и строение вирионов, состав генома, биологические свойства и вызываемые заболевания. Подчеркивается необходимость изучения состава популяции фитопатогенных вирусов в агроценозах Украины.

Ключевые слова: вирусы растений, картофель

CHARACTERISTICS OF VIRUSES THAT INFECT POTATOES

Kolomiets L.P.

Institute of Agricultural Microbiology, UAAS, Chernihiv

In the literature review are presented main characteristics of viruses, revealed in potatoes: taxonomy, morphology and construction of virions, genome composition, biological properties and caused diseases. It is emphasized need of the study of phytopathogene viruses populations in agrocenosis of Ukraine.

Key words: viruses of the plants, potatoes.