

ХАРАКТЕРИСТИКА РОДУ *EMARAVIRUS* —

потенційних патогенів в агро- і біоценозах України

Наразі *Emaravirus* — це єдиний рід родини *Fimoviridae*, що належить до порядку *Bunyavirales*. Представники цього роду відомі насамперед тим, що у деяких країнах (наприклад в Індії, Великобританії, Туреччині, США) вони стали причиною значних втрат врожаю злакових, голубиноного гороху, смоківниці, малини. Також, ці віруси уражують декоративні рослини: горобину, троянду, багрянник. Рід включає в себе види вірусів, геном яких представлений сегментованою одноланцюговою (-)РНК. Передача *Emaravirus* здійснюється завдяки переносникам — кліщам роду *Aceria*. В огляді наведено характеристику вірусів роду *Emaravirus*, як потенційних патогенів в агро- і біоценозах України.

віруси, рід *Emaravirus*, патогени, агроценози, біоценози, шкідливість, діагностика

Вивчення емаравірусів розпочалося відносно недавно, хоча хвороби, які вони спричиняють, наприклад хвороба розетковості троянд, були відомі у США ще на початку сорокових років двадцятого сторіччя [1]. Перші випадки хвороби мозаїчної стерильності голубиноного гороху в Індії відомі з 1931 р. [2], а симптоми хвороби, що пов'язана із кільцевою плямистістю листя горобини, привертала увагу дослідників вже з середини ХХ сторіччя. Емаравіруси дійсно завдають значних економічних збитків. Наприклад, у Індії хвороба мозаїчної стерильності голубиноного гороху серйозно шкодить сільському господарству — близько трьохсот мільйонів американських доларів втрат станом на 1998 рік [3]. Вони спричиняють хвороби пшениці, кукурудзи, голубиноного гороху, можливо Багрянника канадського [4], горобини, троянд та інших представників розоцвітих, таких як ірга (*Amelanchier alnifolia*, *Amelanchier ovalis*, *Amelanchier lamarkii*, *Amelanchier spicata*), аронія (*Aronia melanocarpa*), глід (*Crataegus laevigata*), яблуня (*Malus domestica*), груша (*Pyrus communis*), сорбаронія [5], буяхи (лохина — *Vaccinium uliginosum* L.) [6], актинідія [7].

І.М. ПОЖИЛОВ,

магістр

Г.О. СНИГУР,

кандидат біологічних наук

І.Г. БУДЗАНІВСЬКА,

доктор біологічних наук

Київський національний університет

імені Тараса Шевченка

01033, вул. Володимирська, 60, Київ,

e-mail: virus@biocc.univ.kiev.ua

Нині до складу родини *Fimoviridae* входять види: FMV — *Fig mosaic virus* — вірус мозаїки смоківниці, EMARaV — *European mountain ash ringspot-associated virus* — вірус, пов'язаний із кільцевою плямистістю горобини, RRV — *Rose rosette virus* — вірус розетковості троянд, PPSMV і PPSMV-2 — *Pigeonpea sterility mosaic virus* — вірус мозаїчної стерильності голубиноного гороху, RLBDV — *Raspberry leaf blotch virus* — вірус плямистості листя малини, AcCRaV — *Actinidia chlorotic ringspot-associated virus* — вірус, пов'язаний із кільцевою хлоротичністю актинідії, BLMaV — *Blackberry leaf mottle associated virus* — вірус, пов'язаний із плямистістю листя ожини, RYR-SaV — *Redbud yellow ringspot-associated virus* — вірус, пов'язаний із жовтою кільцевою плямистістю багрянника, HPWMoV — *High Plains wheat mosaic virus* — вірус мозаїки пшениці Високих рівнин (синоніми: WMoV — *Wheat mosaic virus* — вірус мозаїки пшениці, HPV — *High Plains virus* — вірус Високих рівнин, MRSV/MRStV — *Maize red stripe virus* — вірус червоної штрихуватості кукурудзи), WBYVV — *Woolly burdock yellow vein virus* — вірус пожовтіння судин вовняного ріпаку [8, 9]. Всі відомі Емаравіруси мають сферичні або плеоморфні віріони розміром 80—120 нм зі суперкапсидом, генетичний апарат представлений чотирма (або більше) лінійними одноланцюговими (-)РНК, які оточені білками капсомерів нуклеокапсиду, що має ротаційно-трансляційний тип симе-

трії. Тривалий час рід *Emaravirus* був некласифікованим, але дослідники відзначали подібність емаравірусів і буньявірусів [1, 10]. Як результат, у травні 2017 р. Міжнародний комітет по таксономії вірусів, виокремлюючи порядок *Bunyavirales*, до нього включив родину *Fimoviridae*, що містить рід *Emaravirus*, про це було повідомлено на інтернет-ресурсі *Viral Zone* [9]. Емаравіруси розповсюджуються завдяки переносникам, зокрема кліщами роду *Aceria*: *Aceria cajani* для PPSMV і PPSMV-2, *Aceria ficus* для FMV, *Aceria tosicella* для HPWMoV. Крім того, RRV переноситься *Phyllocoptes fructiphilus*, RLBD — *Phyllocoptes gracilis*, а EMARaV — *Phytoptus pyri*, також можлива і механічна передача [1]. До теперішнього часу емаравірусів в Україні не виявляли. Тому, метою роботи було узагальнення матеріалу та виявлення вірусів у біоценозах України.

Морфологія віріонів емаравірусів.

Перші повідомлення про те, що такі хвороби, як мозаїка смоківниці, розетковість троянд і хвороба Високих Рівнин можуть бути спричинені вірусами, що передаються кліщами, були ще на початку сімдесятих років минулого сторіччя — тоді були виявлені двомембранні тільця, які, швидше за все, були вірусної природи [1]. Із зразків, зібраних з хворих смоків, троянд та злакових, було виділено вірусоподібні часточки та зроблено електронні мікрофотографії (рис. 1).

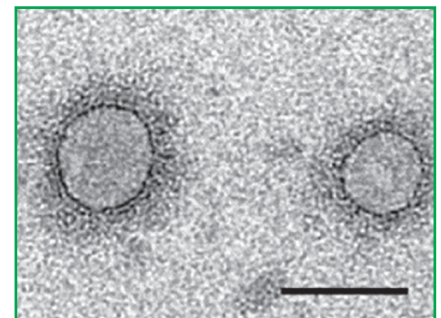


Рис. 1. Зображення двох вірусоподібних частинок, які, найбільш ймовірно, належать до емаравірусів (масштабна лінія відповідає 100 нм) [1]

Використовуючи імуноферментний аналіз було відкинуто припущення, що знайдені в уражених рослинах за допомогою методу електронної мікроскопії двомембранні сферичні часточки належать вірусу плямистого в'янення томатів з родини *Bunyaviridae*. Це дало підставу стверджувати, що ці частинки є віріонами Емаравірусів, при цьому розміри помітно відрізнялись у межах роду: вірусоподібні частинки вірусу мозаїки смоківниці; вірусу, пов'язаного із кільцевою плямистістю горобини; віруси розетковості троянд мали розміри 120–150 нм; віруси стерильної мозаїки голубиного гороху — 100–150 нм; в рослинах, уражених вірусом, що пов'язаний із хворобою Високих рівнин (пшениця, кукурудза і ячмінь), було знайдено вірусоподібні частинки розміром 80–200 нм [1].

Організація геному емаравірусів.

Геноми представників роду Емаравірусів складаються з чотирьох або більше (наприклад FMV містить шість сегментів РНК) одноланцюгових, лінійних, (-)РНК, розміром від однієї до восьми тисяч основ кожна. Вірус, пов'язаний із кільцевою плямистістю горобини, має тільки чотири ланцюги РНК, які кодують РНК-залежну-РНК-полімеразу, попередник глікопротеїну, білок капсиду і білок руху [9]. Зображення його геному наведено на рисунку 2. Всі інші види емаравірусів мають ще кілька «додаткових» РНК. Значна частина функцій цих білків залишається невідомою. Також можуть бути присутні малі РНК завдовжки 21–25 нуклеотидів, наприклад, як у вірусу, що пов'язаний із хлоротичною кільцевою плямистістю актинїдії, які є мішенями для механізмів сайленсингу живителя [7].

Відомо, що організація геному вірусів із «мінус»-сенсовими РНК є досить подібною і зазвичай виявляються такі гени: G — ген глікопротеїду, N — ген нуклеопротеїдів, L — ген полімерази. Порівнюючи їх, можна дізнатись про те, як еволюціонували ці віруси. Виявилось, що всі віруси із (-)РНК можна розділити на три гілки. Емаравіруси належать до гілки Бунья-Арена-подібних, що зображена на рисунку 3.

Схема, наведена на рисунку 3, відображає положення роду емаравірусів відносно інших родів гілки Бунья-Арена-подібних вірусів на основі філогенетичної подібності між родами вірусів та надає можливість

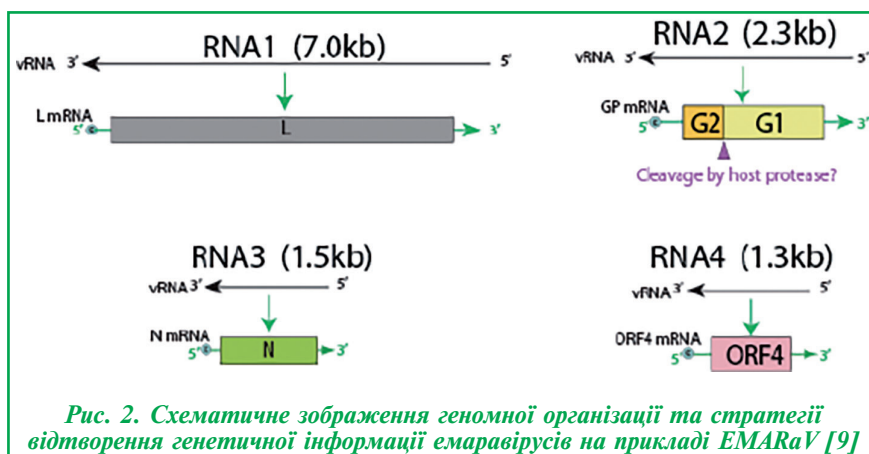


Рис. 2. Схематичне зображення геномної організації та стратегії відтворення генетичної інформації емаравірусів на прикладі EMARaV [9]

побачити еволюційну дистанцію між окремими видами. На вузлах дерева показана статистична підтримка перевіркою відношень правдоподібностей (aLRT). На рисунку 3 червоним кольором виділено віруси, що не були описані раніше, але, як видно зі схеми, нових видів серед роду емаравірусів у ході проведеного дослідження знайдено не було.

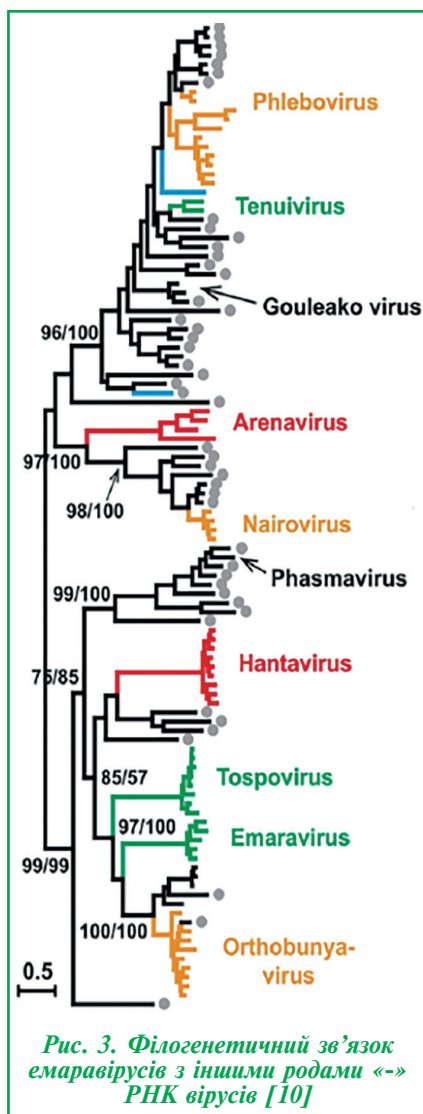


Рис. 3. Філогенетичний зв'язок емаравірусів з іншими родами «-» РНК вірусів [10]

Білки емаравірусів. Функції, будова, маса, розміщення генів, що кодують білки та, власне, їх кількість, залежать від виду вірусу. Але простежується певна подібність, наприклад, у всіх представників роду емаравірусів на РНК1 кодується РНК-залежна-РНК-полімераза, що має масу близько 260 кДа, в більшості — на РНК2 кодується попередник глікопротеїну масою в середньому 75 кДа, а на РНК3 — білок нуклеокапсиду масою від 32 до 36 кДа. РНК-залежна-РНК-полімераза кодується на РНК1 та має п'ять мотивів (А–Е) і премотив-А. З них консервативними є лише премотиви А і С [10, 11]. Філогенетичні зв'язки серед емаравірусів та між емаравірусами з іншими вірусами можна визначати за подібністю РНК1. Білок-попередник глікопротеїну кодується на РНК2, що має одну консервативну послідовність і не має подібності до аналогічних РНК в ортобуньявірусів і тосповірусів. Під час дозрівання цей білок розділяється надвоє у спеціальному сайті розщеплення протеазами живителя [9] і вбудовується в товщу ліпідного шару оболонки. Утворені таким чином шипики беруть участь у взаємодії вірусу і переносника [12]. Білок нуклеокапсиду, що кодується на РНК3, є подібним у всіх емаравірусів, але відрізняється від аналогічних білків буньявірусів [11]. Білок р4, що відповідає за міжклітинне транспортування вірусу і кодується на РНК4, можливо, ще й може бути супресором сайленсингу генів, як у тосповірусів і теньювірусів [12, 13].

Типові симптоми. Відомо, що різні представники роду *Emaravirus* можуть спричиняти різні типові симптоми на своїх основних живителях. Загалом прояв певного симптому, або набору симптомів на основному живителі зазвичай

свідчить про емаравірусну інфекцію (рис. 4). Отже проявом EMARaV на горобині є утворення характерних хлоротичних кілець, які можуть розмшуватись окремо одне від одного, перетинатись, або зливатись у суцільні хлорози (рис. 4.1) [1]. PPSMV на рослині голубиного гороху викликає мозаїку, у цих рослин перестають утворюватись генеративні органи, після чого рослина, частіше за все, гине (рис. 4.2) [16]. Типовими симптомами RLBV на малині є

утворення хлорозів та деформації листкових пластинок (рис. 4.3) [15]. На трояндах RRV може проявлятися по-різному. Наприклад, може спостерігатися посилення проліферації листя у вузлах (рис. 4.4.a), червона пігментація стебел і листя (рис. 4.4.b), утворення відмихних мітел (рис. 4.4.c), неправильно сформовані листкові пластинки (рис. 4.4.d) [2].

Економічне значення. Дослідження емаравірусів є цікавим не лише у зв'язку із незвичайною, як для фітовірусів, організацією геному, але і тому, що вони спричиняють значні

втрати сільськогосподарських культур. Наприклад, PPSMV (разом з іншими патогенами голубиного гороху) вже назвали «Зеленою чумою», оскільки тільки в 1993 році в Індії та Непалі цей вірус посприяв втраті врожаю на 300 мільйонів американських доларів. Ураження вірусом як молодих, так і старих рослин призводить до майже стовідсоткової їх загибелі. Голубиний горох є надзвичайно важливою рослиною, оскільки він є джерелом білка для більше, ніж одного мільярда людей [1]. Іншим відомим прикладом є хвороба Високих рівнин (High Plains

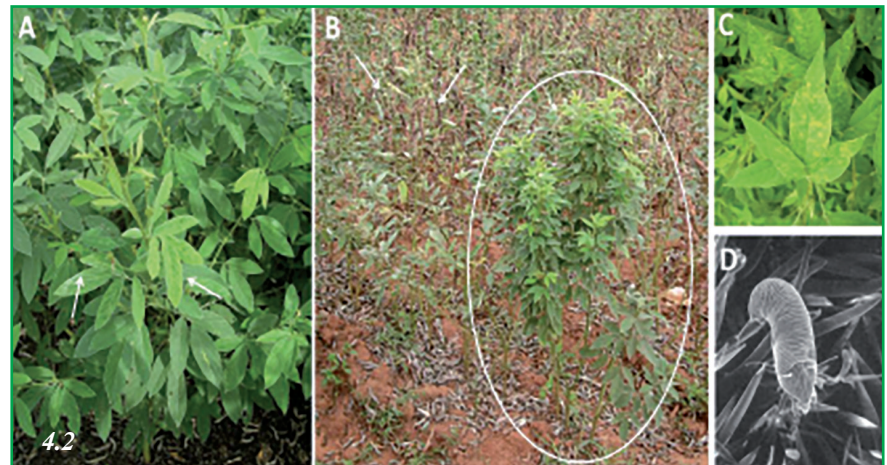


Рис. 4. Симптоми емаравірусної інфекції на рослинах:
 4.1 — EMARaV на горобині [1]; 4.2 — PPSMV на голубиному горосі (D — переносник вірусу — кліщ *Aceria cajani*) [16]; 4.3 — RLBV на малині [15];
 4.4 — RRV на трояндах [2]

Disease, HPD). Викликається вона комплексом вірусів, у тому числі з роду *Emaravirus* — *High Plains wheat mosaic virus* (вірус мозаїки пшениці Високих рівнин). Цей вірус уражує кукурудзу (*Zea mays*) і пшеницю (*Triticum aestivum*), причому втрачають врожаю можуть становити до 100% [17]. Масове захворювання малини внаслідок ураження RLBV викликало сильне занепокоєння у Великобританії [15]. Також можна відзначити, що EMARaV в Європі було виявлено в багатьох плодкових рослинах родини Розові, в тому числі у латентному стані [5]. Отже, нам слід бути готовими до можливого проникнення наведених вірусів до нашої країни.

Виявлення емаравірусів на території України. Були проведені обстеження рослин горобини звичайної (*Syrbus aucuparia*) на ураженість емаравірусами. На території України показано наявність рослин горобини звичайної із вірусоподібними симптомами [18]. Попри це, у досліджених зразках при використанні електронної мікроскопії не було виявлено вірусоподібних часток.

За допомогою методу ЗТ-ПЛР одержано лише продукти ампліфікації із зразків горобини розміром 300 (замість очікуваних 1100) і 600 (замість очікуваних 433) пар основ, швидше за все рослинного походження. Також одержано продукт близько 300 пар основ із зразка троянд (при очікуваних 319) та продукт приблизно 500 пар основ (замість очікуваних 567) [19]. Їх послідовність буде встановлено в подальшому.

ВИСНОВОК

Наразі існує багато розрізної інформації, що стосується різних аспектів життєвого циклу, морфології, геному емаравірусів, але не вистачає наукових праць, в яких було б зроблено узагальнення щодо згаданих питань. Авжеж, по всьому світу проводяться дослідження емаравірусів, але досі багато речей залишаються невідомими. Вже давно встановлено, що емаравіруси безпосередньо чи опосередковано чинять шкоду сільському господарству, завдаючи великих збитків і спричиняючи неврожаї та голод для населення, яке переважно споживає голубиний горох, рис, пшеницю та інші злакові. Рання діагностика даних вірусів на рослинах в Україні дозволить попередити можливі небезпечні наслідки.

ЛІТЕРАТУРА

1. Mielke-Ehret N. *Emaravirus*: a novel genus of multipartite, negative strand RNA plant viruses / N. Mielke-Ehret, H.P. Mühlbach // *Viruses*. — 2012. — № 4. — С. 1515—1536.
2. *A discovery 70 years in the making: characterization of the Rose rosette virus* / A.G. Laney, K.E. Keller, R.R. Martin, I.E. Tzanetakis // *J. Gen. Virol.* — 2011. — V. 92, № 7. — С. 1727—1732.
3. Reddy M. V. Diseases of pigeonpea. In: *The Pathology of Food and Pasture Legumes*, editors Allen D.J., Lenne J.M. / M.V. Reddy, T.N. Raju, J.M. Lenne. — 1998. — P. 517—558.
4. Laney AG. Redbud yellow ringspot disease: Thirty years of research / A.G. Laney, R.C. Gergerich, I.E. Tzanetakis // *University of Arkansas Phytopathology*. — 2010. — V. 100. — P. 201.
5. Newly identified host range of *European mountain ash ringspot-associated virus* (EMARaV) and its distribution in the Czech Republic / L. Grimová, M. Marek, M. Konrady, P. Rysánek // *Forest Pathology*. — 2015. — V. 45. — P. 177—189.
6. Di Bello P.L. The evolution of emaraviruses is becoming more complex: seven segments identified in the causal agent of Rose rosette disease / P.L. Di Bello, T. Ho, I.E. Tzanetakis // *Virus Res.* — 2015. — V. 210. — P. 241—244.
7. *Actinidia chlorotic ringspot-associated virus*: A novel emaravirus infecting kiwifruit plants / Y. Zheng, B. Navarro, G. Wang, et al // *Mol Plant Pathol.* — 2017. — V. 18, № 4. — P. 569—581.
8. *International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV): [Elektronnyi resurs]* — Rezhym dostupu: <https://talk.ictvonline.org/>
9. *SIB Bioinformatics Resource Portal: [Elektronnyi resurs]* — Rezhym dostupu: <https://viral-zone.expasy.org/>
10. *Unprecedented genomic diversity of RNA viruses in arthropods reveals the ancestry of negative-sense RNA viruses* / C. X.Li, M. Shi, J.H. Tian, et al // *Elife*. — 2015. — V. 29, № 4. — P. 1—26.
11. Mielke N. A novel, multipartite, negative-strand RNA virus is associated with ringspot disease of European mountain ash (*Sorbus aucuparia* L.) / N. Mielke, H.-P. Muehlbach // *J. Gen. Virol.* — 2007. — V. 88. — P. 1337—1346.
12. Newly identified RNAs of raspberry leaf blotch virus encoding a related group of proteins / Y. Lu, W. McGavin, P.J.A. Cock, et al // *J. Gen. Virol.* — 2015. — V. 96. — P. 3432—3439.
13. Grimova L. First report of European mountain ash ringspot-associated virus in the Czech Republic / L. Grimová, P. Rysánek, M. Zouhar // *Journal of Plant Pathology*. — 2011. — V. 93, № 4. Supplement (December 2011). — P. 86.
14. *Negative-strand tospoviruses and tenuiviruses carry a gene for a suppressor of gene silencing at analogous genomic positions* / E. Bucher, T. Sijen, P.de Haan, et al // *J. Virol.* — 2003. — V. 77. — P. 1329—1336.
15. *O vyruze piatnystosty lystev malyny. Ynformatsyonnyi biulleten po mezhdunarodnym voprosam v oblasti karantyna rastenyi*: [Elektron. resurs]. — Rezhym dostupa: https://vniikr.ru/files/mezhdunarodnoe_sotrudnichestvo/p_ibmv1212.pdf
16. Patil B.L. Pigeonpea sterility mosaic virus: a legume-infecting Emaravirus from South Asia / B.L. Patil, P.L. Kumar // *Mol. Plant Pathol.* — 2015. — V. 16, № 8. — P. 775—786.
17. A new eriophyid mite-borne membrane-enveloped virus-like complex isolated from

plants / J.M. Skare, I. Wijkamp, I. Denham, et al // *Virology*. — 2006. — V. 347, № 2. — P. 343—353.

18. Pozhylov I. Monitoring of mountain ash plants for the emaravirus infection in the biocoenoses of Ukraine / I. Pozhylov, O. Stakhurska, S. Shybanov // *Youth and Progress of Biology: Book of Abstracts of XIII International Scientific Conference for Students and PhD Students (Lviv, 25—27 April 2017)* — Lviv, 2017. — P. 216.

19. Pozhylov I. Сproba detektsii virusu, asotsiiovanoho iz kiltsevoiu pliamystytiu horobnyu yevropeiskoi v Ukraini / I. Pozhylov, O. Stakhurska, I. Budzanivska // *Shevchenkivska vesna: dosiahnennia biolohichnoi nauky: materialy XV Mizhnarodnoi naukovoï konferentsii studentiv ta molodykh vchenykh (Kyiv, 18—21 kvitnia 2017)*. — К.: PALYVODA A.V., 2017. — S. 52—53.

Пожилов И.Н., Снигур Г.А., Будзанивская И.Г.

Характеристика рода *Emaravirus* — потенциальных патогенов в агро- и биоценозах Украины

Сейчас *Emaravirus* является единственным родом семейства *Fimoviridae*, который принадлежит порядку *Bunyavirales*. Представители этого рода известны прежде всего тем, что в некоторых странах (например, в Индии, Великобритании, Турции, США) они стали причиной значительных потерь урожая злаковых, голубиногороха, смороквы, малины. Также, эти вирусы поражают декоративные растения: рябину, розу, багрянник. Род включает в себя виды вирусов, геном которых представлен сегментированной одноцепочной (-)РНК. Передача *Emaravirus* осуществляется благодаря переносчикам — клещам рода *Aceria*. В обзоре представлена характеристика вирусов рода *Emaravirus*, как потенциальных патогенов в агро- и биоценозах Украины.

вирусы, род *Emaravirus*, патоген, агроценоз, биоценоз, вредоносность, диагностика

Pozhylov I., Snihur H., Budzanivska I.

Characteristics of genus *Emaravirus* — Potential pathogens in agri- and bioecosystems of Ukraine

Emaravirus is the only genus of the *Fimoviridae* family that belongs to the *Bunyavirales* order. Representatives of this genus are known for causing considerable yield losses of wheat, blueberry, fig, raspberry in some countries (for example, in India, Great Britain, Turkey, the USA). Also, these viruses infect ornamental plants: mountain ash, rose, cercis. The genus includes viruses with segmented single strand (-) RNA genome. *Emaraviruses* are transmitted by eriophyid mites of *Aceria* genus. The review presents the characteristics of the *Emaraviruses* as well as current data on their epidemic potential in agri- and bioecosystems of Ukraine.

viruses, genus *Emaravirus*, pathogen, agroecosis, biocenosis, weediness, diagnostics

Рецензент:

Таран Н.Ю., профессор,
доктор біологічних наук,
Київський національний університет
імені Тараса Шевченка
Надійшла 08.11.2017 р.