

*Н.Н. Какарека, Ю.Г. Волков, З.Н. Козловская, Т.И. Плешакова*

*Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН  
просп. 100 лет Владивостоку, 159, Владивосток, 690022, Россия*

## **ПОЛУЧЕНИЕ ИММУНОДИАГНОСТИКУМОВ НА ОСНОВЕ ШТАММОВ ФИТОВИРУСОВ**

*Изучены антигенные свойства изолятов вирусов табачной мозаики, огуречной мозаики, обыкновенной и желтой мозаики фасоли, мозаики сои, Y-, X- и A- картофеля, мозаики горошка однопарного, поражающие сельскохозяйственные культуры и дикорастущие виды растений на Дальнем Востоке России. На основе наиболее антигенно-активных штаммов получены универсальные иммунодиагностикумы, пригодные для тестирования широкого круга вирусных изолятов и позволяющие вести эффективную борьбу с вирусами, наносящими экономический ущерб сельскому хозяйству.*

*К л ю ч е в ы е с л о в а: штамм, фитовирус, антиген, иммунодиагностикум, эпитоп.*

В настоящее время в связи с активным ввозом на Дальний Восток России новых сортов и культур (особенно из соседних стран – Китая, Кореи, стран Юго-Восточной Азии) появились новые вирусные заболевания и возникла необходимость быстрой и эффективной их диагностики [6, 15, 27]. Наряду с патогенами из родов *Potyvirus*, *Cucumovirus* и *Potexvirus*, отличающихся повышенной вариабельностью молекулярных и фенотипических признаков, в регионе выявляют все новые фитовирусы [9]. Сравнительная характеристика штаммов, обнаруженных на Дальнем Востоке, и аналогичных вирусов из других областей свидетельствует о повышенной изменчивости патогенов в этом регионе, что может быть связано со своеобразными природными условиями и большим биологическим разнообразием. Показано, что некоторые фитовирусы поражают растения в форме новых штаммов, в значительной степени отличающихся от известных [26].

Для точной идентификации вирусов и штаммов необходимо не только изучение их биологических и физических особенностей, но и исследование антигенов капсидных белков, молекулярной организации вириона, структуры генома. Важный этап работы – получение антисывороток и иммунодиагностикумов нового поколения, более специфичных для исследований штаммового разнообразия, и высокочувствительных универсальных для практических работ в области защиты растений [9].

Серологическое различие между штаммами может быть связано с изменчивостью только одного аминокислотного остатка в антигенно-значимом участке структурного белка (эпитопе), тогда как другие, серологически идентичные штаммы, отличаются друг от друга по нескольким аминокислотам в серологически реактивных участках структурных белков [11]. В связи с этим важное значение имеет выявление антигенно активных штаммов, обладающих наиболее полным набором видо- и штаммоспецифичных эпитопов.

В задачи нашей работы входило сравнение иммунохимических характеристик вирусов и штаммов, поражающих основные сельскохозяйственные культуры и дикорастущие виды растений на Дальнем Востоке России, исследования по выявлению наиболее антигенно-активных штаммов и использования их для создания универсальных, высокочувствительных иммунодиагностикумов.

**Материалы и методы.** Сравнивали антигенные свойства изолятов и штаммов вирусов, представленных в таблице. Биологические, физико-химические, молекулярно-биологические характеристики этих изолятов и штаммов были изучены ранее и ссылки на эти работы приводятся ниже в соответствующих разделах работы.

Таблица

## Изоляты и штаммы вирусов, использованные в работе

<i>Изолят</i>	<i>Происхождение</i>	<i>Симптомы</i>	<i>Растение-накопитель</i>
<b>Вирус табачной мозаики (ВТМ)</b>			
ВТМб баклажанный	Выявлен в Приморском крае на баклажанах (Толкач В.Ф.)	Слабая мозаика	Табак сорт Самсун
ВТМг томатный	Выявлен в Приморском крае на томате (Толкач В.Ф.)	Мозаика, стрик	Табак сорт Самсун
ВТМп16 мозаичный из перца	Выявлен в Приморском крае на перце (Толкач В.Ф.)	Мозаика	Табак сорт Самсун
ВТМпн некротический	Выявлен в Приморском крае на перце (Толкач В.Ф.)	Некротические пятна	Табак сорт Ксанти нк
ВТМом Обычный штамм	Выявлен в Приморском крае, сохраняется в коллекции БПИ	Мозаика	Табак сорт Самсун
<b>Вирус огуречной мозаики (ВОМ)</b>			
ВОМан	Выявлен на картофеле сорта Аноста (Романова С.А.)	Хлороз и пузырчатость	Табак сорта Ксанти нк
ВОМкаб кабачковый	Выявлен на кабачке (Романова С.А.)	Хлороз и пузырчатость	Табак сорта Ксанти нк
ВОМк/кор картофельный корейский	Выявлен в посевах Института физиологии КНДР	Хлороз и пузырчатость	Табак сорта Ксанти нк
ВОМо/кор огуречный корейский	Выявлен в посевах Института физиологии КНДР	Хлороз и пузырчатость	Табак сорта Ксанти нк
ВОМс/кор соевый корейский	Выявлен в посевах Института физиологии КНДР	Яркий хлороз, пузырчатость	Табак сорта Ксанти нк
ВОМк/кит картофельный китайский	Коммерческий картофель из КНР	Хлороз и пузырчатость	Табак сорта Ксанти нк
<b>Вирус обыкновенной мозаики фасоли (ВОМФ)</b>			
ВОМФдв	Выделен из фасоли в Приморском крае	темно-зеленая мозаичная пятнистость, морщинистость, скручивание вниз.	Фасоль сорта Перличка
ВОМФкит	Выделен из фасоли в китайской провинции Хэйлунцзян	- «» -	Фасоль сорта Перличка
<b>Вирус желтой мозаики фасоли (ВЖМФ)</b>			
ВЖМФф	Выявлен в Приморском крае на фасоли	Желтая мозаика	бобы конские
ВЖМФг	Выявлен в Приморском крае на гладиолусе	Штриховатая мозаика	бобы конские
ВЖМФу	Выявлен на Украине на фасоли (Бойко А.Л. КГУ)	Желтая мозаика	бобы конские
<b>Вирус мозаики сои (ВМС)</b>			
ВМС Прим-3	Выявлен в Приморском крае	Светло-зеленая мозаика	Соя
ВМС Прим-4	Выявлен в Приморском крае	Хлоротичная мозаика	Соя
ВМС-Прим-6	Выявлен в Приморском крае	Линейный узор, крапчатость	Соя
ВМС-Прим-7	Выявлен в Приморском крае	Пузырчатость, яркая мозаика	Соя
ВМС-ВИР-3	Выявлен в Приморском крае	Сильная деформация	Соя
ВМС -Рожд-1	Выявлен в Приморском крае	Карликовость, яркий хлороз	Соя
ВМС-А15325	Выявлен в Амурской области	Хлоротичная пятнистость, хлороз	Соя
ВМС -А15136	Выявлен в Амурской области	Некротическое окаймление жилок	Соя
ВМС- А15384	Выявлен в Амурской области	Темно-зеленая мозаика	Соя
ВМС -Хаб-12	Выявлен в Хабаровском крае	Окаймление жилок, деформация	Соя

Продолжение таблицы

<b>Y-вирус картофеля (YVK)</b>			
YVKреп	Выделен из растений репяхка <i>Agrimonia pilosa</i>	Мозаика	Табак сорта Ксанги нк
YVKпион	Выделен из пиона молочно-цветкового <i>Paeonia lactiflora</i>	Яркая желтая пятнистость и желтая крапчатость	Табак сорта Ксанги нк
YVKхме	Выделен из хмелевника японского <i>Humulopsis japonicus</i>	Желтая пятнистость	Табак сорта Ксанги нк
YVKпуш	Картофель сорта Пушкинец	Мозаика	Табак сорта Ксанги нк
YVKсант	Картофель сорта Санте	Некротические пятна на клубнях	Табак сорта Ксанги нк
YVKпятн	Картофель сорта Филатовский местной селекции	Крупные желтые пятна на листьях	Табак сорта Ксанги нк
YVKнек	Картофель сорта Филатовский местной селекции	Некроз стебля и черешков	Табак сорта Ксанги нк
YVKкит	Коммерческий картофель неизвестного сорта, из Китая	Мозаика	Табак сорта Ксанги нк
YVKдв-н некротический	Выявлены в посадках картофеля в Приморском крае и поддерживаются в коллекции БПИ ДВО РАН	Мозаика, посветление жилок	Табак сорта Ксанги нк
YVKдв-о	Выявлены в посадках картофеля в Приморском крае и поддерживаются в коллекции БПИ ДВО РАН	Некротические пятна на листьях	Табак сорта Ксанги нк
YVKntn	Идентифицированный штамм, препарат вируса из ВНИИКХ (Варицев)	Препарат	Табак сорта Ксанги нк
<b>X-вирус картофеля (XVK)</b>			
XVKслаб (вакцинный)	Обнаружен в Камчатской и Магаданской (Романова Рейфман Леднева 1985);	Бессимптомный	Дурман
XVKсредн	Обнаружен в районах Дальнего Востока (Рейфман Романова 1977)	Мозаика	Дурман
XVKсильн	Обнаружен в Приморском крае (Рейфман Романова 1977)	Некротизация, отмирание верхушки	Дурман
<b>A-вируса картофеля (AVK)</b>			
AVKвенг	Передан профессором Гржимсой (Чехия)	Посветление жилок	Табак сорта Ксанги нк
AVKболг	- «» -	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKfolk	- «» -	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKевр	- «» -	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKfolk	- «» -	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKleda	- «» -	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKмоск-1	кафедра вирусологии МГУ (Атабеков)	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKмоск-2	- «» -	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKБ-11	- «» -	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKБ-12	- «» -	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKbos	НИИКХ (Варицев)	- «» -	Табак сорта Ксанги нк
AVKприм	Местный	- «» -	Табак сорта Ксанги нк

Продолжение таблицы

<b>Вирус мозаики горошка однопарного (ВМГО)</b>			
ВМГОп пятнистый	Хасанский р-н Приморского края	Яркие желтые пятна	Бобы конские
ВМГОн некротический	Хасанский р-н Приморского края	Некротизация жилок и листьев	Бобы конские
ВМГОм мозаичный	Хасанский р-н Приморского края	Мозаика и крапчатость	Бобы конские
ВМГОам амурский	Тамбовский р-н Амурской обл.	Мозаика	Бобы конские

Очищенные вирусные препараты получали по соответствующим стандартным методикам: ВТМ – по Куст [12]; ВОМ – по методу Lot и соавт. [21]; ВМС – по Hisachi, Wakimoto [20]; УВК – как предложено Новиковым с соавт. [13]; ХВК – согласно описанию Skrsecskowski и Mlotek [24]; АВК – по Gugerli [19]; ВЖМФ – по Makkouk с соавт. [22]; ВОМФ – методом Shukla и Ward [25]; ВМГО – выделяли в соответствии с процедурой, изложенной Волковым [3].

К очищенным препаратам вирусов были получены кроличьи антисыворотки. Схемы иммунизации для каждого вида вируса отличались. Они представлены в статьях, на которые в соответствующих разделах приводятся ссылки.

Для определения титра антисыворотки и для выявления антигенных взаимоотношений ВТМ, а также ВМГО использовали непрямой метод ИФА [2].

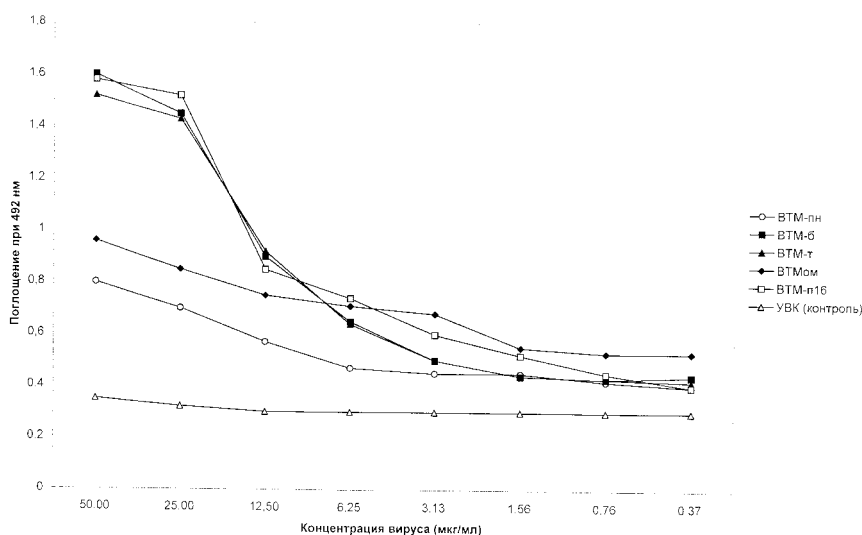
Контролем при постановке непрямого ИФА служили гетерологичные антигены. В качестве субстрата для определения пероксидазной активности использовали 0,05 % раствор орто-фенилендиамина. Оптическую плотность измеряли при длине волны 492 нм.

Для установления антигенного родства изолятов всех остальных вирусов применяли «сэндвич»-метод ИФА [17]. Предварительно подбирали концентрацию IgG, рабочее разведение антисывороток и конъюгата. В качестве контроля при титровании использовали гетерологичные антигены. Иммуноглобулины (IgG) выделяли по методике Н. Аксельсена с соавт. [1]. Конъюгаты IgG с пероксидазой из хрена получали самостоятельно с помощью периодатного метода Nakane, Kawoi [23].

**Результаты и обсуждение.** В статье приводятся только неопубликованные ранее данные. Если приводятся результаты уже опубликованные, то дается соответствующая ссылка. Вирус табачной мозаики широко распространен на Дальнем Востоке и обладает значительной изменчивостью. Ранее было выявлено несколько антигенно-активных штаммов ВТМ (216, 412, штамм из ириса и др.), содержащих максимальное число вирус-специфических эпитопов [16]. Для получения универсального иммунодиагностикума были изучены антигенные свойства следующих изолятов ВТМ, впервые идентифицированных в Приморье на овощных культурах: баклажанного (ВТМб), томатного (ВТМт), мозаичного (ВТМп16) и некротического (ВТМпн) из перца. Контролем служили обычный мозаичный штамм (ВТМом) и Y-вирус картофеля (УВК). Пероксидазные иммунодиагностикумы получали к изолятам ВТМб и ВТМпн. Более активно антигенные свойства проявлял штамм ВТМб (рис. 1а). В системе антисыворотки этого штамма при более высоких концентрациях антисыворотки все исследуемые изоляты разделились на две группы: 1 группа – ВТМп-16, ВТМт, ВТМб с более высоким титром; 2 группа – ВТМом, ВТМпн с меньшим. Штамм ВТМпн оказался менее активным – полученная к нему антисыворотка к нему была более штаммоспецифична (рис. 1б). В его системе все изоляты, кроме гомологичного, показали низкий титр. Следовательно, для выявления овощных штаммов вируса табачной мозаики можно рекомендовать иммунодиагностикум к ВТМб.

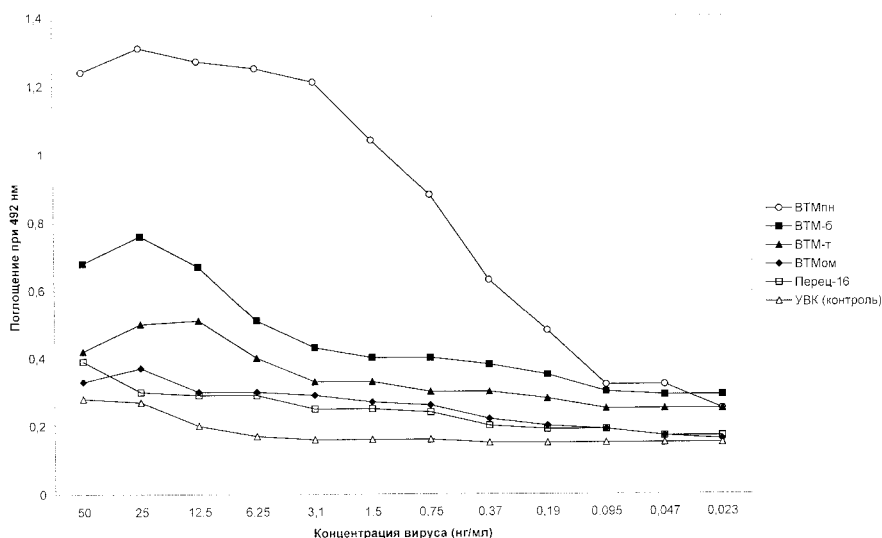
Данные об антигенных свойствах изолятов вируса огуречной мозаики, полученные при изучении 6 штаммов, выявленных в Приморском крае на картофеле сорта Аноста (ВОМан) и кабачке (ВОМкаб), в КНДР – на картофеле (ВОМк/кор), огурце (ВОМо/кор) и сое (ВОМс/кор), в КНР – на картофеле (ВОМк/кит) приведены в опубликованной ранее статье (10). Штаммы ВОМк/кит и ВОМс/кор из корейской сои показали наименьшее антигенное родство с другими изолятами. ВОМс/кор на зара-

женных растений табака вызывал реакцию, характерную для некротических штаммов ВОМ, и может быть отнесен к «бобовому» штамму серотипа DTL ВОМ<sub>о</sub>/кор по физико-химическим характеристикам можно отнести к немногочисленным штаммам серотипа ToRS [10]. Все шесть изолятов ВОМ различались между собой по антигенным свойствам. Антисыворотка к штамму ВОМ<sub>ан</sub> проявила практически одинаковую активность со всеми изучаемыми изолятами, то есть этот штамм имел максимальное число общих антигенных детерминант. На его основе получен иммунодиагностикум, предназначенный для ранней детекции различных штаммов ВОМ в минимальных количествах инфицированного материала (семенах, клубнях, проростках и т.д.).



**Рис. 1 а.** Кривые титрования изолятов вируса табачной мозаики в системе антисыворотки ВТМб (непрямой метод ИФА).

Раститровку вирусов начинали с концентрации 50 мкг/мл. Антисыворотку наносили в разведении 1/1000. Антивидовой конъюгат использовали в разведении 1/800. Значения поглощения представляют собой среднее 5 экспериментов.



**Рис. 1 б.** Кривые титрования изолятов вируса табачной мозаики в системе антител ВТМпн («сэндвич»-метод ИФА).

IgG наносили в концентрации 20 мкг/мл. Начальная концентрация вируса при раститровке составляла 50 нг/мл. Конъюгат к ВТМпн использовали в разведении 1/800. Значения поглощения представляют собой среднее 7 экспериментов.

Сравнительное изучение двух штаммов вируса обыкновенной мозаики фасоли, изолированных из фасоли в Приморском крае и в китайской провинции Хэйлунцзян [18] показало, что для дальневосточного изолята характерна более высокая антигенная активность, чем для китайского. На основе антисыворотки к дальневосточному изоляту ВОМФ был получен пероксидазный иммунодиагностикум, который можно рекомендовать для массовой экспресс-диагностики вируса. Практическая работа по выявлению ВОМФ показала эффективность этого диагностикума.

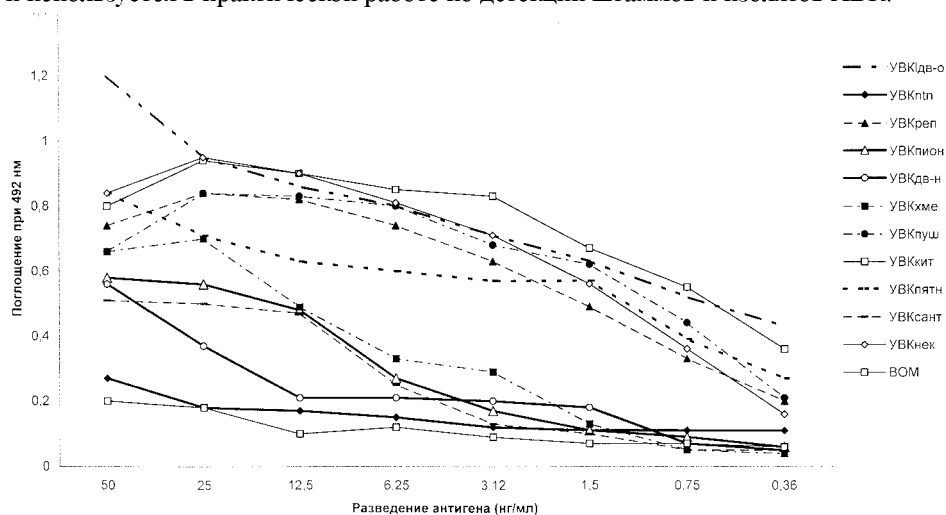
Вирус желтой мозаики фасоли – вредоносный патоген, вызывающий значительное снижение урожая бобовых культур. Мы исследовали антигенную активность штаммов ВЖМФ, выявленных в Приморском крае на растениях фасоли (ВЖМФф) и гладиолуса (ВЖМФг) и на Украине на растениях фасоли (ВЖМФу). При сравнении кривых титрования трех изолятов ВЖМФ, полученных в системе ВЖМФф [23], установлено, что наряду с идентичными эпитопами каждый изолят имел свои штаммоспецифичные антигенные детерминанты. Наиболее близкородственными по антигенным свойствам были дальневосточные изоляты ВЖМФ. Максимальная антигенная и иммуногенная активность капсидного белка отмечена у изолята ВЖМФф. На основе поликлональных антител к ВЖМФф нами разработан высокочувствительный и специфичный пероксидазный иммунодиагностикум, который с успехом использовали для детекции различных изолятов ВЖМФ (8).

Сою на Дальнем Востоке России поражают в основном слабо- и среднепатогенные штаммы ВМС (А, В и С по классификации П. Чена с соавт.) [17]. Мы идентифицировали также высоковирулентные изоляты ВМС, которые встречаются крайне редко и обуславливают высокую степень поражения районированных сортов сои (некротизация и деформация листьев, гибель растений). Биологические, физико-химические и антигенные свойства 10 исследованных изолятов ВМС, выявленных в Амурской области, Приморском и Хабаровском крае, в значительной степени отличались друг от друга [4]. Очищенные препараты изолятов ВМС были протестированы в системе «типичного» штамма, широко распространенного в Приморском крае и поддерживающегося в коллекции в лаборатории вирусологии Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения РАН [4]. Для получения универсальных иммунодиагностикумов мы использовали обладающие наибольшим набором вирусоспецифических эпитопов типичный штамм ВМС из группы С изолят ВМСрожд, выявленный в коллекции сортов сои в с. Рождественка Приморского края.

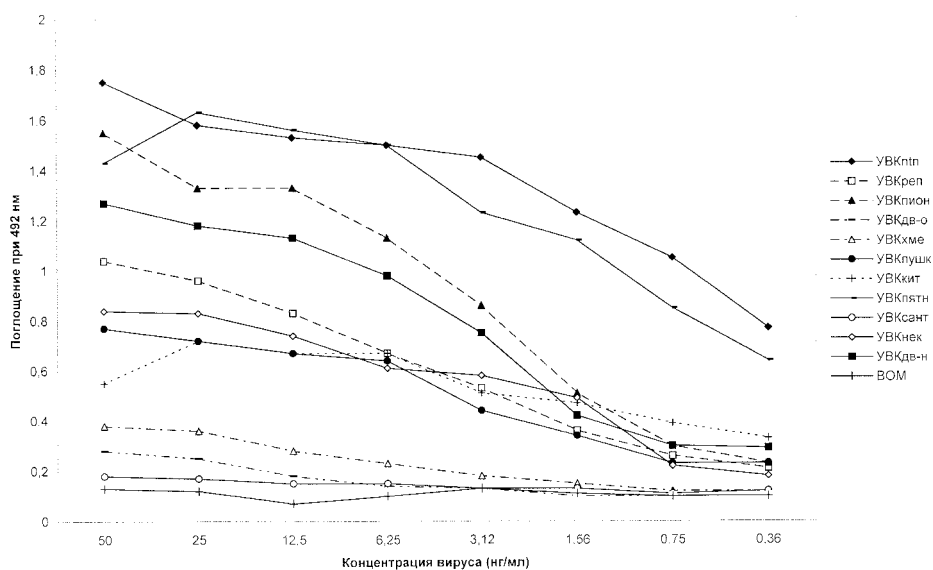
Разработанный ранее высокочувствительный иммунодиагностикум к обычному штамму Y-вируса картофеля (YBKдв-о) [7] не всегда дает возможность диагностировать новые штаммы. Так, антисыворотка против YBKдв-о слабо реагировала с антигеном некротического штамма YBKntn. Мы провели тестирование 11 изолятов YBK (таблица) в двух системах YBKдв-о и YBKntn (рис. 2а, 2б). Опыты показали, что полученные иммунодиагностикумы являются специфичными для групп штаммов, т.е. оба можно использовать для диагностики обычных штаммов группы YBKcom и штаммов, относящихся к группе YBKntn/n.

Штаммовое разнообразие X-вируса картофеля показано на различных сортах картофеля в Приморском и Хабаровском краях, Амурской, Камчатской, Магаданской, Сахалинской и Иркутской областях [14]. В зависимости от симптомов заболевания штаммы ХВК были разделены на три группы – сильнопатогенные (вызывают некротизацию, деформацию и опадание листьев, гибель растений), среднепатогенные (вызывают мозаику различной яркости), слабопатогенные (в естественных полевых условиях практически не вызывают заметных симптомов, выявляются только серологически или на тест-растениях). По данным Романовой [14] из двух штаммов – слабовирулентного и сильновирулентного более антигенно-активным проявил себя слабовирулентный штамм, антисыворотка к которому проявляла более высокий титр в реакциях двойной иммунодиффузии и капельной агглютинации. По новым данным, полученным с использованием методов ИФА, антисы-

воротка к сильнопатогенному штамму отличается более широкой специфичностью (неопубликованные данные). Иммунодиагностикум на основе этой антисыворотки и используется в практической работе по детекции штаммов и изолятов ХВК.



**Рис. 2 а. Эффективность связывания антигенов изолятов Y-вируса картофеля в системе антител YVCoV («сэндвич»-метод ИФА). Конъюгат к штамму YVCoV.**



**Рис. 2 б. Эффективность связывания антигенов изолятов Y-вируса картофеля в системе антител YVKnln («сэндвич»-метод ИФА).**

**Конъюгат к штамму YVKnln. IgG наносили в концентрации 20 мкг/мл. Начальная концентрация вируса при раститровке составляла 50 нг/мл. Конъюгаты использовали в разведении 1/1000. Значения поглощения представляют собой среднее 4 экспериментов для каждой системы.**

В экспериментах со штаммами А-вируса картофеля (АВК) провели сравнение 12 изолятов. Наилучшие результаты удалось получить с изолятом АВКбосс: выделенные антитела позволяли диагностировать все изучаемые изоляты АВК, за исключением штамма АВКм-2, показавшего очень слабое антигенное родство на уровне гетерологичного антигена (BOM) (рис. 3).





*Н.Н. Какарека, Ю.Г. Волков, З.Н. Козловська, Т.І.Плешакова*

*Біолого-грунтовий інститут Далекосхідного відділення РАН  
просп. «100 років Владивостоку» 159, Владивосток, 690022, Росія*

## **ОДЕРЖАННЯ ІМУНОДІАГНОСТИКУМІВ НА ОСНОВІ ШТАМІВ ФІТОВІРУСІВ**

### **Резюме**

Вивчали антигенні властивості ізолятів вірусів табачної мозаїки, огіркової мозаїки, звичайної та жовтої мозаїки квасолі, мозаїки сої, Y-, X- і A- картоплі, мозаїки горошку однопарного, що вражають сільськогосподарчі культури і дикорослі види рослин на Далекому Сході Росії. На основі найбільш антигенно-активних штамів одержано універсальні імунодіагностичуми, які придатні для тестування широкого загалу вірусних ізолятів і дозволяють вести ефективну боротьбу з вірусами, що завдають економічної шкоди сільському господарству.

*Ключові слова:* штамп, фітовірус, антиген, імунодіагностичум, епітоп.

Какарека Н.Н. Лабораторія вірусології. Просп. «100 років Владивостоку» 159, Владивосток, 690022, Росія.

*N.N. Kakareka, Yu.G. Volkov, Z.N. Kozlovskaya, T.I. Pleshakova*

*Institute of Biology and Soil Sciences, Far East Branch of Russian Academy of Sciences,  
Vladivostok*

## **PRODUCTION OF IMMUNODIAGNOSTICUM PREPARATIONS BASED ON PLANT VIRUS STRAINS**

### **Summary**

The antigenic properties of virus isolates of tobacco mosaic, cucumber mosaic, bean common and yellow mosaic, soybean mosaic, Y-, X-, and A-potato viruses, *Vicia unijuga* mosaic, affecting agricultural crops and wild plants in the Far East of Russia were studied. Universal immunodiagnosticums fit for testing the broad range of virus isolates have been obtained on the basis of the most antigen-active strains. They allow to struggle effectively against viruses rendering economic damage to agriculture.

The paper is presented in Russian.

*Key words:* strain, plant virus, antigen, immunodiagnosticum, epitop.

*The authors' address:* Kakareka N.N., Laboratory of Virology, Institute of Biology and Soil Sciences, Far East Branch of Russian Academy of Sciences; 159 Sto let Vladivostoku Av., Vladivostok, 690022, Russia.

1. Аксельсен Н., Крелль И., Вееке Б. Руководство по количественному иммуноэлектрофорезу. – М.: Наука, 1977. – С.200–205.
2. Буракова О.В. Иммуноферментный анализ//Практикум по иммунологии. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2001. – С.69–82.
3. Волков Ю.Г. Идентификация и характеристика возбудителя мозаичного заболевания вики однопарной *Vicia unijuga* A.Br. в Приморском крае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1989. – 24 с.
4. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Толкач В.Ф. Физико-химические свойства и биологические особенности штаммов вируса мозаики сои на Дальнем Востоке//С.-х. биол. – 2004. – 5. – С.106–112.
5. Волков Ю.Г., Какарека Н.Н., Козловская З.Н., Плешакова Т.И. Новый штамм вируса мозаики горошка однопарного, выявленный в Амурской области//Доклады РАСХН. – 2009. – 1. – С.28–31.
6. Дьяконов К.П., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г. Вирусные болезни зернобобовых культур на Дальнем Востоке России //С.-х. биология. – 2006. – 3. – С.29–36
7. Какарека Н.Н. Сравнительная антигенная характеристика капсидных белков потивирусом (дальневосточные изоляты) и их иммунодиагностика: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1995. – 24 с.

8. *Какарека Н.Н., Сибирякова И.И., Плешакова Т.И., Гнутова Р.В.* Сравнительный анализ физико-химических и антигенных свойств капсидных белков трех штаммов вируса желтой мозаики фасоли//С.-х. биол. – 2002. – **1**. – С.116–120.
9. *Какарека Н.Н., Козловская З.Н., Леднева В.А., Волков Ю.Г., Романова С.А., Плешакова Т.П., Снявская А.А.* Новые фитовирусы и штаммы, идентифицированные на Дальнем Востоке России и их иммунодиагностика//Генетические ресурсы растениеводства Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 2004. – С.408–412.
10. *Козловская З.Н., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г.* Сравнительная антигенная характеристика изолятов ВОМ, выявленных в странах ДВ региона//Докл. РАСХН. – 2002. – **4**. – С.22–24.
11. *Кульберг А.Я.* Молекулярная иммунология. – Москва: Высшая школа, 1985. – 287 с.
12. *Куст С.В.* Различные методы выделения очищенного препарата ВТМ//Практикум по общей вирусологии. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002. – С. 52–58.
13. *Новиков В.К., Атабеков И.Г., Азур М.С., Яркеюльг Л.В., Нурмисте Б.Х.* Метод получения препарата У вируса картофеля и приготовления диагностических антисывороток//С.х. биол. – 1982. – **17** (5). – 706–711.
14. *Романова С.А.* Итоги изучения вирусных, виroidных и микоплазменных болезней картофеля на Дальнем Востоке России//Становление и развитие фитовирусологии на Дальнем Востоке России. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – С.175–192.
15. *Романова С.А., Леднева В.А., Плешакова Т.И., Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Козловская З.Н.* Характеристика и таксономическая принадлежность вируса, выявленного на пажитнике в Приморском крае//Докл. РАСХН. – 2005. – **6**. – С.19–23
16. *Савина И.В., Гнутова Р.В.* Сравнительная характеристика антигенного родства дальневосточных штаммов ВТМ // Фитовирусологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: Дальнаука. 1989. – С.172–177.
17. *Chena P., Buss G.K., Toling S.A.* A valuable gene in Suweon 97 soybean for resistance to soybean mosaic virus//Crop Science. – 2002. – **42**. – P.333–337.
18. *Gnutova R.V., Kakareka N.N., Pleshakova T.I., Sibiryakova I.I.* Far Eastern strains bean common mosaic virus and methods of their immunodiagnostic//Arch. Phytopath. Pflanz. – 2000. – **33**. – P.207–217.
19. *Gugerli P.* Potato virus A and potato leaf roll virus: purification, antiserum production and serological detection in potato and test plants by enzyme- linked immunosorbent assay (ELISA)//Phytopathol. Z. – 1979. – **96**, N 2. – P.97–107.
20. *Hisachi J., Wakimoto S.* And improved method for purification of soybean mosaic virus//Ann. Phytopathol. Soc. Japan. – 1985. – **5**, N 39. – P.314–315.
21. *Lot H., Marrow J., Quiot J.B., Esvan C.* Contribution a l'etude de virus de la mozique du concombre (CMV). I Methode de purification rapide du virus//Ann. Phytopathol. – 1972. – **4**. – P.25–38.
22. *Makkouk K.K., Lesemann D.E., Haddad W.A.* Bean yellow mosaic virus from broad bean in Lebanon's incidence, host range, purification, and serological properties//Z. pflanzenkrankh. und plazenschutz. – 1982. – **89**, N 1-2. – P.59–66.
23. *Nakane P.K., Kawoi A.* Peroxidase labelled antibody. A new method of conjugation//J. Histochem. Citochem. – 1974. – **22**. – P.1084–1091.
24. *Skrseczkowski L.J., Mlotek T.* Porownanie dwoch method oszczania wirusa X ziemniaka// Zesz. probl.postepow naukiroln. – 1974. – **156**. – P.39–48.
25. *Shukla D.D., Ward C.W.* Identification and classification of the potyvirus on the basis of coat protein sequence data and serology//Archives of Virol. – 1989. – **106**. – P.273–314.
26. *Volkov I.G., Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Kakareka N.N., Pleshakova N.I.* Strains as the basis for phytopathogenic viruses diversity //Mat. Inter. Symp. «Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North of Ecosystems in North Eurasia». Novosibirsk. – 2000. – **4**. – P.188–191.
27. *Volkov Y.G., Kakareka N.N., Kozlovskaya Z.N., Balabanova L.A., Sapotskij M.V.* Characterization of a Novel Far Eastern Potato Virus Y Isolates//Plant Pathology J. – 2009. – **8**, N 2. – P.62–67

Отримано 11.06.2012