

Богоутдинов Д. З.^{1,2}, Кастальева Т. Б.², Гирсова Н. В.²
**ФИТОПЛАЗМЕННЫЕ БОЛЕЗНИ – СЕРЬЕЗНАЯ ОПАСНОСТЬ ДЛЯ
РАСТЕНИЕВОДСТВА РОССИИ. ОБЗОР**

¹ФГБОУ ВО «Самарская государственная сельскохозяйственная академия»;

²ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии»

Реферат. В работе представлена характеристика фитоплазмозов и их возбудителей – фитоплазм – самых мелких, лишенных клеточной стенки, бактерий, неспособных расти на искусственных питательных средах. Особое внимание уделено фитоплазмам, распространенным в России. К 2017 г. известны 40 видов фитоплазм из 33 групп и 140 подгрупп (по классификации на базе последовательности консервативного гена, кодирующего 16S рРНК). Идентифицировано несколько факторов вирулентности, индуцируемых фитоплазмами, с которыми связано появление характерных симптомов заболевания. В России в течение 2006–2017 гг. проведен мониторинг распространенности фитоплазмозов экономически значимых сельскохозяйственных культур не только по симптомам заболевания, но и по наличию в растениях фитоплазменной ДНК и ее таксономической принадлежности, которые определяли с использованием молекулярно-генетических методов. В 2012–2013 гг. в Среднем Поволжье фитоплазмы обнаружены в растениях озимой пшеницы, ярового ячменя, кормовых и дикорастущих злаков. Наиболее опасна карликовая кустистость озимой пшеницы, распространение которой в Среднем Поволжье в последние десятилетия составило 10–20 %, продуктивность больных растений снижалась на 92 %. В 2006–2013 гг. на картофеле в восьми экономических районах РФ выявлены фитоплазмы, принадлежащие к пяти таксономическим группам: 16SrI, 16SrII, 16SrIII, 16SrVI, 16SrXII. На юге европейской части страны наибольшую опасность для пасленовых представляет фитоплазма группы столбура (16SrXII), способная поражать до 90–100 % растений. В 2009–2013 гг. фитоплазменные болезни, из которых наиболее вредоносна ведьмина метла люцерны, обнаружены у 22 видов бобовых растений. В Поволжье и других южных регионах, она приводила к уменьшению веса зеленой массы и семян люцерны более чем на 50 %. Распространенность фитоплазмозов яблони, груши и винограда в районах их возделывания может достигать 70–80 %, а вредоносность – превышать 40–80 %. Широкое распространение и высокая вредоносность фитоплазмозов требуют расширения исследований их эпифитотологии, проведения молекулярно-генетической диагностики патогенов в организациях, производящих посадочный материал, и включения фитоплазм в систему сертификации посадочного материала.

Ключевые слова: фитоплазма, фитоплазмозы, 16Sr группы/подгруппы фитоплазм, насекомые-переносчики, злаковые, картофель, бобовые, овощные, плодово-ягодные культуры, виноград.

Введение

Первые исследования по вирусным и вирусоподобным заболеваниям, в том числе фитоплазмозам, в России начали проводить в Крыму. Поэтому Крым по праву может называться прародиной отечественной фитовирусологии. Изучая мозаичную болезнь, поразившую плантации табака в Крыму в 1887 г., Д. И. Ивановский в 1892 г. (125 лет назад) пришел к выводу, что она вызвана неизвестным ранее возбудителем, проходящим через бактериальные фильтры и неспособным расти на искусственных

питательных средах. Впоследствии этот возбудитель назван вирусом, а открытие заболеваний, вызываемых вирусами, приняло лавинообразный характер.

В 1934 г. также в Крыму определена инфекционная природа другой болезни, известной как столбур томата [1], возбудитель которой – очень мелкая бактерия, лишенная клеточной стенки, также неспособная расти на питательной среде, и по этой причине долгое время считавшаяся вирусом. Истинная природа такого рода возбудителей была открыта только в 1967 году японскими исследователями [2], а окончательное их наименование – ‘*Candidatus phytoplasma*’ – утвердилось после нескольких переименований («микоплазма-подобный организм», а затем «фитоплазма») [3]. Название болезни – «столбур», от укр. «стовбур» (ствол) – приобрело международный статус и стало использоваться для обозначения фитоплазм, имеющих генетическое родство и относящихся к группе 16SrXII [4, 5].

Болезням, вызываемым вирусами и фитоплазмами, а также вириоидами, многие годы не уделяли должного внимания, поскольку на первом месте стояла борьба с грибными и бактериальными болезнями. Но по мере того, как появлялись эффективные средства борьбы с патогенными грибами и бактериями, выяснилось, что вирусы и вирусоподобные организмы, к каковым традиционно относили фитоплазменные и вириодные болезни, наносят существенный урон продуктивности и качеству растениеводческой продукции [6].

Согласно эволюционным и биоценотическим представлениям, вирусы и вирусоподобные организмы по видовому и количественному составу могут быть самыми распространенными компонентами биосферы. С потеплением климата, изменяется видовой состав доминирующих патогенов, способных вызывать эпифитотийные ситуации. На аридных территориях преобладающими и трудно контролируемыми становятся именно вирусные, вириодные и фитоплазменные инфекции, в то время как грибные и бактериальные сравнительно легко диагностируются и контролируются с помощью доступных и распространенных методов [6].

Наибольшее распространение и вредоносность такого рода инфекций наблюдается в южных регионах. Это обусловлено разнообразием патогенов, их резерваторов и переносчиков, а также большим количеством поколений переносчиков и благоприятными условиями осуществления тактик их жизненного цикла. Глобальное потепление, широкий обмен семенным и посадочным материалом, импорт свежих овощей и фруктов, туризм приводят к расширению ареалов этих заболеваний [6]. А из-за отсутствия специальных знаний об этих патогенах, сложности их диагностики, отсутствия в традиционных технологиях специальных мероприятий по их ограничению, а также биологических ограничителей, при распространении этих болезней в новые районы могут отмечаться более высокие уровни вредоносности. Для них могут быть характерны латентность, наличие смешанных инфекций, нетипичные симптомы и маскировка под симптомы других инфекций и неблагоприятных неинфекционных факторов. В таких случаях для выяснения этиологии заболевания требуется применение комплекса диагностических методов [6, 7].

В настоящей работе из всего комплекса так называемых «вирусоподобных» организмов мы рассмотрим фитоплазмы и фитоплазменные болезни.

Фитоплазмы – фитопатогенные бактерии, которые при переходе к паразитическому образу жизни потеряли 75 % генов своих предковых форм рода *Bacillus* и *Clostridium*. Их размеры, как правило, не превышают 1000 нм, а геномы – самые маленькие среди известных клеточных организмов (530–1350 kb). Фитоплазмы лишены клеточной стенки, что обуславливает их полиморфность и неспособность

выживать вне организма хозяина. Фитоплазмы заселяют только флоэмные ткани растений и слюнные железы переносчиков отряда Hemiptera главным образом семейства Cicadellidae (цикадки), Fulgoridae (носатки), Psyllidae (листоблошки) и реже – Miridae (клопы) [8, 9]. Фитоплазмы относят к некультивируемым или трудно культивируемым бактериям. В соответствии с современной классификацией они принадлежат к типу Tenericutes, классу Mollicutes, порядку Achleplasmatales, семейству Achoplasmataceae, роду ‘*Candidatus Phytoplasma*’ [3].

Фитоплазмы вызывают болезни нескольких сотен видов растений, в том числе многих экономически важных продовольственных, овощных и плодово-ягодных культур; декоративных, древесных и кустарниковых растений. Признаки фитоплазмозов характерны для системных заболеваний растений группы желтух и характеризуются изменением окраски, спектр которой смещается чаще всего в желто-красную область. Характерна деформация органов, измельчение и скручивание листьев. К типичным симптомам относятся виресценция, филлодия (развитие листьев вместо цветков), стерильность цветков, пролиферация пазушных почек, в результате чего образуются так называемые «ведьмины метлы», происходит удлинение или укорочение междоузлий и отставание в росте [6, 7, 10].

Фитоплазмы попадают в растение при кормлении насекомых-переносчиков соком флоэмы и из мест кормления системно распространяются по растению. Основные переносчики фитоплазмы – насекомые семейства Cicadellidae (цикадки), Fulgoridae (носатки), и Psyllidae (листоблошки). Круг растений-хозяев фитоплазм в большой степени зависит от кормовых предпочтений их насекомых-переносчиков [10]. Фитоплазмы могут перезимовывать в насекомых-переносчиках или в многолетних растениях. Есть доказательства трансвариальной (через яйца) передачи фитоплазм у некоторых насекомых [11–14]. Кроме насекомых-переносчиков, распространению фитоплазм способствуют вегетативные способы размножения зараженного посадочного материала, не исключается сохранение их в культуре тканей, а также перезаражение может осуществлять растение-паразит повилика *Cuscuta* sp. [15]. В лабораторных исследованиях с использованием молекулярных методов установлена возможность передачи фитоплазм семенами некоторых растений [16].

Как было сказано, из всех фитопатогенных бактерий фитоплазмы обладают самым маленьким геномом, тем не менее многие гены «домашнего хозяйства» присутствуют у них в нескольких повторностях. Дублирование генов характерно для фитоплазм, например, в геноме фитоплазмы желтухи лука (OY) 18 % генетического материала представлено множественными резервными копиями только пяти генов, имеющих у других Mollicutes в единственном экземпляре. Фитоплазменные геномы содержат относительно большое количество транспозонов и вставок, которые являются уникальными для этих бактерий и имеют сходные последовательности [17].

Патологические изменения в растениях под действием фитоплазм связаны не только с механической закупоркой ситовидных элементов флоэмы. Показано, что фитоплазмы влияют на экспрессию генов растения. В 2009 г. впервые идентифицирован фактор вирулентности фитоплазмы – белок, который индуцировала фитоплазма, вызывающая пожелтение лука, названный “tengu-su inducer” (TENGU)” [18]. Он вызывал образование характерных симптомов – ведьмину метлу и карликовость. Экспрессия этого фактора в растениях арабидопсиса *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., полученная с помощью трансгенеза, вызывала стерильность мужских и женских цветков [19]. На N-конце TENGU имеется сигнальный пептид, после отщепления которого зрелый белок содержит всего 38 аминокислот. TENGU транспортируется в другие клетки в том числе в клетки верхушечной и пазушных меристем.

Предполагалось, что он ингибирует как ауксиновый, так и жасмоновый метаболические пути, воздействуя таким образом на развитие растений. Неожиданно оказалось, что 11 аминокислот на N-конце зрелого белка запускают механизм развития симптомов у растения табака *Nicotiana benthamiana* Domin. TENGU подвергается *in vivo* процессу протеолиза сериновой протеазой растения. Вероятно, фрагмент из 11 аминокислот на N-конце белка непосредственно индуцирует наблюдаемые симптомы [20].

Под воздействием фитоплазм в растениях блокируются факторы транскрипции – домены TSP белков, обычно регулирующие нормальный рост и развитие растений и контролируемые экспрессию генов липоксигеназы, необходимой для биосинтеза гормонов жасмонатов. Жасмонаты выявляются в цветках, перикарпе и в хлоропластах, ингибируют прорастание семян в стадии покоя и стимулируют прорастание спящих, влияют на накопление запасных белков и оказывают влияние на образование клубней, могут ингибировать гены, участвующие в фотосинтезе и вызывать хлорозы. Их содержание связано с созреванием плодов и накоплением каротиноидов, а также с активизацией многих генов защитной системы растений, в том числе устойчивости растений к насекомым и патогенам. В экспериментах на модельных растениях арабидопсиса показано, что уровень жасмонатов снижался в инфицированных фитоплазмой растениях арабидопсиса и в растениях, которые трансгенно экспрессировали SAP11 – эффектор фитоплазмы AY-WB. Подавление производства жасмонатов выгодно фитоплазмам, поскольку жасмонаты участвуют в защитных механизмах растений против растительноядных насекомых, таких как цикадки. Так, цикадки *Macrostelus quadrilineatus* Forbes. откладывали на 30% больше яиц на растения, которые трансгенно экспрессировали SAP11, чем на контрольные растения, и на 60% больше яиц на растения, инфицированные AY-WB [21]. Распространение фитоплазм в природе всецело зависит от насекомых-переносчиков. Благодаря снижению производства жасмонатов, SAP11 делает растения более привлекательными для цикадок и стимулирует их к откладыванию большего количества яиц на инфицированные фитоплазмами растения, гарантируя, что вылупившиеся личинки, питаясь на зараженных растениях, станут переносчиками фитоплазмы [21].

Был открыт еще один фактор вирулентности фитоплазмы – белок SAP54, ответственный за преобразование цветков в листья, что показано на растении арабидопсиса, инфицированного фитоплазмой из группы желтухи астр (*Aster yellows group*) [22]. Оказалось, что SAP54 действует путем деградации белков, регулирующих важные процессы развития в цветковых растениях. Эти белки представляют собой высоко консервативные факторы транскрипции (MADS-box transcription factors – MTFs), уменьшение их активности за счет деградации с помощью SAP54-приводит к отставанию в развитии цветка и стерильности растения. Процесс деградации требует наличия RAD23 – белка, который вовлекает факторы транскрипции в механизм деградации белков. В результате стерильные растения, образующие вместо цветков листья, становятся более привлекательными для насекомых, делая фитоплазмы, по мнению авторов, главными манипуляторами в мире паразитов, принуждающих растение-хозяина улучшать их собственное выживание и воспроизводство [23].

Однако есть мнение, что образование листолюбных структур вместо цветов – это побочное действие SAP54 и фитоплазм, а первичная их роль в привлечении цикадок не связана с этим, а может быть примером неадаптивного фенотипа, индуцированного паразитами [24].

Растения, зараженные фитоплазмами, более интенсивно поражаются патогенами грибной природы, например, яблоня – мучнистой росой и паршой,

картофель и томаты – альтернатиозной пятнистостью листьев, возбудителями корневой гнили и сосудистого увядания, люцерна и зерновые – возбудителями корневых гнилей [6, 25, 26]. Также отмечена комплексная инфекция фитоплазм и фитоплазм с другими флоэмными бактериями [6].

Первые попытки идентификации и классификации фитоплазм основывались на их биологических свойствах, таких как симптомы, индуцируемые на инфицированных растениях, круг растений-хозяев и взаимоотношения с насекомыми-переносчиками [27]. С начала 1990-х годов стали проводить филогенетический анализ, позволивший создать классификацию фитоплазм, основанную на различиях в последовательности консервативного гена 16S рРНК, которые (различия) устанавливали с помощью карт полиморфизма длины рестрикционных фрагментов ДНК, амплифицированной с использованием специфических праймеров [5, 28]. По этой классификации все фитоплазмы на основании сходства их нуклеотидной последовательности объединяют в группы, которых к настоящему времени насчитывают более 30 [27]. Группы фитоплазм принято обозначать аббревиатурой 16Sr и соответствующей римской цифрой, например, 16SrI, 16SrII и т.д. Внутри групп фитоплазм различают подгруппы, при этом к обозначению группы добавляют прописную латинскую букву: 16SrI-A, 16SrI-B и т.д. Кроме того, для подгрупп существует особое обозначение – аббревиатура от названия болезни того вида растения, на котором это заболевание и соответствующая подгруппа фитоплазм впервые были обнаружены, например, болезнь клевера, вызванная фитоплазмой из подгруппы 16SrI-C, называется «филлодия клевера» (Clover phyllody) и обозначается буквами CPh [5, 29].

Фитоплазмы, относящиеся к одной и той же таксономической группе, определяемой на основании гена, кодирующего 16S рРНК, могут вызывать разные симптомы, в то же время разные фитоплазмы могут иметь сходные симптомы на одном и том же растении-хозяине или на различных растениях-хозяевах. Это вызывает необходимость искать более точные молекулярные маркеры, тесно связанные с патогенностью, и избегать отождествления фитоплазм на основании сходства симптоматики и видовой специфичности растения-хозяина [4, 29].

В ходе многолетних обследований (2006–2017 гг.), проведенных в Северном, Северо-Западном, Центральном, Центральном-Черноземном, Поволжском, Уральском, Северо-Кавказском и Западно-Сибирском регионах, выявлены признаки фитоплазменного поражения у растений более 500 видов из 50 семейств. Из образцов растений 130 видов, принадлежащих к 37 семействам, выделена тотальная ДНК, и с использованием специфических праймеров амплифицирована ДНК фитоплазмы. При этом выявлены фитоплазмы, относящиеся к 8 группам и 12 подгруппам [7].

Рассмотрим примеры фитоплазмозов основных групп культурных и дикорастущих растений, у которых они были выявлены в РФ и за рубежом.

Фитоплазмозы злаковых. Долгое время на зерновых злаках симптом карликовости связывали исключительно с вирусными заболеваниями. Примерами могут быть передаваемый тлями вирус желтой карликовости ячменя *Barley yellow dwarf virus*, вирус желтой карликовости злаков *Cereal yellow dwarf virus* и несколько вирусов, вызывающих карликовость зерновых и передающихся цикадками: джеммини-вирус карликовости пшеницы *Wheat dwarf virus*, вирус русской мозаики озимой пшеницы *Winter wheat Russian mosaic rhabdovirus*, вирус закукливания злаков *Siberian oats mosaic virus* [26].

В 2013 г. в образцах озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. из Поволжского экономического района выявлена фитоплазма группы 16SrI подгруппы 16SrI-C, или филлодии клевера (Clover phyllody subgroup – CPh). Фитоплазма той же группы была

обнаружена в образцах ярового ячменя *Hordeum vulgare* L. и дикорастущих злаков – коостра безостого *Bromus inermis* Leyss., мятлика лугового *Poa pratensis* L., плевела многолетнего *Lolium perenne* L. и пырея ползучего *Elytrigia repens* L. Desv. ex Nevski. [26]. Аналогичное заболевание озимой пшеницы выявлено в Китае в 2010 г., возбудителем его была та же группа/подгруппа фитоплазм. Инфицированные растения имели более интенсивную зеленую с голубым оттенком окраску, вследствие чего болезнь назвали «голубая карликовость». Переносчик – полосатая цикадка *Psammotettix striatus* L. В США заболевание пшеницы вызывали фитоплазмы подгруппы 16SrI-B и 16SrI-L, переносимые астровой цикадкой *Macrosteles quadrilineatus* Forbes. [30].

В 2012 г. также в Самарской области фитоплазма подгруппы столбура, 16SrXII-A, выявлена у вейника наземного *Calamagrostis epigeios* L. и коостра безостого [26], а фитоплазма подгруппы 16SrXIV-A (Bermudagrass white leaf subgroup – BGWL) – у мятлика лугового [31].

В Крыму на кукурузе *Zea mays* L. обнаружена фитоплазма группы столбура 16SrXII-A [32]. Симптомы фитоплазменного поражения наблюдались и на других злаковых растениях: просе обыкновенном *Panicum miliaceum* L., сорго зерновом и веничном *Sorghum* sp., суданской траве *Sorghum sudanense* Jakushev., а также на сорных видах – резерваторах инфекции: просе сорном *Panicum miliaceum* subsp. *ruderales* (Kitag.). Tzvel., просе курином *Echinochloa crusgalli* (L.), щетиннике сизом *Setaria pumila* (Poir.) Roem & Schult, щетиннике зеленом *Setaria viridis* P. Beauv L., свиное пальчатом *Cynodon dactylon* (L.) Pers., сорго алеппском (гумме) *Sorghum halepense* (L.) Pers., тростнике обыкновенном *Phragmites communis* Trin. и камыше озерном *Scirpus lacustris* L. [26].

За рубежом из различных культурных и диких злаков выделена ДНК фитоплазм, принадлежащих к самым разным группам: 16SrI, 16SrII, 16SrIII, 16SrIV, 16SrV, 16SrXI, 16SrXII, 16SrXIV, 16SrXXVI, 16SrXXVII. В Литве, как и в России, на культурных и диких злаках превалировала фитоплазма группы желтухи астр 16SrI. Она выявлена в овсе *Avena sativa* L., ячмене, тритикале × *Triticosecale* Wittm. & A. Camus, коостре безостом, овсянице тростниковой, мятлике луговом и райграсе многоукосном, при этом отмечено большое разнообразие подгрупп внутри группы 16SrI – идентифицированы подгруппы 16SrI-A, 16SrI-B, 16SrI-C и 16SrI-L [33-35]. В Сербии, как и в Крыму, на кукурузе обнаружена фитоплазма группы столбура 16SrXII-A и ее переносчики [36, 37], а в Америке на кукурузе и зерновых злаках – фитоплазма группы желтухи астр [38].

Фитоплазмы картофеля. Фитоплазмы картофеля *Solanum tuberosum* L. распространены во всех странах мира, где возделывают эту культуру. В восьми экономических районах РФ (Северный, Центральный, Северо-Западный, Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Поволжский, Уральский и Западно-Сибирский) на картофеле выявлены фитоплазмы, принадлежащие к пяти таксономическим группам и восьми подгруппам. В период с 2006 по 2013 гг. 32,7 % проверенных образцов листьев картофеля, собранных во время цветения в Центральном экономическом районе, были инфицированы фитоплазмой группы желтухи астр – 16SrI (Aster yellows group), 30,3 % – фитоплазмой группы X-болезни – 16SrIII (X-disease group), 17,6 % – фитоплазмой группы пролиферации клевера – 16SrVI (Clover proliferation group) и 19,4 % фитоплазмой группы столбура – 16SrXII (Stolbur group). В 2009 г. несколько образцов из Центрального и Северного экономических районов содержали фитоплазму группы ведьминой метлы арахиса – 16SrII (Peanut witches' – broom group). Разнообразие фитоплазм, встречающихся в регионе, зависело от условий года: в отдельные годы в Центральном регионе можно было наблюдать наличие четырех групп фитоплазм, в другие – не более двух [4].

В Поволжском, Уральском и Северо-Кавказском экономических районах на картофеле чаще всего обнаруживали фитоплазму группы столбура, подгруппы 16SrXII-A и значительно реже – фитоплазму группы X-болезни – 16SrIII. В Западно-Сибирском районе преобладала фитоплазма группы пролиферации клевера 16SrVI, причем, если в Центральном районе эта фитоплазма была представлена только подгруппой 16SrVI-A, то в Западно-Сибирском была также выявлена фитоплазма, принадлежащая к подгруппе 16SrVI-C [4].

Наибольшую распространенность и вредоносность в южных регионах Российской Федерации имеет фитоплазма группы столбура. Ареал столбура связан с ареалом основных переносчиков – вьюнковой циксииды *Hyalestes obsoletus* Sign. и корневой цикадки *Pentastiridius leporinus* L. [39]. В отдельные годы это заболевание вызывало и продолжает вызывать существенное снижение урожая. В 1945 г. потери в Краснодарском крае доходили до 70 % [40]. В последние десятилетия в связи с расширением ареала вьюнковой циксииды, столбур продвинулся севернее на 600 км, достигнув Татарстана. В Самарской области в 2011–2012 гг. пораженность кустов картофеля опытных и частных посадок составила 90–100 % при аналогичном снижении урожая [41].

Симптомы столбура в год заражения выявляются во второй половине вегетации (июль) и характеризуются первоначально краевым пожелтением оснований долей верхних листьев. Затем куст приобретает хлорозную окраску, нижние листья скручиваются, а верхние мельчают с резкой редукцией листовых пластин и приобретают желтую или красноватую окраску. В пазухах листьев могут образовываться воздушные клубни или утолщенные укороченные пазушные побеги с измельченными листьями. При жаркой засушливой погоде кусты, проявляющие признаки болезни, вегетируют не более двух недель, они увядают и усыхают в результате некротизации основания стебля. Чем раньше растения увядают, тем больше вредоносность заболевания. В зависимости от условий урожайность больных кустов снижается на 20–100 %. Вредоносность не ограничивается снижением урожайности: у пораженных кустов образуются клубни с низкой товарностью: мелкие, уродливые, мягкие, образующие цепочки мелких клубней или клубни с нитевидными ростками. Кроме того, пораженные кусты более интенсивно поражаются грибными пятнистостями листьев (альтернариозом), а клубни – возбудителями столонной и сухой гнили, распространенность которых увеличивается при хранении. После хранения также увеличивается количество нитевидно-ростковых и клубне-ростковых клубней, которые после посадки дают поздние всходы, часто карликовые недоразвитые кусты с пониженной продуктивностью. Такие кусты более интенсивно повреждаются колорадским жуком и при засушливых условиях больше не отрастают вновь. Показано, что процент передачи фитоплазм инфицированными клубнями картофеля дочерним растениям зависит от длительности и условий хранения [42].

Фитоплазмы бобовых культур. Фитоплазменные заболевания также широко распространены на культурных и дикорастущих растениях семейства Fabaceae. Во многих странах мира в том числе в России наибольшее распространение и вредоносность фитоплазмозов отмечается на многолетних бобовых травах. С 2009 по 2013 год в четырех экономических регионах России: Северном (Архангельская и Вологодская область), Центральном (Московская область), Поволжском (Самарская область) и Западно-Сибирском (Новосибирская область) проводили обследование фитоплазмозов бобовых растений, главным образом клевера и люцерны. Большинство из зараженных растений клевера имели типичные симптомы, характерные для филлодии клевера (Clover phyllody – CPh), краевого пожелтения

клевера (Clover yellow edge – CYE) и пролиферации клевера (Clover proliferation – CP), а растения люцерны имели признаки ведьминой метлы. Фитоплазменная инфекция обнаружена у 22 видов бобовых растений. Фитоплазмы принадлежали к четырем группам и шести подгруппам: из них 31,1 % – к группе желтухи астр 16SrI (внутри группы большинство относилось к подгруппе 16SrI-C – CPh); 47,6 % фитоплазм были из группы 16SrIII, из них большинство входит в подгруппу 16SrIII-B (CYE) и один штамм – в подгруппу 16SrIII-F; 8,7 % – из подгруппы 16SrVI-A (CP); 9,7 % – из подгруппы 16SrXII-A (STOL); и 2,9 % были инфицированы фитоплазмами подгруппы 16SrIII-B и 16SrI-C одновременно. В Северном и Центральном районах большая часть обнаруженных фитоплазм принадлежала к подгруппам 16SrI-C и 16SrIII-B. В Западно-Сибирском и Поволжском регионах выявленные фитоплазмы принадлежали преимущественно к подгруппам 16SrVI-A и 16SrXII-A соответственно. Подгруппа 16SrIII-F обнаружена на одном растении в Западно-Сибирском регионе, а смешанная инфекция 16SrIII-B и 16SrI-C идентифицирована на трех растениях: одна в Северном регионе и две в Центральном регионе [43].

В 2009, 2010 и 2012 гг. проведен мониторинг заболеваний клевера в Вологодской, Московской и Новосибирской областях. Фитоплазма примерно половины всех инфицированных растений принадлежала к 16SrI группе, вызывавшей болезнь «филлодия клевера» – CPh, 26,5 % образцов были инфицированы фитоплазмой из группы 16SrIII, подгруппы CYE – «краевое пожелтение клевера». В образцах из Западной Сибири преобладала болезнь, вызванная фитоплазмой из подгруппы 16SrVI-A – «пролиферация клевера», которая обнаружена в нуте, люцерне, фасоли, конских бобах и клевере паннонском [43]. Ранее сходная фитоплазма из клевера гибридного была идентифицирована как '*Candidatus Phytoplasma trifolii*' [44]. Сообщалось, что '*Ca. P. trifolii*' и похожие штаммы встречаются в Канаде, США и Индии [45]. Симптомы болезни клевера, вызываемые наиболее часто встречающимися фитоплазмами подгрупп 16SrI-C (CPh) и 16SrIII-B (CYE), в ряде случаев соответствовали названию болезни – «филлодия клевера» и «краевое пожелтение клевера», но не всегда. Так, пожелтение в случае инфицирования фитоплазмой 16SrIII-B действительно наблюдалось у клевера розового, однако чаще происходит покраснение краев листьев, а у клевера лугового края листьев становились коричневато-бордовыми. Инфицирование этой фитоплазмой могло приводить и к появлению филлодии. Фитоплазма из подгруппы 16SrI-C чаще вызывала изменение генеративных органов растения, например, виресценцию, но могла влиять и на окраску листьев [46].

Одиннадцать видов насекомых порядка Hemiptera, подотряда Auchenorrhyncha собраны на бобовых растениях в Московской области Центрального региона. Наиболее распространенные виды *Euscelis incisus* (Kirschbaum) и *Aphrodes bicinctus* Schrk. могут быть потенциальными векторами фитоплазмы в Центральном регионе. А в Самарской области переносчиками фитоплазмы столбура могут быть циксииды: *Hyaletes obsoletus* Sign. и *Pentastiridius leporinus* L. [41, 46].

Бобовые травы являются важными компонентами кормовой базы животноводства, вместе с тем именно фитоплазмы могут быть главным фактором снижения урожайности. Например, ведьмина метла люцерны распространена в Среднем и Нижнем Поволжье, на Северном Кавказе, юге Татарстана, Оренбургской, Пензенской, Ростовской областях, на Алтае. А также за рубежом: в странах Средней Азии, в Европе, Африке, Азии, Австралии, Ближнем востоке и Южной и Северной Америке. В Среднем Поволжье, в зависимости от возраста травостоя, заболевание распространено повсеместно на 5–100 %, с увеличением зараженности на 10–15 % в год. Вредоносность заключается в уменьшении веса зеленой массы и семян более чем на 50 %.

Характерная особенность – образование укороченных, утонченных побегов до сотни на одно растение, листья мелкие, гофрированные, могут иметь признаки хлороза или покраснения на верхушках. Часто наблюдается совместная инфекция с вирусами мозаики люцерны и мозаики огурца. Больные растения восприимчивы к поражению грибами и бактериями, что приводит к изреженности посевов при неблагоприятных условиях перезимовки [25].

Фитоплазмы овощных, зеленых и технических культур. Столбур и другие фитоплазмы широко распространены и на овощных культурах. Так, с начала XXI века в РФ отмечено три эпифитотии в Среднем и Нижнем Поволжье и в Ростовской области на томатах *Solanum lycopersicum* L., перцах *Capsicum* sp. и баклажанах *Solanum melongena* L., а также на корнеплодах моркови *Daucus carota* subsp. *sativus* (Hoffm.) Arcang. и свеклы *Beta vulgaris* L. В 2007 г. в результате эпифитотии, вызванной смешанной инфекцией столбура, вируса мозаики томата и вируса огуречной мозаики, только в одном Харабалинском районе Астраханской области зарегистрирована гибель 388 га томата, а ущерб составил 32,5 млн р. [47].

В 2006–2014 гг. фитоплазма группы 16SrI обнаружена в образцах эстрагона *Artemisia dracuncululus* L. и сахарной свеклы; фитоплазма группы 16SrIII – в перце сладком *Capsicum annuum* L.; фитоплазма подгруппы 16SrVI-A выделена из рапса ярового *Brassica napus* L., перца сладкого, тыквы обыкновенной *Cucurbita pepo* L., томата, моркови, эстрагона; фитоплазма подгруппы 16SrXII-A – из перца сладкого, томата, моркови, сахарной свеклы, хрена обыкновенного *Armoracia rusticana* G. Gaertn., В. Mey. & Scherb и кориандра посевного *Coriandrum sativum* L. [41].

Фитоплазмы плодово-ягодных культур. С конца прошлого века во всем мире в том числе в Европе стало возможным объяснить причины массового вырождения плодовых и ягодных культур с помощью молекулярно-генетических методов идентификации. В процессе многолетнего роста плодово-ягодные культуры постоянно заселяются переносчиками фитоплазм: многочисленными видами насекомых из семейств Cicadellidae, Fulgoridae и Psyllidae, которые, питаясь на этих культурах, заражают растения [8]. Другим способом могут быть все виды вегетативного размножения: известны случаи заражения при срастании корней и при помощи растения-паразита повилики [15].

Пролиферация яблони – одно из наиболее вредоносных фитоплазменных заболеваний, поражающее практически все сорта яблони *Malus domestica* Borkh. Возбудитель – ‘*Ca. P. mali*’, принадлежит к группе 16SrX. Заболевание приводит к уменьшению размера плодов (примерно на 50 %), их веса (на 63–74 %) и ухудшению качества, а также снижает энергию роста деревьев и повышает восприимчивость к мучнистой росе. Типичные симптомы болезни – образование ведьминых метел на концах побегов, раннее покраснение или хлороз листьев, уменьшение листовой пластинки, увеличение прилистников. Плоды более мелкие и уплощенные, с удлиненными плодоножками [29].

Очевидно, с этим возбудителем связана болезнь, известная в Среднем и Нижнем Поволжье с 1960-х годов под названием «розеточная мелколистность яблони», которая поражала до 60 % саженцев в питомниках, приводя к снижению продуктивности на 50–60 %. В первые пять лет после посадки погибало 33 % саженцев. В настоящее время в промышленных садах Самарской области симптомы фитоплазмозов наблюдаются у 49–82 % яблоневого деревьев [48].

В Германии и Италии ежегодные экономические потери от пролиферации яблони оценены в 25 и 100 млн евро соответственно [29, 49].

Другое фитоплазменное заболевание – усыхание груши *Pyrus communis* L., *P. domestica* Medik. – вызывает серьезные экономические потери во многих странах мира.

В некоторых регионах США заболевание вызвало сокращение производства вдвое; в Италии в послевоенные годы (1945–1947) зарегистрирована гибель более 50 тыс. деревьев, а в середине 90-х гг. на северо-востоке Италии было поражено более 90 % деревьев. Большинство заболевших деревьев погибают через несколько лет после проявления патологических признаков. Возбудитель – фитопlasма группы пролиферации яблони, подгруппы усыхания груши 16SrX-C [29]. Эта фитопlasма обнаружена в Самарской области на колоновидной груше [50]. Тот же вид фитопlasмы, вызвавшей в Дагестане частичное усыхание ветвей груши, выявили специалисты службы карантина. Они же обнаружили фитопlasму группы 16SrV в растениях малины с симптомами израстания и пожелтения из Московской области (2012), а в растении земляники из Воронежской области – фитопlasму группы пролиферации клевера [51].

При исследовании распространенности фитопlasмозов на плодовых и ягодных культурах в Центральном и Поволжском экономических районах РФ в 2012–2017 гг. фитопlasмы, принадлежавшие к пяти таксономическим группам согласно классификации, основанной на анализе гена 16S рPHK, выявлены в 12 видах плодовых и ягодных растений. Принадлежность к группе желтухи астр (16SrI) определена для фитопlasмы вишни обыкновенной *Prunus cerasus* L. и сливы домашней *Prunus domestica* L.; к группе X-болезни (16SrIII) – для фитопlasмы черемухи обыкновенной *Prunus padus* L., малины обыкновенной *Rubus idaeus* L., смородины черной *Ribes nigrum* L. и земляники ананасной *Fragaria × ananassa* (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier.; к подгруппе пролиферации клевера (16SrVI-A) принадлежала фитопlasма малины обыкновенной; к группе пролиферации яблони (16SrX) – фитопlasма груши домашней и яблони домашней *Malus domestica* Borkh.; к подгруппе столбура (16SrXII-A) – вишни обыкновенной, груши домашней, черемухи обыкновенной и виргинской *Prunus virginiana* L., яблони домашней, винограда *Vitis vinifera* L. и боярышника крупноплодного *Crataegus aestivalis* (Walter) Torr. & A. Gray. [52, 53]. На широкое распространение признаков фитопlasменного поражения садовых культур в Краснодарском крае указывают специалисты Северо-Кавказского зонального НИИ садоводства и виноградарства [54].

Фитопlasмозы винограда. В странах Евросоюза чрезвычайно вредоносны фитопlasмозы винограда: золотистое пожелтение – “Flavescence dorée” и почернение древесины – “Bois noir”. Первое из них выявлено во многих странах Европы и пока не выявлено в Российской Федерации, хотя его переносчик цикадка *Scaphoideus titanus* Ball. отловлена в Крыму и имеет способность распространения в другие регионы с посадочным материалом в стадии яиц [55]. В течение короткого промежутка времени от одного инфицированного растения может быть заражена вся плантация. Характерные симптомы заболевания: обесцвечивание листовой пластинки и жилок на сортах белого винограда и покраснение на сортах окрашенного, скручивание листовой пластинки внутрь. Из-за уменьшения образования лигнина наблюдается утонченность, недоразвитость и хрупкость побегов, укорочение междоузлий, наличие черных точечных пустул на коре и отмирание почек. Симптомы заболевания могут охватывать всю лозу или отдельные ветви. На больных лозах появляются недоразвитые грозди, которые часто усыхают. Во Франции, выкорчевывание виноградника является обязательным при обнаружении всего 20 % больных растений. Контроль “Flavescence dorée” влияет на общую экономику. Например, в Пьемонте (северо-запад Италии) региональная администрация в период с 1999 по 2003 год в рамках программы борьбы с болезнью выделяло около 1,5 млн евро в год, тогда как в 2005 г. правительство Италии и Европейский союз компенсировали фермерам потери урожая и пересадку, оцениваемую в 34 млн евро [56].

Молекулярные исследования показали наличие фитоплазмы, принадлежащей к подгруппам 16SrV-C и 16SrV-D, которые различаются географически, но переносятся одним и тем же видом цикадок – *Scaphoideus titanus* Ball. Штаммы подгруппы 16SrV-D обнаружены в Северной Италии, Франции и Испании, где наиболее часты вспышки заболевания. В Северо-Центральной Италии и Сербии болезнь вызывают штаммы, принадлежащие к подгруппе 16SrV-C [29].

Почернение древесины “Vois noir” распространено повсеместно в Европе, но оно не вызывает катастрофического снижения жизнеспособности растений винограда. Заболевание связано с фитоплазмой, принадлежащей к рибосомной подгруппе 16SrXII-A, которая вызывает симптомы, неотличимые от золотистого пожелтения. Почернение древесины распространено во всех винодельческих районах мира и передается циклидой *Hyalesthes obsoletus* Sign. с вьюнка полевого *Convolvulus arvensis* L. или крапивы двудомной *Urtica dioica* L. [56]. И фитоплазма, и насекомые-векторы не являются специфическими для хозяина. Было показано, что для быстрого выявления фитоплазмы, вызывающей почернение древесины, в эпидемиологических исследованиях следует использовать полиморфизм TUF гена вместо рибосомальных генов [29].

Вьюнковая циклида широко распространена в южных регионах РФ. В последнее десятилетие она расширила свой ареал на севере до Татарстана. В 2010 г. заболевание “Vois noir” и его потенциальные переносчики обнаружены в Самарской области. Это дает основание предполагать, что болезнь может иметь более широкое распространение и в регионах традиционного виноградарства континентальной территории России [53].

По данным специалистов Национального НИИ винограда и вина «Магарач» заболевание “Vois noir” впервые выявлено в Крыму в 2012 г. В 2013 г. отмечалось увеличение инфицированности фитоплазмой. На отдельных участках Юго-западной зоны виноградарства до 95 % кустов сорта «Шардоне» имели симптомы поражения фитоплазмой. Потери урожая на участке достигали 40 %, тогда как в 2012 г. недобор урожая на этом винограднике составил 11 %. В 2015 г. интенсивность проявления симптомов заболевания увеличилась в 2,2 раза по сравнению с 2014 г. [55, 58]. Специалистами ВНИИКР фитоплазма группы столбура 16SrXII-A выявлена на винограде с симптомами пожелтения, скручивания листьев и почернения коры из Крыма и Дагестана [59].

В Венгрии на сорте «Шардоне» почернение древесины привело к серьезным потерям урожайности, среднее снижение количества гроздей и общий урожай на одну виноградную лозу составили 56,7 и 68,4 % соответственно. Анализ вина, полученного из больных растений винограда, выявил снижение содержания спирта, эпикатехина, железа и повышение органических кислот, титруемой кислотности, содержания катехинов и кальция. Дегустационная оценка этих вин подтвердила неблагоприятные характеристики, более высокую кислотность, горечь и, как правило, розоватое обесцвечивание [60].

В мировой практике встречается большое количество примеров катастрофического влияния фитоплазменных заболеваний на продуктивность и жизнеспособность возделываемых культур. В Европе и Северной Америке отмечена массовая гибель посадок вязов и ясеня, в США и в странах Азии – гибель десятков тысяч пальмовых деревьев, в Ливане – гибель ста пятидесяти тысяч деревьев миндаля, а в Европе – десятков тысяч деревьев груши и яблони, в Омане и Арабских Эмиратах – десятков тысяч деревьев лайма [50, 53].

На однолетних культурах распространенность и вредоносность фитоплазменных болезней может иметь циклический характер и зависит от

активности и обилия переносчиков в сезоне, а также от комплекса агротехнических и защитных мероприятий, способных уменьшить инфицирование растений на ранних стадиях развития, наиболее чувствительных к заражению. При возделывании многолетних культур решающее значение имеет получение здорового посадочного материала и предотвращение повторного заражения. Кроме диагностики вирусов, также необходимо проводить молекулярную диагностику фитоплазм и вириодов на всех этапах питомниководства с включением этих патогенов в программы оздоровления и сертификации посадочного материала [53].

Заключение

В России, как и в других странах мира, широко распространены фитоплазменные заболевания. Наибольшую вредоносность фитоплазмозы имеют в южных регионах страны, в том числе в Крыму. Оценка фитосанитарного риска в каждой природно-климатической зоне должна быть основой в организации приемов контроля заболеваний. Принимая во внимание латентный и хронический характер фитоплазменной инфекции, для определения фитосанитарного риска следует использовать молекулярно-генетические методы диагностики фитоплазм: ПЦР, ПДРФ. В организациях, производящих посадочный материал, необходимо организовывать лаборатории молекулярной диагностики фитоплазм, вирусов и вириодов.

К сожалению, в нашей стране недооценивают опасность фитоплазменных заболеваний для растениеводства. Исследованию фитоплазм и вызываемых ими болезней за последние десятилетия не уделяли необходимого внимания. Из-за недостатка финансирования и крайне ограниченного количества специалистов, занятых мониторингом фитоплазмозов, невозможно получить целостную картину масштаба распространенности и вредоносности этих болезней. В зарубежных странах в районах развитого садоводства с 1990-х годов проводится всесторонний мониторинг распространения фитоплазмозов на сельскохозяйственных культурах в питомниках размножения и садах с установлением разнообразия возбудителей, переносчиков и резерваторов инфекции в конкретных регионах с использованием классических и современных молекулярно-генетических методов идентификации. Полученные данные являются ключом к разработке многофункциональных методов контроля, обеспечивающих рентабельность отрасли плодоводства.

Литература

1. Рыжков В. Л., Корачевский И. К. Вирусные болезни помидора в опытах по искусственному заражению // Вирусные болезни растений в Крыму и на Украине. Симферополь, 1934. С. 7–30.
2. Doi Y., Teranaka M., Yora K., Asuyama H. Mycoplasma or PLT group-like microorganisms found in the phloem elements of plants infected with mulberry dwarf, potato witches' broom, aster yellows or pawlownia witches' broom // Japanese Journal of Phytopathology. 1967. No. 33. P. 259–266. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.jstage.jst.go.jp/article/jjphytopath1918/33/4/33_4_259/_pdf-char/en (дата обращения 26.04.2018).
3. IRPCM and Phytoplasma/Spiroplasma working team – phytoplasma taxonomy group. «*Candidatus Phytoplasma*», a taxon for the wall-less, non-helical prokaryotes that colonize plant phloem and insects // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2004. Vol. 54. P. 1243–1255. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.microbiologyresearch.org/docserver/fulltext/ijsem/54/4/1243.pdf?expires=1524716369&id=id&accname=guest&checksum=022E66C612B82EE844AD063C97450F60> (дата обращения 26.04.2018).
4. Girsova N. V., Bottner-Parker K. D., Bogoutdinov D. Z., Meshkov Y. I., Mozhaeva K. A., Kastalyeva T. B., Lee I. M. Diverse phytoplasmas associated with potato stolbur and other related potato diseases in Russia // European Journal of Plant Pathology. 2016. Issue 145. P. 139–153. DOI: 10.1007/s1065801508243. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://link.springer.com/article/10.1007/s1065801508243> abstract (дата обращения 26.04.2018).
5. Lee I. M., Gundersen-Rindal D. E., Davis R. E., Bartoszyk I. M. Revised classification scheme of phytoplasmas based on RFLP analyses of 16S rRNA and ribosomal protein gene sequences // International journal of systematic bacteriology. 1998. Vol. 48. P. 1153–1169. [Электронный ресурс]. Режим доступа:

<http://www.microbiologyresearch.org/docserver/fulltext/ijsem/48/4/ijjs4841153.pdf?expires=1525841630&id=id&accname=guest&checksum=d1e538ef79bbc2d8f17dee48b3a7f4b0> (дата обращения 25.04.2018).

6. Диагностика вирусных, вириодных и фитоплазменных болезней овощных культур и картофеля. Сост.: Фоминых Т. С., Богоутдинов Д. З. Под ред. Павлюшина В. А. Петербург-Пушкин, 2017. 96 с.

7. Методика определения фитоплазм с использованием молекулярных методов диагностики: ПЦР и ПДРФ. Под ред. Можяевой К. А. М.: Россельхозакадемия, 2013. 24 с.

8. Weintraub P. G., Beanland L. A. Insect vectors of Phytoplasmas // *Annual Review of Entomology*. 2006. Vol. 51. P. 91–111. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.annualreviews.org/doi/suppl/10.1146/annurev.ento.51.110104> (дата обращения 25.04.2018).

9. Неклюдова Е. Т., Дикий С. П. Полевые клопы – переносчики столбура пасленовых // Труды по прикладной ботанике, генетике, селекции. 1973. Т. 50 (2). С. 36–39.

10. Lee I.-M., Davis R. E., Gundersen-Rindal D. E. Phytoplasma: phytopathogenic Mollicutes // *Annual Review of Microbiology*. 2000. Vol. 54. P. 221–255. DOI: 10.1146/annurev.micro.54.1.221. PMID 11018129.

11. Alma A., Bosco D., Danielli A., Bertaccini A., Vibio M., Arzone A. Identification of phytoplasmas in eggs, nymphs and adults of *Scaphoideus titanus* ball reared on healthy plants // *Insect Molecular Biology*. 1997. Vol. 6. P. 115–121. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.cabdirect.org/cabdirectabstract/19971103581> (дата обращения 25.04.2018).

12. Kawakita H., Saiki T., Wei W., Mitsunashi W., Watanabe R., Sato M. Identification of mulberry dwarf phytoplasmas in the genital organs and eggs of leafhopper *Hishimonoides sellatiformis* // *Phytopathology*. 2000. Vol. 90. P. 909–914. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.1094/PHYTO.2000.90.8.909> (дата обращения 24.04.2018).

13. Hanboonsong Y., Choosai C., Panyim S. Transovarial transmission of sugarcane white leaf phytoplasma in the insect vector *matsumuratettix hiroglypticus* (Matsumura) // *Insect Molecular Biology*. 2002. Vol. 11. P. 97–103. DOI: 10.1046/j.0962-1075.2001.00314.x [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://stoppinginvasives.org/dotAsset/c2cb48160ac24500a1b6e05869084363.pdf> (дата обращения 25.04.2018).

14. Tedeschi R., Ferrato V., Rossi J., Alma J. Possible phytoplasma transovarial transmission in the psyllids *Cacopsylla melanoneura* and *Cacopsylla pruni* // *Plant Pathology*. 2006. Vol. 55. P. 18–24. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-3059.2005.01292.x> (дата обращения 25.04.2018).

15. Carraro L., Loi N., Favali M. A. Transmission characteristics of the clover phyllody agent by dodder // *Journal of Phytopathology*. 1991. Vol. 133. P. 15–22. DOI: 10.1111/j.1439-0434.1991.tb00132.x.

16. Calari A., Paltrinieri S., Contaldo N. Molecular evidence of phytoplasmas in winter oilseed rape, tomato and corn seedlings // *Bulletin of Insectology*. 2011. Vol. 64. P. 157–158. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.bulletinofinsectology.org/pdf/articles/vol64-2011-S157-S158calari.pdf> (дата обращения 25.04.2018).

17. Oshima K., Kakizawa S., Nishigawa H., Jung H.-Y., Wei W., Suzuki S., Arashida R., Nakata D., Miyata S., Ugaki M., Namba S. Reductive evolution suggested from the complete genome sequence of a plant pathogenic phytoplasma // *Nature Genetics*. 2004. Vol. 36. P. 27–29. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.nature.com/articles/ng1277> (дата обращения 26.04.2018).

18. Hoshi A., Oshima K., Kakizawa S., Ishii Y., Ozeki J., Hashimoto M., Komatsu K., Kagiwada S. A unique virulence factor for proliferation and dwarfism in plants identified from a phytopathogenic bacterium // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. Vol. 106 (15). P. 6416–421. DOI: 10.1073/pnas.0813038106. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.pnas.org/content/106/15/6416> (дата обращения 26.04.2018).

19. Minato N., Himeno M., Hoshi A., Maejima K., Komatsu K., Takebayashi Y., Kasahara H., Yusa A., Yamaji Y., Oshima K., Kamiya Y., Namba S. The phytoplasmal virulence factor TENGU causes plant sterility by downregulating of the jasmonic acid and auxin pathways // *Scientific Reports*. 2014. Vol. 4. 7399. 7 p. DOI: 10.1038/srep07399. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.nature.com/articles/srep07399> (дата обращения 26.04.2018).

20. Sugawara K., Honma Y., Komatsu K., Himeno M., Oshima K., Namba S. The alteration of plant morphology by small peptides released from the proteolytic processing of the bacterial peptide TENGU // *Plant Physiology*. 2013. Vol. 162 (4). P. 2004–2015. DOI: 10.1104/pp.113.218586. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.plantphysiol.org/content/162/4/2005> (дата обращения 26.04.2018).

21. Sugio A., Kingdom H.N., MacLean A.M., Grieve V.M., Hogenhout S.A. Phytoplasma protein effector SAP11 enhances insect vector reproduction by manipulating plant development and defense hormone biosynthesis // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011. Vol. 108 (48). P. 1254–1263. DOI: 10.1073/pnas.1105664108. URL:<http://www.pnas.org/content/108/48/E1254> (дата обращения 26.04.2018).

22. MacLean A.M., Sugio A., Makarova O.V., Findlay K.C., Grieve V.M., Toth R., Nicolaisen M., Hogenhout S.A. Phytoplasma effector SAP54 induces indeterminate leaf-like flower development in arabidopsis plants // *Plant Physiology*. 2011. Vol. 157. P. 831–841. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.plantphysiol.org/content/157/2/831> (дата обращения 26.04.2018).

23. MacLean A. M., Orlovskis Z., Kowitwanich K., Zdziarska A. M., Angenent G. C., Immink R. G., Hogenhout S. A. Phytoplasma effector SAP54 hijacks plant reproduction by degrading MADSbox proteins and promotes insect colonization in a RAD23 dependent manner // PLOS Biology. 2014. Vol. 12 (4). P. 831–841. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001835. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.plantphysiol.org/content/157/2/831> (дата обращения 26.04.2018).
24. Orlovskis Z., Hogenhout S. A. A bacterial parasite effector mediates insect vector attraction in host plants independently of developmental changes // Frontier Plant Science. 2016. Vol. 7. P. 885. DOI: 10.3389/fpls.2016.00885. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2016.00885/full> (дата обращения 26.04.2018).
25. Богоутдинов Д. З. Ведьмина метла люцерны (фитоплазмоз): этиология болезни, состояние изученности // Вестник защиты растений. 2013. № 3. С. 26–33.
26. Богоутдинов Д. З., Кастальева Т. Б., Гирсова Н. В. Фитоплазменные заболевания злаков в Среднем Поволжье // Защита и карантин растений. 2018. № 1. С. 21–25.
27. Lee I-M., Davis R. E., Chen T. A., Chiykowski L. N., Fletcher J., Hiruki C., Schaff D. A. A Genotype based system for identification and classification of mycoplasma-like organisms (MLOs) in the aster yellows MLO strain cluster // Phytopathology. 1992. Vol. 82. P. 997–986. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1992Articles/Phyto82n09_977.pdf (дата обращения 26.04.2018).
28. Wei W., Lee I. M., Davis R. E., Suo X., Zhao Y. Computer simulated RFLP analysis of 16S rRNA genes: identification of ten new phytoplasma groups // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2007. Vol. 57. P. 1855–1867. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://ijs.microbiologyresearch.org/content/journal/ijsem/10.1099/ijms.0.65000-0> (дата обращения 26.04.2018).
29. Bertaccini A., Duduk, Paltrinieri S., Contaldo N. Phytoplasmas and phytoplasma diseases: A severe threat to agriculture // American Journal of Plant Sciences. 2014. Vol. 5. P. 1763–1788. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2014.512191> (дата обращения 18.04.2018).
30. Wu Y. F., Hao X. Z., Li Z. N., Gu P. W., An F. Q., Xiang J. Y., Wang H.N., Luo Z. P., Liu J. J., Xiang Y. Identification of the phytoplasma associated with wheat blue dwarf disease in China // Plant Disease. 2010. Vol. 94. P. 977–985. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://apsjournals.apsnet.org/doi/10.1094/PDIS-94-8-0977> (дата обращения 26.04.2018).
31. Богоутдинов Д. З., Мартини М., Морущи С., Лоши А., Ослер Р. Фитоплазмоз мятлика лугового // АгроXXI. 2012. № 7-9. С. 17–19. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.agroxxi.ru/journal/20120709/20120709009.pdf> (дата обращения 26.04.2018).
32. Валеева Н. Г. Фитоплазменное заболевание кукурузы в Крыму // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2015. № 6 (56). С. 14–16. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/v/fitoplazmennoezabolevaniekukuruzyvkrymu> (дата обращения 26.04.2018).
33. Urbanavičienė L., Jomantienė R., Valiūnas D. Molecular detection of phyto-plasmas in oats, barley, and Triticosecale and their classification based on 16S rRNA gene polymorphisms // Žemės ūkio mokslai. 2004. Vol. 3. P. 15–19.
34. Urbanavičienė L., Jomantienė R., Valiūnas D. Molecular identification of 16SrIA, 16SrI–B, 16SrI–C, and 16SrI–L subgroups of phytoplasmas in gramineous plants in Lithuania // Bulletin of Insectology. 2007. Vol. 60 (2). P. 127–128.
35. Valiūnas D., Urbanavičienė R., Jomantienė R., Davis R. E. Molecular detection, classification and phylogenetic analysis of subgroup 16SrI–C phytoplasmas detected in diseased Poa and Festuca in Lithuania // Biologija. 2007. Vol. 53 (2). P. 36–39. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://elibrary.lt/resursai/LMA/Biologija/Bio72/13.pdf> (дата обращения 26.04.2018).
36. Jović J., Cvrković T., Mitrović M. Stolbur phytoplasma transmission to maize by reptalus panzeri and the disease cycle of maize redness in Serbia // Phytopathology. 2009. Vol. 99. P. 1053–1061. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.1094/phyto-99-9-1053> (дата обращения 11.11.2011).
37. Mori N., Mitrović J., Smiljković M. Population Dynamic and Role of Hyalesthes obsoletus Signoret (Homoptera, Cixiidae) in Corn Reddening Transmission in Serbia // Bulletin of Insectology. 2013. Vol. 66. P. 245–250. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.bulletin of insectology.org/pdfarticles/vol66-2013245-250mori.pdf> (дата обращения 11.11.2011).
38. Harrison N. A., Richardson P. A., Tsai J. H. PCR assay for detection of the phytoplasma associated with maize bushy stunt disease // Plant Disease. 1996. Vol. 80. P. 263–269. DOI: 10.1094/PD-80-0263. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.apsnet.org/publications/PlantDisease/BackIssues/Documents/1996Articles/PlantDisease80n03_263.pdf (дата обращения 26.04.2018).
39. Сухов К. С., Вовк А. М. Цикадка *Hyalesthes obsoletus* Sign. // Доклады АН СССР. 1946. Т. 53. № 2. С. 153–156.
40. Сухов К. С., Вовк А. М. Столбур у картофеля // Доклады ВАСХНИЛ. 1946. Т. 12. С. 24–29.
41. Кастальева Т. Б., Богоутдинов Д. З., Боттнер-Паркер К. Д., Гирсова Н. В., Ли И. М. О разнообразии фитоплазмозов сельскохозяйственных культур в России: патогены и их переносчики //

Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51. № 3. С. 367–375. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/o-raznoobrazii-fitoplazmozov-selskohozyays-tve-nnyh-kultur-v-rossii-patogeny-i-ih-perenoschiki> (дата обращения 26.04.2018).

42. Гирсова Н. В., Ботнер-Паркер К. Д., Кастальева Т. Б., Можаяева К. А., Богоутдинов Д. З., Ли И. М. К вопросу о сохранении и передаче фитоплазменной инфекции клубнями картофеля // Известия ТСХА. 2017. № 2. С. 60–78. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/k-voprosu-o-sohraneni-i-peredache-fitoplazmennoj-infektsii-klubnyami-kartofelya> (дата обращения 26.04.2018).

43. Girsova N. V., Bottner-Parker K. D., Bogoutdinov D. Z., Meshkov Y. I., Kastalyeva T. B., Mozhaeva K. A., Lee I. M. Diverse phytoplasmas associated with leguminous crops in Russia // European Journal of Plant Pathology. 2017. Vol. 149. P. 599–610. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10658-017-1209-6> (дата обращения 26.04.2018).

44. Hiruki C., Wang K. R. Clover proliferation phytoplasma: ‘*Candidatus* Phytoplasma trifolii’ // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2004. Vol. 54. P. 1349–1353. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.1099/ijs.0.02842-0> (дата обращения 26.04.2018).

45. Firrao G., Gibb K., Streten C. Short taxonomic guide to the genus ‘*Candidatus* Phytoplasma’ // Journal of Plant Pathology. 2005. Vol. 87 (4). P. 249–263. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.sipav.org/main/jpp/index.php/jpp/article/download/926/712> (дата обращения 26.04.2018).

46. Гирсова Н. В., Кастальева Т. Б., Мешков Ю. И., Можаяева К. А., Богоутдинов Д. З. Фитоплазмы бобовых растений // Известия ТСХА. 2015. № 2. С. 58–72. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/fitoplazmozy-bobovyh-rasteniy> (дата обращения 26.04.2018).

47. Система мероприятий по защите овощных культур от вирусных и фитоплазменных болезней в условиях Астраханской области РФ. Под ред. Павлюшина В. А. Астрахань, 2012. 51 с.

48. Богоутдинов Д. З., Белоусова О. А. Сравнительная пораженность сортов яблони заболеваниями // Сборник статей Международной конференции «Вавиловские чтения». Саратовский СГАУ, 2013. С. 149–150.

49. Strauss E. Phytoplasma research begins to bloom // Science. 2009. Vol. 325. P. 388–390.

50. Богоутдинов Д. З., Кастальева Т. Б., Гирсова Н. В. Фитоплазменные болезни плодовых в Среднем Поволжье // Материалы XXII международной научно-практической конференции «Проблемы и перспективы инновационного развития экономики: инновационные направления отраслевого и территориального развития АПК». Алушта, 2017. С. 213–219.

51. Матяшова Г. А. Разработка и совершенствование методов диагностики фитоплазм – возбудителей болезней плодовых и ягодных культур. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: РГАУ имени К. А. Тимирязева, 2017. 17 с.

52. Гирсова Н. В., Богоутдинов Д. З., Можаяева К. А., Кастальева Т. Б. Фитоплазмы деревьев и кустарников в Поволжье // Известия ТСХА. 2014. Вып. 5. С. 36–48. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://library.timacad.ru/files/izvestija_tsha/fulltext/20145/index.html#34/ (дата обращения 26.04.2018).

53. Богоутдинов Д. З., Кастальева Т. Б., Гирсова Н. В. К мониторингу фитоплазмозов плодовых и ягодных культур в Поволжье // Материалы международной конференции «Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль». Москва-Большие Вязёмы: ВНИИФ, 2017. С. 57–64.

54. Бунцевич Л. Л., Захарченко В. В. За безвирусное садоводство и питомниководство на юге России // Защита и карантин растений. 2003. № 7. С. 12–13.

55. Алейникова Н. В., Радионовская Я. Э., Диденко Л. В., Диденко П. А., Андреев В. В. Поиск путей ограничения распространения и снижения вредоносности фитоплазменного заболевания «почернение древесины винограда» (Bois noir) на виноградниках Крыма // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2017. № 44 (02). 26 с. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://journalkubansad.ru/pdf/17/02/07.pdf> (дата обращения 20.04.2018).

56. Chucho J., Thiéry D. Biology and ecology of the Flavescence dorée vector *Scaphoideus titanus*: a review // Agronomy for Sustainable Development, Sciences/INRA. 2014. Vol. 34 (2). P. 381–403. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01234829/document> (дата обращения 28.04.2018).

57. Sforza R., Clair D., Daire X., Larrue J. and Boudon-Padieu E. The role of *Hyalesthes obsoletus* (Hemiptera: Cixiidae) in the occurrence of Bois Noir of grapevines in France // Journal of Phytopathology. 1998. Vol. 146. P. 549–556. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.14390434.1998.tb04753.x> (дата обращения 26.04.2018).

58. Алейникова Н. В., Радионовская Я. Э. Интродуцированный посадочный материал – источник фитоплазменной инфекции на виноградниках Крыма // Защита и карантин растений. 2015. № 9. С. 34–39. URL: http://www.zikr.ru/ZiKR_2015/ZiKR_09_2015.pdf (дата обращения 26.04.2018).

59. Матяшова Г. Н., Заец В. Г. Исследование метода ПЦР в режиме реального времени для обнаружения и идентификации возбудителей фитоплазмозов винограда // Вестник РУДН. Серия «Агрономия и животноводство». 2015. № 4. С. 7–14. [Электронный ресурс]. Режим доступа:

<http://docplayer.ru/71394136Zashchitarastenyiissledovaniemetodaprcvrezhimerealnogovremenidlyaobnaruzh-eniyaiidentifikaciiivozbuditeleyfitoplazmozovvinograda.html> (дата обращения 26.04.2018).

60. Embler I., Bodor P., Zsófi Z., Pálfi Z., Ladányi M., Pásti G., Deák T., Nyitrainé D.S., Bálo B., Szekeres A., Bencsik O., Foissac X., Palkovics L., Hunter J. J., Bisztray G. D. Bois noir affects the yield and wine quality of *Vitis vinifera* L. cv. 'Chardonnay' // *European Journal of Plant Pathology*. 2018. First Online. 13 p. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs1065801814623> (дата обращения 20.04.2018).

References

1. Ryzhkov V. L., Korachevsky I. K. Virus diseases of tomato in experiments on artificial infection // *Virus diseases of plants in Crimea and Ukraine*. Simferopol, 1934. P. 7–30.
2. Doi Y., Teranaka M., Yora K., Asuyama H. Mycoplasma or PLT grouplike microorganisms found in the phloem elements of plants infected with mulberry dwarf, potato witches' broom, aster yellows or pawlownia witches' broom // *Japanese Journal of Phytopathology*. 1967. No. 33. P. 259–266. [Electronic resource]. Access point: https://www.jstage.jst.go.jp/article/jjphytopath1918/33/4/33_4_259/_pdf-char/en (reference's date 26.04.2018).
3. IRPCM and Phytoplasma/Spiroplasma working team – phytoplasma taxonomy group. «*Candidatus Phytoplasma*», a taxon for the wall-less, non-helical prokaryotes that colonize plant phloem and insects // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2004. Vol. 54. P. 1243–1255. [Electronic resource]. Access point: <http://www.microbiologyresearch.org/docserver/fulltext/ijsem/54/4/1243.pdf?expires=1524716369&id=id&accname=guest&checksum=022E66C612B82EE844AD063C97450F60> (reference's date 26.04.2018).
4. Girsova N. V., Bottner-Parker K. D., Bogoutdinov D. Z., Meshkov Y. I., Mozhaeva K. A., Kastalyeva T. B., Lee I. M. Diverse phytoplasmas associated with potato stolbur and other related potato diseases in Russia // *European Journal of Plant Pathology*. 2016. Issue 145. P. 139–153. DOI: 10.1007/s1065801508243. [Electronic resource]. Access point: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs1065801508243> abstract (reference's date 26.04.2018).
5. Lee I. M., Gundersen-Rindal D. E., Davis R. E., Bartoszyk I. M. Revised classification scheme of phytoplasmas based on RFLP analyses of 16S rRNA and ribosomal protein gene sequences // *International journal of systematic bacteriology*. 1998. Vol. 48. P. 1153–1169. [Electronic resource]. Access point: <http://www.microbiologyresearch.org/docserver/fulltext/ijsem/48/4/ij4841153.pdf?expires=1525841630&id=id&accname=guest&checksum=d1e538ef79bbc2d8f17dee48b3a7f4b0> (reference's date 25.04.2018).
6. Diagnosis of viral, viroid and phytoplasma diseases of vegetable cultures and potato // *Fominykh T. S., Bogoutdinov D. Z. ed. by Pavliyshin V. A. Saint Petersburg – Pushkin, 2017. 96 p.*
7. Technique of determination of phytoplasma using molecular diagnostic methods: PCR and RFLP / ed. by Mozhaev K. A. Moscow: Russian Academy of Agricultural Sciences, 2013. 24 p.
8. Weintraub P. G., Beanland L. A. Insect vectors of Phytoplasmas // *Annual Review of Entomology*. 2006. Vol. 51. P. 91–111. [Electronic resource]. Access point: <https://www.annualreviews.org/doi/suppl/10.1146/annurev.ento.51.110104> (reference's date 25.04.2018).
9. Neklyudova E. T., Dikiy S. P. Field-bugs – vectors of Solanaceae stolbur // *Works on applied botany, genetics, breeding*. 1973. Vol. 50 (2). P. 36–39.
10. Lee I.-M., Davis R. E., Gundersen-Rindal D. E. Phytoplasma: phytopathogenic Mollicutes // *Annual Review of Microbiology*. 2000. Vol. 54. P. 221–255. DOI: 10.1146/annurev.micro.54.1.221. PMID 11018129.
11. Alma A., Bosco D., Danielli A., Bertaccini A., Vibio M., Arzone A. Identification of phytoplasmas in eggs, nymphs and adults of *Scaphoideus titanus* ball reared on healthy plants // *Insect Molecular Biology*. 1997. Vol. 6. P. 115–121. [Electronic resource]. Access point: <https://www.cabdirect.org/cabdirectabstract/19971103581> (reference's date 25.04.2018).
12. Kawakita H., Saiki T., Wei W., Mitsuhashi W., Watanabe R., Sato M. Identification of mulberry dwarf phytoplasmas in the genital organs and eggs of leafhopper *Hishimonoides sellatiformis* // *Phytopathology*. 2000. Vol. 90. P. 909–914. [Electronic resource]. Access point: <http://dx.doi.org/10.1094/PHTO.2000.90.8.909> (reference's date 24.04.2018).
13. Hanboonsong Y., Choosai C., Panyim S. Transovarial transmission of sugarcane white leaf phytoplasma in the insect vector *matsumuratettix hiroglyphicus* (Matsumura) // *Insect Molecular Biology*. 2002. Vol. 11. P. 97–103. DOI: 10.1046/j.0962-1075.2001.00314.x [Electronic resource]. Access point: <http://stoppinginvasives.org/dotAsset/c2cb48160ac24500a1b6e05869084363.pdf> (reference's date 25.04.2018).
14. Tedeschi R., Ferrato V., Rossi J., Alma J. Possible phytoplasma transovarial transmission in the psyllids *Cacopsylla melanoneura* and *Cacopsylla pruni* // *Plant Pathology*. 2006. Vol. 55. P. 18–24. [Electronic resource]. Access point: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-3059.2005.01292.x> (reference's date 25.04.2018).
15. Carraro L., Loi N., Favali M. A. Transmission characteristics of the clover phyllody agent by dodder // *Journal of Phytopathology*. 1991. Vol. 133. P. 15–22. DOI: 10.1111/j.1439-0434.1991.tb00132.x.

16. Calari A., Paltrinieri S., Contaldo N. Molecular evidence of phytoplasmas in winter oilseed rape, tomato and corn seedlings // *Bulletin of Insectology*. 2011. Vol. 64. P. 157–158. [Electronic resource]. Access point: <http://www.bulletinofinsectology.org/pdfarticles/vol64-2011-S157-S158calari.pdf>. (reference's date 25.04.2018).
17. Oshima K., Kakizawa S., Nishigawa H., Jung H.-Y., Wei W., Suzuki S., Arashida R., Nakata D., Miyata S., Ugaki M., Namba S. Reductive evolution suggested from the complete genome sequence of a plant pathogenic phytoplasma // *Nature Genetics*. 2004. Vol. 36. P. 27–29. [Electronic resource]. Access point: <https://www.nature.com/articles/ng1277> (reference's date 26.04.2018).
18. Hoshi A., Oshima K., Kakizawa S., Ishii Y., Ozeki J., Hashimoto M., Komatsu K., Kagiwada S. A unique virulence factor for proliferation and dwarfism in plants identified from a phytopathogenic bacterium // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. Vol. 106 (15). P. 6416–421. DOI: 10.1073/pnas.0813038106. [Electronic resource]. Access point: <http://www.pnas.org/content/106/15/6416> (reference's date 26.04.2018).
19. Minato N., Himeno M., Hoshi A., Maejima K., Komatsu K., Takebayashi Y., Kasahara H., Yusa A., Yamaji Y., Oshima K., Kamiya Y., Namba S. The phytoplasmal virulence factor TENGU causes plant sterility by downregulating of the jasmonic acid and auxin pathways // *Scientific Reports*. 2014. Vol. 4. 7399. 7 p. DOI: 10.1038/srep07399. [Electronic resource]. Access point: <https://www.nature.com/articles/srep07399> (reference's date 26.04.2018).
20. Sugawara K., Honma Y., Komatsu K., Himeno M., Oshima K., Namba S. The alteration of plant morphology by small peptides released from the proteolytic processing of the bacterial peptide TENGU // *Plant Physiology*. 2013. Vol. 162 (4). P. 2004–2015. DOI: 10.1104/pp.113.218586. [Electronic resource]. Access point: <http://www.plantphysiol.org/content/162/4/2005> (reference's date 26.04.2018).
21. Sugio A., Kingdom H. N., MacLean A. M., Grieve V. M., Hogenhout S. A. Phytoplasma protein effector SAP11 enhances insect vector reproduction by manipulating plant development and defense hormone biosynthesis // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011. Vol. 108 (48). P. 1254–1263. DOI: 10.1073/pnas.1105664108. URL:<http://www.pnas.org/content/108/48/E1254> (reference's date 26.04.2018).
22. MacLean A. M., Sugio A., Makarova O. V., Findlay K. C., Grieve V. M., Toth R., Nicolaisen M., Hogenhout S. A. Phytoplasma effector SAP54 induces indeterminate leaf-like flower development in arabidopsis plants // *Plant Physiology*. 2011. Vol. 157. P. 831–841. [Electronic resource]. Access point: <http://www.plantphysiol.org/content/157/2/831> (reference's date 26.04.2018).
23. MacLean A. M., Orlovskis Z., Kowitwanich K., Zdziarska A. M., Angenent G. C., Immink R. G., Hogenhout S. A. Phytoplasma effector SAP54 hijacks plant reproduction by degrading MADSbox proteins and promotes insect colonization in a RAD23 dependent manner // *PLOS Biology*. 2014. Vol. 12 (4). P. 831–841. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001835. [Electronic resource]. Access point: <http://www.plantphysiol.org/content/157/2/831> (reference's date 26.04.2018).
24. Orlovskis Z., Hogenhout S. A. A bacterial parasite effector mediates insect vector attraction in host plants independently of developmental changes // *Frontier Plant Science*. 2016. Vol. 7. P. 885. DOI: 10.3389/fpls.2016.00612. [Electronic resource]. Access point: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2016.00885/full> (reference's date 26.04.2018).
25. Bogoutdinov D. Z. Phytoplasma diseases of alfalfa: etiology and state of knowledge // *Plant protection news*. 2013. No. 3. P. 26–33.
26. Bogoutdinov D. Z., Kastalyeva T. B., Girsova N. V. Phytoplasma diseases of cereals in the Middle Volga region // *Protection and quarantine of plants*. 2018. No. 1. P. 21–25.
27. Lee I.-M., Davis R.E., Chen T.-A., Chiykowski L.N., Fletcher J., Hiruki C., Schaff D. A. A genotype based system for identification and classification of mycoplasma-like organism (MLOs) in the aster yellows MLO strain cluster // *Phytopathology*. 1992. Vol. 82. P. 997–986. [Electronic resource]. Access point: http://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1992Articles/Phyto82n09_977.pdf (reference's date 26.04.2018).
28. Wei W., Lee I. M., Davis R. E., Suo X., Zhao Y. Computer simulated RFLP analysis of 16S rRNA genes: identification of ten new phytoplasma groups // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2007. Vol. 57. P. 1855–1867. [Electronic resource]. Access point: <http://ijs.microbiologyresearch.org/content/journal/ijsem/10.1099/ijms.0.65000-0> (reference's date 26.04.2018).
29. Bertaccini A., Duduk, Paltrinieri S., Contaldo N. Phytoplasmas and phytoplasma diseases: A severe threat to agriculture // *American Journal of Plant Sciences*. 2014. Vol. 5. P. 1763–1788. [Electronic resource]. Access point: <http://www.scirp.org/journal/ajpshttp://dx.doi.org/10.4236/ajps.2014.512191> (reference's date 18.04.2018).
30. Wu Y. F., Hao X. Z., Li Z. N., Gu P. W., An F. Q., Xiang J. Y., Wang H. N., Luo Z. P., Liu J. J., Xiang Y. Identification of the phytoplasma associated with wheat blue dwarf disease in China // *Plant Disease*. 2010. Vol. 94. P. 977–985. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://apsjournals.apsnet.org/doi/10.1094/PDIS-94-8-0977> (дата обращения 26.04.2018).

31. Bogoutdinov D. Z., Martini M., Moruzzi S., Loshe A., Osler R. Phytoplasma disease of *Poa pratensis* // AgroXXI. 2012. No. 7–9. P. 17–19.
32. Phytoplasmatic disease in maize under the conditions of Crimea // Izvestia Orenburg State Agrarian University. 2015. No. 6 (56). P. 14–16. [Electronic resource]. Access point: <https://cyberleninka.ru/article/v/fitoplazmennoezabolevaniyekukuruzvkrymu> (reference's date 26.04.2018).
33. Urbanavičienė L., Jomantienė R., Valiūnas D. Molecular detection of phyto-plasmas in oats, barley, and Triticosecale and their classification based on 16S rRNA gene polymorphisms // Žemės ūkio mokslai. 2004. Vol. 3. P. 15–19.
34. Urbanavičienė L., Jomantienė R., Valiūnas D. Molecular identification of 16SrIA, 16SrI–B, 16SrI–C, and 16SrI–L subgroups of phytoplasmas in gramineous plants in Lithuania // Bulletin of Insectology. 2007. Vol. 60 (2). P. 127–128.
35. Valiūnas D., Urbanavičienė R., Jomantienė R., Davis R. E. Molecular detection, classification and phylogenetic analysis of subgroup 16SrI–C phytoplasmas detected in diseased Poa and Festuca in Lithuania // Biologija. 2007. Vol. 53 (2). P. 36–39. [Electronic resource]. Access point: <http://elibrary.lt/resursai/LMA/Biologija/Bio72/13.pdf> (reference's date 26.04.2018).
36. Jović J., Cvrković T., Mitrović M. Stolbur phytoplasma transmission to maize by *reptalus panzeri* and the disease cycle of maize redness in Serbia // Phytopathology. 2009. Vol. 99. P. 1053–1061. [Electronic resource]. Access point: <http://dx.doi.org/10.1094/phyto-99-9-1053> (reference's date 11.11.2011).
37. Mori N., Mitrović J., Smiljković M. Population Dynamic and Role of *Hyalesthes obsoletus* Signoret (Homoptera, Cixiidae) in Corn Reddening Transmission in Serbia // Bulletin of Insectology. 2013. Vol. 66. P. 245–250. [Electronic resource]. Access point: <http://www.bulletinofinsectology.org/pdfarticles/vol66-2013245-250mori.pdf> (reference's date 11.11.2011).
38. Harrison N. A., Richardson P. A., Tsai J. H. PCR assay for detection of the phytoplasma associated with maize bushy stunt disease // Plant Disease. 1996. Vol. 80. P. 263–269. DOI: 10.1094/PD-80-0263. [Electronic resource]. Access point: http://www.apsnet.org/publications/PlantDisease/BackIssues/Documents/1996Articles/PlantDisease80n03_263.pdf (reference's date 26.04.2018).
39. Sukhov K. S., Vovk A. M. Planthopper *Hyalesthes obsoletus* Sign.as a vector of Solanaceae stolbur // Dokladi. USSR ACADEMY OF SCIENCES. 1946. Vol. 53. No. 2. P. 153–156.
40. Sukhov K. S., Vovk A. M. Stolbur of potato // Doklady VASKHNIL. 1946. Vol. 1–2. P. 24–29.
41. Kastalyeva T. B., Bogoutdinov D. Z., Bottner-Parker K. D., Girsova N. V., Lee I.-M. Diverse phytoplasmas associated with diseases in various crops in Russia – pathogens and vectors // Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology], 2016. Issue 51. No. 3. P. 367–375. [Electronic resource]. Access point: <https://cyberleninka.ru/article/n/o-raznoobrazii-fitoplazmozov-selskohozyays-tve-nnyh-kultur-v-rossii-patogeny-i-ih-perenoschiki> (reference's date 26.04.2018).
42. Girsova N. V., Bottner-Parker K. D., Kastalyeva T. B., Mozhaeva K. A., Bogoutdinov D. Z., Lee I.-M. Saving and transfer of phytoplasma infection via potato // Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2015. No. 2. P. 58–72. [Electronic resource]. Access point: <https://cyberleninka.ru/article/n/k-voprosu-oshranenii-i-peredache-fitoplazmennoy-infektsii-klubnyami-kartofelya> (reference's date 26.04.2018).
43. Girsova N. V., Bottner-Parker K. D., Bogoutdinov D. Z., Meshkov Y. I., Kastalyeva T. B., Mozhaeva K. A., Lee I. M. Diverse phytoplasmas associated with leguminous crops in Russia // European Journal of Plant Pathology. 2017. Vol. 149. P. 599–610. [Electronic resource]. Access point: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs10658-017-1209-6> (reference's date 26.04.2018).
44. Hiruki C., Wang K. R. Clover proliferation phytoplasma: '*Candidatus* Phytoplasma trifolii' // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2004. Vol. 54. P. 1349–1353. [Electronic resource]. Access point: <http://dx.doi.org/10.1099/ijs.0.02842-0> (reference's date 26.04.2018).
45. Firrao G., Gibb K., Streten C. Short taxonomic guide to the genus '*Candidatus* Phytoplasma' // Journal of Plant Pathology. 2005. Vol. 87 (4). P. 249–263. [Electronic resource]. Access point: <http://www.sipav.org/main/jpp/index.php/jpp/article/download/926/712> (reference's date 26.04.2018).
46. Girsova N. V., Kastalyeva T. B., Meshkov Y. I., Mozhaeva K. A., Bogoutdinov D. Z. Phytoplasma diseases of leguminous plants // Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2015. No. 2. P. 58–72. [Electronic resource]. Access point: <https://cyberleninka.ru/article/n/fitoplazmozy-bobovyh-rasteniy> (reference's date 26.04.2018).
47. System of measures for protecting vegetable crops against virus and phytoplasma diseases in the conditions of Astrakhan region of the Russian Federation. Ed. by Pavlyushin V. A. Academician of the RASKHN. Astrakhan, 2012. 51 p.
48. Bogoutdinov D. Z., Belousova O. A. Comparative infestation of apple cultivars by diseases // Proceedings of the International Conferences “Vavilov Readings” Saratov, Saratov State Agricultural University, 2013. P. 149–150.
49. Strauss E. Phytoplasma research begins to bloom // Science. 2009. Vol. 325. P. 388–390.

50. Bogoutdinov D. Z., Kastalyeva T. B., Girsova N. V. Phytoplasma diseases of fruit crops in the Middle Volga region // Proceedings of the XXII International Scientific and Practical Conference “Problems and prospects of innovative development of the economy: Innovative directions of sectoral and territorial development of agriculture”. Alushta, 2017. P. 213–219.
51. Matyashova G. A. Development and improvement of diagnostics methods of phytoplasma, the causative agents of diseases of fruit and berry crops. Abstract of the thesis ... cand. of sciences (Biol). Moscow: RGAU named after K. A. Timiryazev, 2017. 17 p.
52. Girsova N. V., Bogoutdinov D. Z., Mozhaeva K. A., Kastalyeva T. B. Phytoplasma diseases of wood and shrub plants in the Volga region // Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2014. No. 5. P. 36–48. [Electronic resource]. Access point: <http://library.timacad.ru/files/izvestijatsha/fulltext/20145/index.html#/34/> (reference's date 26.04.2018).
53. Bogoutdinov D. Z., Kastalyeva T. B., Girsova N. V. Monitoring of phytoplasma diseases of fruit and berry crops in the Volga region // Proceedings of the international conference on “Epidemics of plant diseases: monitoring, prediction, control. Moscow-Bolshye Vyazemy: VNIIF, 2017. P. 57–64.
54. Buntsevich L. L., Zakharchenko V. V. Horticulture and nursery culture in the South of Russia should be virus-free // Protection and quarantine of plants. 2003. No. 7. P. 12–13.
55. Aleinikova N. V., Radionovskaya J. E., Didenko L. V., Didenko P. A., Andreev V. V. Finding of ways to limit the spread and reduce the harmfulness of phytoplasma disease, “the blackening of the wood of the vine” (Bois noir) in the vineyards of the Crimea // Fruit growing and viticulture of South Russia. 2017. No. 44 (02). 26 p. [Electronic resource]. Access point: <http://journal.kubansad.ru/pdf/17/02/07.pdf> (reference's date 20.04.2018).
56. Chucho J., Thiéry D. Biology and ecology of the Flavescence dorée vector *Scaphoideus titanus*: a review // Agronomy for Sustainable Development, Sciences/INRA. 2014. Vol. 34 (2). P. 381–403. [Electronic resource]. Access point: <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01234829/document> (reference's date 28.04.2018).
57. Sforza R., Clair D., Daire X., Larrue J. and Boudon-Padiou E. The role of *Hyalesthes obsoletus* (Hemiptera: Cixiidae) in the occurrence of Bois Noir of grapevines in France // Journal of Phytopathology. 1998. Vol. 146. P. 549–556. [Electronic resource]. Access point: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.14390434.1998.tb04753.x> (reference's date 26.04.2018).
58. Aleinikova N. V. Radionovskaya J. E. The introduced planting material is the source of phytoplasma infection in vineyards of the Crimea // Protection and quarantine of plants. 2015. No. 9. P. 34–39. [Electronic resource]. Access point: http://www.zikr.ru/ZiKR_2015/ZiKR_09_2015.pdf (reference's date 26.04.2018).
59. Matyashova G. N., Zaets V. G. Research of the real time PCR method for detection and identification phytoplasmas on grapevine // RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries. 2015. No. 4. P. 7–14. [Electronic resource]. Access point: <http://docplayer.ru/71394136Zashchitarasteniyyissledovaniemetodapcrvrezhimerealnogovremenidlyabnarnuzheniyaiidentifikaciivozbuditeleyfitoplazmozovinograda.html> (reference's date 26.04.2018).
60. Embler I., Bodor P., Zsófi Z., Pálfi Z., Ladányi M., Pásti G., Deák T., Nyitrai D. S., Bálo B., Szekeres A., Bencsik O., Foissac X., Palkovics L., Hunter J. J., Bisztray G. D. Bois noir affects the yield and wine quality of *Vitis vinifera* L. cv. ‘Chardonnay’ // European Journal of Plant Pathology. 2018. First Online. 13 p. [Electronic resource]. Access point: <https://link.springer.com/article/10.1007/s2Fs1065801814623> (reference's date 20.04.2018).

UDC 633:632.8

Bogoutdinov D. Z., Kastalyeva T. B., Girsova N. V.

PHYTOPLASMA DISEASES ARE A SERIOUS THREAT TO RUSSIAN CROP PRODUCTION. REVIEW

Summary. *Phytoplasmas are widely spread and cause great damage. They cause diseases of several hundred plant species, including economically important food and ornamental, herbaceous, woody and shrubby plants. The review pays special attention to phytoplasma diseases, common in Russia for cereals, legumes, vegetables, green, technical, fruit and berry crops, potatoes and grapes. The review presents characteristics of phytoplasma diseases and pathogens – phytoplasmas – the smallest bacteria, lacking of the cell wall and unable to grow on artificial nutrient media. The diseases caused by them – a stolbur and a witches'-broom – were known in Russia since the end of the 1920s – the beginning of the 1930s, that is, 40 years before the discovery of the causative agent. The life cycle of phytoplasmas is associated with two hosts: they multiply in the phloem cells of plants and in the body of the insect-vectors of the Hemiptera order. By 2017, 40 species of phytoplasmas belonging to 33 groups and 140 subgroups were known (according to the classification based on the sequence of the conservative gene encoding 16S rRNA).*

Phytoplasmas lead to a mechanical blockage of sieve tubes, and in addition, they affect the expression of plant genes. Several virulence factors induced by phytoplasmas and associated with appearance of characteristic symptoms of the disease were identified. In 2006–2017, in Russia, the prevalence of phytoplasma diseases of economically significant crops was monitored not only by symptoms of the disease, but also by determining the presence of phytoplasma DNA in the plant and its taxonomic affiliation, using molecular genetic methods. In 2012 and 2013, in the Middle Volga region, phytoplasmas were found in plants of winter wheat, spring barley, as well as in forage and wild grasses. The most dangerous disease was dwarf bushiness of winter wheat, the spread of which in the Middle Volga region in recent decades has reached 10–20 %, and the productivity of infected plants decreased by 92 %. In 2006–2013, in eight economic regions of the Russian Federation the phytoplasmas belonging to five taxonomic groups were determined on potatoes: 16SrI, 16SrII, 16SrIII, 16SrVI, 16SrXII. On the South of the European part of the country, the greatest danger to potato crop, as well as pepper, tomato and other Solanaceae, was from phytoplasma group of stolbur (16SrXII), capable of affecting up to 90-100% of the plants. In 2009-2013 phytoplasma diseases, of which the most important was witches' – broom of alfalfa, was detected in 22 species of legumes. In the Volga region and other southern regions, it led to a reduction in the weight of green mass and seeds by more than 50 %. The prevalence of phytoplasma diseases of apples, pears and grapes in their areas of cultivation can reach 70–80 %, and the harmfulness to exceed 40–80 %. Wide distribution and high severity of phytoplasma diseases require the expansion of studies of their epidemic, molecular genetic diagnosis of pathogens in organizations that produce planting material, and the inclusion of phytoplasmas in the certification of planting material

Keywords: *phytoplasma, phytoplasma diseases, 16Sr groups, subgroups of phytoplasmas, insect-vectors, cereals, potatoes, legumes, vegetables, fruit and berry crops, grapes.*

Богоутдинов Дамир Забихуллович, кандидат биологических наук, доцент, ФГБОУ ВО «Самарская государственная сельскохозяйственная академия»; 446442, Россия, Самарская область, Кинельский район, п.г.т. Усть-Кинельский, ул. Учебная, 2; e-mail: ssaа@samara.ru.

Кастальева Татьяна Борисовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии»; 143050, Россия, Московская обл., Одинцовский район, раб. пос. Большие Вязёмы, ул. Институт, 5-а; e-mail: kastalyeva@yandex.ru.

Гирсова Наталья Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, 143050, Россия, Московская обл., Одинцовский район, раб. пос. Большие Вязёмы, ул. Институт, 5-а; e-mail: ngirsova@yandex.ru.

Bogoutdinov Damir Zabikhullovich, Cand. Sc. (Biol.), associate professor, Samara State Agricultural Academy; 2 Uchebnaya Str., urban village Ust-Kinelskiy, Kinelskiy district, Samara Region, 446442, Russia; e-mail: ssaа@samara.ru.

Kastalyeva Tatyana Borisovna, Cand. Sc. (Biol.), leading researcher, All-Russian Research Institute of Phytopathology; 5-a Institut str., town Bolshie Vyaziomy, Odintsovskiy district, Moscow Region, 143050, Russia; e-mail: kastalyeva@yandex.ru.

Girsova Natalya Viktorovna, Cand. Sc. (Biol.), senior researcher, All-Russian Research Institute of Phytopathology; 5-a Institut str., town Bolshie Vyaziomy, Odintsovskiy district, Moscow Region, 143050, Russia; e-mail: e-mail: ngirsova@yandex.ru.

Дата поступления в редакцию – 12.03.2018.

Дата принятия к печати – 30.04.2018.