

DOI 10.33952/2542-0720-2020-3-23-26-42

УДК 632.3

Богоутдинов Д. З., Гирсова Н. В., Кастальева Т. Б.  
**АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ, ПОРАЖАЕМЫХ  
ФИТОПЛАЗМОЙ ГРУППЫ СТОЛБУРА В РОССИИ**

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии»

**Реферат.** Фитоплазменное заболевание «столбур» относится к числу наиболее вредоносных трансмиссивных заболеваний, поражающих многие виды сельскохозяйственных культур. Оно известно в России с начала 1930-х годов и наносит значительный экономический урон урожаю овощных культур (особенно семейства пасленовых (*Solanaceae* Juss)), плодовых и винограда. Цель исследований – уточнение ареала фитоплазменной инфекции группы столбура в России, определение видового состава поражаемых культурных растений и растений дикой флоры, в том числе сорных, способных быть резерваторами инфекции. В задачи исследования входило определение видового состава насекомых – возможных переносчиков фитоплазмы в Московской и Самарской областях РФ. Материалом для исследований служили свежие или высушенные (гербарные) образцы растений с признаками фитоплазменного инфицирования, собранные авторами, а также виды подотряда полужесткокрылых цикадовых (*Auchenorrhyncha* Dimeril.). Растения отбирали в 18 административных образованиях восьми экономических районов РФ. Фитоплазма, родственная виду '*Ca. P. solani*', выявлена в 51 виде растений, принадлежащих к 21 семейству высших растений. Лабораторные анализы проводили в 2006–2020 гг. в отделе молекулярной биологии ФГБНУ «ВНИИФ». Объем ДНК фитоплазмы нарабатывали с использованием вложенной ПЦР (*nested PCR*) с парой праймеров P1/I6S-SR для первой амплификации и R16F2n/R16R2 – для второй. Для определения принадлежности к таксономической группе/подгруппе использовали анализ полиморфизма длины рестрикционных фрагментов. Наибольшее количество видов, инфицированных этой фитоплазмой, обнаружено у растений семейства пасленовых (9), розовых (7), бобовых (6) и астровых (5). В числе инфицированных было 24 вида культурных и декоративных растений (47%), 13 видов дикорастущих травянистых, включая сорные (24,5%), и 14 древесных и кустарниковых видов (27,5%). Молекулярно-генетические анализы подтвердили векторную роль вьюнковой (*Hyalesthes obsoletus* Sign.) и корневой цикадок (*Pentastiridius leporinus* L.) из семейства Cixiidae (Hemiptera: Fulgoromorpha). Показано, что вьюнковая цикадка из популяции Самарской области генетически связана с популяцией из Западной Европы и может иметь трофические связи с вьюнком полевым и крапивой двудомной. Для предупреждения заражения фитоплазмой столбура следует использовать оздоровленный посадочный материал вегетативно размножаемых культур, применять меры контроля, основанные на интегрировании карантинных, агротехнических, химических и биологических методов защиты растений, контролировать плотность популяций переносчиков и сдерживать распространение растений-резерваторов в агроценозах.

**Ключевые слова:** '*Candidatus Phytoplasma solani*', столбур, растения-хозяева, насекомые-переносчики.

### Введение

За последние десятилетия в ряде регионов мира, в том числе и в России трансмиссивные болезни сельскохозяйственных культур становятся доминирующими, что вызвано, по всей вероятности, изменением климата.

Ожидается, что число заболеваний, связанных с фитоплазмой, возрастет из-за глобального потепления (изменения климата), что благоприятно для чувствительных к холоду переносчиков фитоплазмы. Также этому будет способствовать введение новых и более строгих правил использования многих пестицидов для борьбы с насекомыми, питающимися флоэмой, и развитие органического сельского хозяйства. Фитоплазмы – это внутриклеточные паразиты – бактерии, лишённые клеточной стенки, и обладающие минимальным среди клеточных организмов геномом. Они биологически связаны как с растениями-хозяевами, так и с насекомыми-переносчиками и могут вызывать заболевания с катастрофическим снижением урожая [1].

Термин столбур (от украинского «стовбур» – ствол) впервые появился в отечественной научной литературе в 30-е годы XX века для обозначения группы вирусоподобных заболеваний типа желтух, характерных для паслёновых культур в Крыму, и в первоначальном словоупотреблении означал одревеснение, характерное для патологии плодов томатов [2, 3]. Плоды (ягоды) больных растений становятся ребристыми, приобретают плотную консистенцию с развитой системой одревесневающих сосудов, простирающихся от чашелистика внутрь мякоти. У перца, баклажана и картофеля одревеснение охватывает стебель, что в итоге приводит к увяданию и усыханию растения.

В дальнейшем, в соответствии с классификацией, разработанной для фитоплазм и основанной на последовательности консервативного гена, кодирующего 16S рибосомную РНК, термин Stolbur (STOL) закрепился за фитоплазмами, принадлежащими к группе 16SrXII / подгруппе 16SrXII-A, получившими видовой название '*Candidatus Phytoplasma solani*' [4].

Чтобы классифицировать штамм фитоплазмы как вид '*Ca. P. solani*' необходимо, чтобы последовательность его гена 16S рРНК размером 1200 пар нуклеотидов (пн) имела более 99 % сходства с эталонным штаммом STOL. Кроме того, есть еще два условия, касающихся строгой идентичности трех конкретных областей этой последовательности (нуклеотиды 189...221, 452...480 и 602...627) эталонному штамму, при отсутствии которых штамм может рассматриваться как '*Ca. P. solani*' лишь с оговоркой «родственный» виду (related '*Ca. P. solani*') [5, 6]. '*Ca. P. solani*' вызывает целый ряд болезней растений в различных агроэкосистемах во многих странах по всему миру [5]. Природный ареал обитания этой фитоплазмы совпадает с распространением специфических полифаговых переносчиков семейства циклииды (Cixiidae), основным из которых является вьюнковая цикадка – *Hyalesthes obsoletus* (Sign.) [7, 8]. Другие переносчики этого семейства – *Pentastiridius leporinus* (L.), *Reptalus panzeri* (Löw) и *Reptalus quinquecostatus* (Dufour) – имеют местное значение [8]. Кроме того, в отдельных странах показана векторная роль некоторых видов из семейства цикадовых (Cicadellidae), например: *Anaceratagallia ribauti* Ossiannilsson [9, 10], *Macrostelus quadripunctulatus* Forbes [11], *Neoliturus fenestratus* Herrich-Schäffer [12], *Aphrodes bicincta* (Schrank), *Empoasca decipiens* (Paoli), *Euscelidius variegatus* (Kirschbaum) [10] и *Euscelis incisus* (Kirschbaum) [13].

Полифаговый характер переносчиков определил широкий круг поражаемых видов растений. В мире, главным образом в Европе, патоген '*Ca. Phytoplasma solani*' обнаружен более чем у 100 видов высших растений из 40 семейств и 22 родов, включающих большинство культивируемых и дикорастущих растений. Среди них – такие экономически значимые культуры, как картофель, томат, перец, баклажан, а также виноград, кукуруза, морковь, сельдерей, петрушка, бобы, лаванда и другие [5]. Ареал этой фитоплазмы на Евразийском континенте охватывает главным образом Средиземноморский и Черноморский регионы Европы, откуда, в связи с

потеплением климата распространился далее на север. Так, в прошлом веке ареал основного переносчика фитоплазмы столбура – вьюнковой циксииды (*Hyalestes obsoletus* Sign.) в РФ с юга достигал широты Саратовской области. С 2010 г. эта циксиида обнаружена и в Самарской области, расположенной севернее, что определило эпифитотийный характер заболевания столбура на паслёновых и других культурах в 2011–2015 гг., в том числе в Татарстане (идентифицирован по симптомам) [14]. В Самарской области в 2010–2015 гг. поражённость кустов в посадках картофеля составляла 20–100 % при соответствующем снижении урожая [15]. По этой причине в большинстве районов области в последнее десятилетие прекратили организованные массовые посадки картофеля и скорректировали меры защитных мероприятий в специализированных семеноводческих хозяйствах. В пределах ареала вредоносности столбур поражает широкий круг растений.

В Европе полный цикл развития вьюнковой цикадки в природе проходит на дикорастущих и сорных многолетних растениях, включая: вьюнок *Convolvulus arvensis* L., повой заборный *Calystegia sepium* (L.) R. Br., крапиву двудомную *Urtica dioica* L., витекс священный *Vitex agnus-castus* L. и скерду вонючую *Crepis foetida* L. Растением-хозяином считается вид, на корнях которого происходит перезимовка личинок (нимф) цикадки. Именно в этой стадии происходит заражение цикадок фитоплазмой от корней растения-хозяина. Вылетевшие имаго случайным образом заселяют также другие виды растений и, делая пробные проколы, заносят фитоплазменную инфекцию. Но большинство культурных растений, за исключением лаванды *Lavandula* L., не являются постоянными кормовыми растениями цикадки. Первоначально в Центральной и Северо-Западной Европе описаны три основные природные экологические связи: 1) вьюнок – *H. obsoletus* – фитоплазма, относящаяся к штаммам типа tuf-b; 2) крапива – *H. obsoletus* – фитоплазма, относящийся к типу tuf-a; 3) повой – *H. obsoletus* – фитоплазма, относящаяся к типу tuf-c [16].

Более поздние исследования мультилокусных последовательностей рибосомных (*gplV* и *gpcC*) и экстрарибосомных генов (*secY*, *map*, *uvrB*, *degV* и *tuf*) выявили высокий уровень генетической гетерогенности фитоплазмы столбура. Векторы, инфицированные столбуром, почти всегда (> 95%) имеют такой же штамм 'Ca. P. solani', как и у растения-хозяина, на котором они были отловлены. Выяснено, что в отдельных географических районах могут существовать популяции цикадок, питающихся комбинацией трех вышеупомянутых растений-хозяев, образуя тройные ассоциации. Например, на Балканском полуострове первые достоверные данные свидетельствовали об ассоциации *H. obsoletus* с растением вьюнка *C. arvensis* – источником патогена. В течение следующих 50-ти лет, согласно фаунистическим данным и сводным данным из музейных коллекций этого региона, появление *H. obsoletus* отмечено, в первую очередь на *Vitex sp.*, реже – на *Quercus sp.* и только спорадически – на *Urtica sp.* и *Convolvulus sp.* Недавние исследования специализации вектора в шести странах юго-восточной Европы на четырех растениях (*Convolvulus arvensis* (Ca), *Urtica dioica* (Ud), *Vitex agnus-castus* (Vac) и *Crepis foetida* (Cf)) выявили генетическое разнообразие популяции *H. obsoletus*. Генетический анализ митохондриальной ДНК цикадки показал, что популяции *H. obsoletus* в юго-восточной Европе имеют высокую плотность и очень часто встречаются на крапиве, также наблюдается редкая и низкая плотность в связи с вьюнком и обычно очень распространенная, с высокой плотностью, популяция в сочетании с витекс, что, однако, ограничено прибрежным распространением растения-хозяина; существует популяция с высокой численностью и очень распространенная в связи со скердой в восточных частях обследуемой области, но

отсутствующая на юге. В целом, популяции *H. obsoletus*, собранные в шести странах, имели следующие ассоциации растений-хозяев: Сербия (Ca, Ud и Cf), Румыния (Ca и Cf), Черногория (Ca, Ud и Vac), Македония (Ca и Ud), Греция (Ca, Ud и Vac) и Турция (Ca и Cf). Идентифицировано двадцать девять гаплотипов, три из которых ранее были обнаружены в популяциях *H. obsoletus*, связанных с Ca и Ud из центральной Европы (AB, EC и FC), и 26 гаплотипов из юго-восточной Европы и Турции, которые были недавно описаны. Особи цикадки, отобранные исследователями в п. Маяк Краснодарского края РФ, были отнесены к одному новому гаплотипу (QB), полученному из гаплотипа AB метапопуляции Ca-Ud.

Популяции, связанные с *C. arvensis* и *U. dioica*, имеют пять гаплотипов и соответственно 10 и 17 частот. Они были разделены на два филогеографических субклада: западноевропейская гаплогруппа (гаплотипы, полученные из BB и AB) и восточноевропейская гаплогруппа (гаплотипы, полученные из EC). Исключением из этого географического распределения был русский гаплотип QB, принадлежавший к западной гаплогруппе. Сводные данные указывают на врожденную способность *H. obsoletus* использовать оба растения (вьюнок и крапиву) в предковом ареале произрастания. Популяции цикадки, связанные с этими двумя растениями, принадлежали к подстилам AB и EC соответственно. Эти сублинии также генетически расходятся и по микросателлитным локусам. Генетической гомогенности *H. obsoletus* на вьюнке и крапиве противостоят две различные растительные ассоциации патогена: tuf-b и tuf-a соответственно. Криптические виды *V. agnus-castus* и *C. foetida* содержат только tuf-b [17]. Полученные данные уточняют особенности циркуляции фитоплазмы столбура в природе и агроценозах, что является научной основой организации эффективных мер контроля.

Вместе с тем, до сих пор многие российские специалисты часто принимают фитоплазменную патологию за воздействие неблагоприятных абиотических факторов, а вследствие большей восприимчивости заражённых растений к патогенам иной природы ассоциируют заболевания, например, с грибной, легко диагностируемой инфекцией [13]. Практики и узкие специалисты других областей фитопатологии с трудом диагностируют признаки фитоплазмозов, особенно если заболевание сопровождается вторичной или сопутствующей инфекцией вирусов, бактерий и грибов. В связи с этим, приведём перечень типичных признаков, по нашему мнению, характерных для фитоплазменной инфекции (таблица 1) и фото некоторых фитоплазмозов (рисунок 1).

**Таблица 1 – Симптомы на различных органах растений при инфицировании фитоплазмой группы столбура и другими фитоплазмами**

Орган растения	Симптом поражения
Лист	Хлороз – более бледная окраска листа, иногда до полного обесцвечивания, и пожелтение листа.
	Антоцианирование – антоциановое окрашивание листа от слабого покраснения до пурпурного цвета.
	Мелколистность.
	Гофрированность, морщинистость.
	Скручивание – скручивание листьев вверх в виде лодочки или вовнутрь в виде треугольного конверта (виноград).
	Изменение формы листа.
	Усыхание.
Эпинастия и гипонастия – искажённое развитие с нетипичной ориентацией листьев и побегов в пространстве.	

Продолжение таблицы 1

Стебель	Пролиферация побегов – повышенное образование пазушных побегов.
	Ведьмина метла – многочисленные утончённые и укороченные пазушные побеги.
	Локальные утолщения побегов, образование пазушных воздушных клубней у картофеля.
	Уменьшение или увеличение длины междоузлий.
	Задержка роста, карликовость.
	Усыхание отдельных побегов.
	Некроз флоэмы – отмирание клеток флоэмы с характерным потемнением.
	Гуттаперчивость – избыточная гибкость побегов при уменьшенном образовании лигнина, отсутствие характерного одревеснения (у древесных).
	Фасциация – лентовидное уплощение.
Осенний прирост.	
Соцветие	Филлодия – превращение чашелистиков или лепестков в листья, большой бутон.
	Пролиферация соцветий – увеличенное образование недоразвитых цветков в соцветии, превращение элементов цветка, чаще пестика, в побег.
	Виресценция – обесцвечивание и позеленение лепестков цветка.
	Раннее или позднее, в том числе осеннее, цветение.
	Отмирание, опадение.
Плод	Одревеснение (у томата, баклажана).
	Измельчение размеров.
	Изменение формы.
Корнеплод / клубнеплод	Вялость, преждевременное созревание, обрастание многочисленными утончёнными вторичными корнями («бородатость, волосатость»).
Общий вид растения	Карликовость, пендульность, отсутствие доминирования верхушки.
	Усыхание и отмирание отдельных ветвей и всего растения.

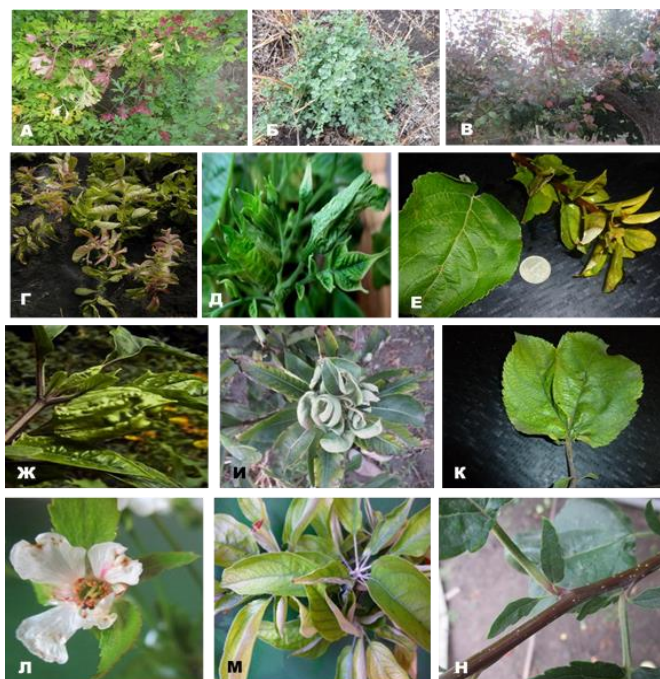


Рисунок 1 – Типичные признаки фитоплазмозов некоторых видов растений (Фото Богоутдинова Д. З., 2007–2015 гг.)

**Примечание.** А – измельчение и антоцианирование листьев петрушки; Б – «ведьмина метла» люцерны; В – покраснение листьев груши; Г – антоцианирование и скручивание листьев картофеля; Д – филлодия (большой бутон) томата; Е – хлороз и мелколистность яблони (слева нормальный лист); Ж – филлодия (большой бутон) дурмана вонючего; И – этинастия и скручивание листьев груши; К – изменение формы листа яблони; Л – осеннее цветение и асимметрия цветка вишни; М – скручивание, хлороз и антоцианирование листьев яблони; Н – увеличение размера прилистников у яблони.

**Цель исследований** – уточнение ареала фитоплазменной инфекции группы столбура (*Ca. Phytoplasma solani*) в России, определение видового состава поражаемых культурных растений и растений дикой флоры, в том числе сорных, способных быть резерваторами инфекции.

В задачи исследований входило определить видовой состав растений-резерваторов и насекомых – возможных переносчиков в разных регионах РФ.

#### **Материалы и методы исследований**

Аналізу на наличие ДНК фитоплазмы подвергали свежие или засушенные образцы растений, собранные в 17 административных образованиях восьми экономических районов РФ: Архангельской, Астраханской, Белгородской, Волгоградской, Воронежской, Ленинградской, Московской, Новосибирской, Оренбургской, Ростовской, Рязанской, Самарской, Тамбовской областях, Краснодарском и Ставропольском краях, Республиках Крым и Татарстан. Виды подотряда полужесткокрылых – цикадовых (*Auchenorrhyncha* Dumeril.), отловленные в Московской и Самарской областях (2009–2012 гг.) также были проверены на наличие фитоплазмы. Насекомых фиксировали в 70–90 % этаноле и определяли в соответствии с определителем насекомых [18]. В 2006–2019 гг. были проведены исследования ДНК. Суммарную ДНК экстрагировали из каждого насекомого отдельно в соответствии протоколом, описанный Tanne et al. (2001), и незначительно измененным [19]. Затем суммарную ДНК экстрагировали из 0,5 г предварительно мелко нарезанных и замороженных жилок листа с использованием наборов Qiagen DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Valencia, CA) [20]. В 2014–2019 гг. для выделения ДНК использовали методику, описанную Maixner и др. [21], с небольшими модификациями.

ДНК фитоплазмы выявляли с помощью вложенной ПЦР (nested PCR) с парой праймеров P1/16S-SR в первой амплификации и R16F2п/R16R2 – во второй [22, 23]. Полученные продукты обрабатывали эндонуклеазами рестрикции, фрагменты ДНК разделяли электрофорезом, а ПДРФ-профили использовали для идентификации группы (подгруппы) фитоплазм [24, 25].

#### **Результаты и их обсуждение**

За последние 14 лет проведения мониторинга фитоплазменных болезней в европейской части России фитоплазмы 10 групп выявлены у 122 видов растений из 36 семейств. Фитоплазма группы столбура 16SrXII-A обнаружена у 51 вида растений из 21 семейства: Adoxaceae – адоксовые, Amaranthaceae – амарантовые, Ariaceae – сельдерейные, Asteraceae – астровые, Betulaceae – березовые, Brassicaceae – капустные, Campanulaceae – колокольчиковые, Cannabaceae – коноплевые, Caryophyllaceae – гвоздичные, Convolvulaceae – вьюнковые, Cupressaceae – кипарисовые, Fabaceae – бобовые, Lamiaceae – яснотковые, Poaceae – злаки, Rosaceae – розовые, Salicaceae – ивовые, Sapindaceae – сапидовые, Solanaceae – пасленовые, Tamaricaceae – тамариковые, Ulmaceae – вязовые, Vitaceae – виноградные (таблица 2). В числе инфицированных – 24 вида культурных и декоративных растений (47 %), 13 видов дикорастущих травянистых, включая сорные (24,5 %), и 14 древесных и кустарниковых видов (27,5 %). Наибольшее количество видов, инфицированных столбуром, выявлено в семействах: паслёновых – 9, розовых – 7, бобовых – 6, астровых – 5. Остальные 17 семейств содержали один-три вида. В таблице 2 представлены виды растений из 17 административно-территориальных образований РФ (республик, краев и областей) и восьми экономических районов. Образцы, собранные в Среднем Поволжье (Самарская область), составляли 80,0 % всего видового разнообразия, образцы из других областей – от 2,0 % до 8,0 % и, в основном, были связаны с видом *Solanum tuberosum* L.

Таблица 2 – Растения, собранные в ряде республик, краев, областей РФ в 2006–2019 гг., инфицированные фитоплазмой группы столбура, подгруппы 16SrXII-A

Вид растения	Семейство	Административное образование, год сбора
<i>Aesculus hippocastanum</i> L. (конский каштан обыкновенный)	Sapindaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Ambrosia trifida</i> L. (амброзия трёхраздельная)	Asteraceae	Краснодарский край (2008)
<i>Armoracia rusticana</i> G.Gaertn., В. Mey. & Scherb. (хрен обыкновенный)	Brassicaceae	Самарская обл. (2013)
<i>Artemisia absinthium</i> L. (полынь горькая)	Asteraceae	Самарская обл. (2010)
<i>Beta vulgaris</i> L. subsp. <i>vulgaris</i> (свёкла сахарная, свёкла кормовая)	Amaranthaceae	Воронежская обл. (2012), Белгородская обл. (2013)
<i>Betula pendula</i> Roth (берёза повислая)	Betulaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Bromus inermis</i> L. (костёр безостый)	Poaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth (вейник наземный)	Poaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Campanula patula</i> L. (колокольчик раскидистый)	Campanulaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Capsicum annuum</i> L. (перец стручковый)	Solanaceae	Астраханская обл. (2011), Ростовская обл. (2011, 2012), Самарская обл. (2012, 2014), Краснодарский (2012) и Ставропольский края (2012)
<i>Chrysanthemum × morifolium</i> Ramat. (хризантема садовая)	Asteraceae	Самарская обл. (2018)
<i>Convolvulus arvensis</i> L. (вьюнок полевой)	Convolvulaceae	Самарская обл. (2008, 2011, 2012, 2016), Московская обл. (2012), Рязанская обл. (2012)
<i>Coriandrum sativum</i> L. (кориандр посевной)	Apiaceae	Московская обл. (2008)
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav. (космея дваждыперистая)	Asteraceae	Московская обл. (2010)
<i>Cuscuta campestris</i> Yunck. (повилика полевая)	Convolvulaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Datura metel</i> L. (дурман индийский)	Solanaceae	Республика Крым, г. Алушта (2017)
<i>Datura stramonium</i> L. (дурман вонючий)	Solanaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Daucus carota</i> subsp. <i>sativus</i> (Hoffm.) Schübl. & G.Martens (морковь посевная)	Apiaceae	Ростовская обл. (2007), Московская обл. (2012), Самарская обл. (2012, 2014)
<i>Humulus lupulus</i> L. (хмель обыкновенный)	Cannabaceae	Самарская обл. (2008)
<i>Hyoscyamus niger</i> L. (белена чёрная)	Solanaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Juniperus sabina</i> L. (можжевельник казацкий)	Cupressaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Laburnum anagyroides</i> Medik. (бобовник анагировидный)	Fabaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Lychnis chalcedonica</i> L. (лихнис халцедонский)	Caryophyllaceae	Самарская обл. (2013)
<i>Malus domestica</i> Borkh. (яблоня домашняя)	Rosaceae	Самарская обл. (2014)
<i>Medicago sativa</i> L. (люцерна посевная)	Fabaceae	Самарская обл. (2011, 2012, 2014)
<i>Melilotus albus</i> Medik. (донник белый)	Fabaceae	Самарская обл. (2013)
<i>Melissa officinalis</i> L. (мелисса лекарственная)	Lamiaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Petroselinum sativum</i> Hoffm. (петрушка посевная)	Apiaceae	Самарская обл. (2014)
<i>Petunia × hybrida</i> Hort. ex E.Vilm. (петуния гибридная)	Solanaceae	Московская обл. (2012)
<i>Physalis alkekengi</i> L. (физалис обыкновенный)	Solanaceae	Самарская обл. (2014)
<i>Populus nigra</i> var. <i>italica</i> Münchh. (тополь пирамидальный)	Salicaceae	Самарская обл. (2014)
<i>Prunus cerasus</i> L. (вишня обыкновенная)	Rosaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Prunus virginiana</i> L. (черёмуха виргинская)	Rosaceae	Самарская обл. (2013)
<i>Pyrus communis</i> L. (груша домашняя)	Rosaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Rosa × damascena</i> Mill. (роза дамасская)	Rosaceae	Республика Крым, г. Ялта (2018)
<i>Rosa rugosa</i> Thunb. (шиповник морщинистый)	Rosaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Salix acutifolia</i> Willd. (ива остролистая – краснотал)	Salicaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Salix babylonica</i> L. (ива плакучая = ива вавилонская)	Salicaceae	Самарская (2012)

## Продолжение таблицы 2

<i>Sambucus racemosa</i> L. (бузина красная)	Adoxaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen (секироплодник пёстрый = вязель пёстрый)	Fabaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Solanum lycopersicum</i> L. (томат)	Solanaceae	Ростовская обл. (2006, 2011), Астраханская обл. (2008), Краснодарский край (2010), Самарская обл. (2012)
<i>Solanum melongena</i> L. (баклажан)	Solanaceae	Республика Крым, г. Симферополь (2019)
<i>Solanum tuberosum</i> L. (картофель)	Solanaceae	Московская обл. (2006–2010), Вологодская обл. (2006), Самарская обл. (2006, 2008, 2012, 2014), Оренбургская обл. (2008), Ленинградская обл. (2008), Республика Татарстан, Краснодарский край (2008, 2009), Ставропольский край (2009), Архангельская обл. (2010), Новосибирская обл. (2010), Астраханская обл. (2012), Тамбовская обл. (2013, 2018), Волгоградская обл. (2015)
<i>Spartium junceum</i> L. (метельник ситниковый)	Fabaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Spiraea hypericifolia</i> L. (спирея зверобоелистная)	Rosaceae	Самарская обл. (2013)
<i>Tamarix gracilis</i> Willd. (гребенщик изящный)	Tamaricaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. (одуванчик лекарственный)	Asteraceae	Самарская обл. (2010)
<i>Thuja occidentalis</i> L. (туя западная)	Cupressaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Trifolium medium</i> L. (клевер средний)	Fabaceae	Новосибирская обл. (2012)
<i>Ulmus parvifolia</i> Jacq. (вяз мелколистный)	Ulmaceae	Самарская обл. (2012)
<i>Vitis vinifera</i> L. (виноград культурный)	Vitaceae	Самарская обл. (2012, 2014), Республика Крым (2018, 2019)

В РФ наибольший урон столбур наносит паслёновым культурам, в частности картофелю (*Solanum tuberosum* L.). Фитоплазма группы столбура на картофеле была выявлена в 12 административно-территориальных образованиях, представляющих восемь экономических регионов РФ. Наиболее часто инфицирование фитоплазмой группы столбура обнаруживали в южных районах, что и составляет ареал её вредоносности [26]. Однако полученные нами данные свидетельствуют о более широком ареале этой фитоплазмы, включающем также Западно-Сибирский, Северо-Западный и Северный экономические районы РФ. Распространению фитоплазмы столбура способствуют засушливые условия сезонов, а в некоторых случаях и сезонный занос переносчиков из южных регионов в более северные. Меняющиеся погодные условия могут влиять на многолетние данные распространения патогена. В 2006 г. фитоплазма столбура обнаружена в образцах картофеля в Поволжском, Северном и Центральном регионах, в 2007 г. – в Центральном, в 2008 г. – в Поволжском, Северо-Западном, Северо-Кавказском, Уральском и Центральном, в 2009 г. – в Северо-Кавказском и Центральном, в 2010 г. – в Западно-Сибирском, Северном и Центральном, в 2012 г. – в Поволжском и Центральном, в 2013 и 2018 г. – в Центрально-Чернозёмном, в 2014 и 2015 – в Поволжском (см. таблицу 2). В 2011 и 2016 гг. не выявлено случаев инфицирования этой фитоплазмой собранных образцов, что могло быть вызвано незначительным заселением агроценозов насекомыми-векторами и меньшим распространением растений-резервуаров, а также небольшим количеством отобранных для анализа образцов.



В южных районах РФ (Нижнее Поволжье, Ростовская область, Северный Кавказ, Крым) столбур наносит значительный урон урожаю и других видов пасленовых культур – томату (*Solanum lycopersicum* L.) и перцу (*Capsicum annuum* L.). В 2001–2004 гг. эпифитотийные ситуации столбура пасленовых отмечены в Ростовской области. В 2003 г. в хозяйствах области распространённость столбура на томате и перце составляла 65–100 % [27]. В Астраханской области эпифитотия столбура на томатах была зарегистрирована в 2007 г. [28, 30].

В Поволжье и в Ростовской области фитоплазма столбура, кроме томатов (*Solanum lycopersicum* L.) и перцев, была также выявлена в моркови (*Daucus carota* subsp. *sativus* (Hoffm.) Arcang.), хрене обыкновенном (*Armoracia rusticana* G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.), петрушке посевной (*Petroselinum sativum* Hoffm) и мелиссе лекарственной (*Melissa officinalis* L.), а в Московской области – в кориандре посевном (*Coriandrum sativum* L.) (см. таблицу 2). Значительный ущерб может вызывать фитоплазма столбура в Центрально-Чернозёмном районе на свёкле сахарной (*Beta vulgaris* L.) [29].

В Центральном и Поволжском экономических районах РФ в 2012–2017 гг., фитоплазма подгруппы столбура выявлена в вишне обыкновенной (*Prunus subg. cerasus* (Mill.) A. Gray), груше домашней (*Pyrus communis* L.), черемухе виргинской (*Prunus virginiana* L.) и яблоне домашней (*Malus domestica* Borkh.) (см. таблицу 2). Однако чаще плодовые культуры страдают от инфицирования фитоплазмой другого вида – ‘*Ca. P. mali*’, относящейся к группе 16SrX.

Еще больший урон столбур наносит культуре винограда (*Vitis vinifera* L.). Заболевание, известное под названием «почернение древесины» – “bois noir” (BN), вызываемое ‘*Ca. P. solani*’, распространено в районах возделывания винограда по всему миру, особенно в Европе, в странах Средиземноморского бассейна в зоне естественного распространения переносчиков. В 2012 и 2014 гг. эта фитоплазма выявлена в винограде из Самарской области, а в 2018 и 2019 гг. – в различных сортах винограда из Республики Крым (см. таблицу 2). В 2019 и 2020 г. появились сообщения об инфицировании винограда в Краснодарском крае [31, 32].

По данным специалистов ФГБУН “Всероссийский национальный научно-исследовательский институт виноградарства и виноделия «Магарач» РАН” заболевание “Bois noir” впервые выявлено в Крыму в 2012 г. На отдельных участках Юго-западной зоны виноградарства до 95 % кустов сорта Шардоне имели симптомы поражения фитоплазмой. Потери урожая на участке достигали 40 %. В 2015 г. интенсивность проявления симптомов заболевания увеличилась в 2,2 раза по сравнению с 2014 г. [33]. Специалисты ФГБУ «ВНИИКР» фитоплазму группы столбура также выявили на винограде с симптомами пожелтения, скручивания листьев и почернения коры в Дагестане [37].

В степных районах ареала (южнее областей Среднего Поволжья и Южного Урала) распространения циклиид – переносчиков фитоплазмы столбура – этот патоген может наносить значительный ущерб кормовым бобовым травам. Фитоплазма группы 16SrXII-A была выявлена у донника белого, клевера среднего и люцерны посевной. Также она обнаружена у бобовых дикорастущей и декоративной флоры: в бобовнике анагировидном (*Laburnum anagyroides* Medik.), метельнике ситниковом (*Spartium junceum* L.) и секироплоднике пёстром (*Securigera varia* (L.) Lassen) (см. таблицу 2). Наибольшую вредоносность может представлять ведьмина метла люцерны (*Medicago sativa* L.), имеющая распространение от широты Татарстана до южных регионов РФ. Под воздействием патогена люцерна становится карликовой с множеством утончённых побегов и измельчённых листьев, отсутствующими или редуцированными генеративными органами. Вредоносность и

распространённость заболевания увеличивается на 10–20 % с каждым годом существования травостоя. При этом продуктивность семян и зелёной массы в итоге может снизиться более чем на 50 % [35]. Учитывая многолетний характер произрастания люцерны (и других многолетних трав), такой посев становится одним из устойчивых резерватов патогенов и векторов в агроценозах, оказывая постоянное негативное влияние на соседние поля.

Это же относится к посевным и дикорастущим злаковым травам. В Самарской области фитоплазма подгруппы 16SrXII-A была выявлена в вейнике наземном (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth) и костреце безостом (*Bromus inermis* Leyss.) (см. таблицу 2). В результате многолетнего использования кормовых посевов костреца увеличивается количество инфицированных растений и одновременно снижается продуктивность вегетативной массы и семян [36]. Часто после летнего укоса на полях образуются плешки с отсутствующим травостоем, которые частично отрастают только осенью при снижении температуры и увеличении количества осадков. Такие посевы также могут быть резерватами фитоплазмы столбура и переносчиков.

Существенный вред, нередко приводящий к гибели, фитоплазма столбура может наносить дикорастущим и декоративным древесным и кустарниковым растениям. Фитоплазма подгруппы 16SrXII-A была выявлена в древесных и кустарниковых дикорастущих и декоративных растениях: берёзе повислой (*Betula pendula* Roth), бузине красной (*Sambucus racemosa* L.), вязе мелколистном (*Ulmus parvifolia* Jacq.), иве краснотал (*Salix acutifolia* Willd) и иве плакучей (*Salix babylonica* L.), можжевельнике казацком (*Juniperus sabina* L.), туе западной (*Thuja occidentalis* L.), спирее зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia* L.), розе эфиромасличной (*Rosa* × *damascena* Mill.) и морщинистой (*Rosa rugosa* Thunb.), черёмухе виргинской (*Prunus virginiana* L), каштане конском (*Aesculus hippocastanum* L.), тамариксе изящном (*Tamarix gracilis* Willd.), а также в декоративных травянистых видах: дурмане индийском (*Datura metel* L.), космее дваждыперистой (*Cosmos bipinnatus* Cav.), петунии гибридной (*Petunia* × *hybrida* Hort. ex E.Vilm.), физалисе обыкновенном (*Physalis alkekengi* L.) и хризантеме садовой (*Chrysanthemum* × *morifolium* Ramat.) (см. таблицу 2). После чрезвычайно засушливого 2010 г. в Самарской области и в областях, расположенных южнее, зарегистрировано массовое усыхание искусственных насаждений берёзы повислой и вяза мелколистного, инфицированных фитоплазмой группы столбура. Заражение фитоплазмой приводит к снижению декоративности посадок, используемых в озеленении населённых пунктов, что требует их замены и вложения дополнительных материальных средств.

Среди сельскохозяйственных культур, представленных в таблице 2, нет кукурузы (*Zea mays* L.), но столбур кукурузы был выявлен в Крыму [38], а сходные симптомы на этой культуре наблюдали и в Самарской области. Растения кукурузы в зависимости от сорта имели красные или желтые листья, высота растений снижалась более чем в два раза. Початки, если и образовывались, то укороченные, уродливой формы и неполной озернённости.

Фитоплазма столбура была выявлена в широком круге травянистых растений, большая часть которых – злостные сорняки, являющиеся резерватами фитоплазмы. В первую очередь, это – вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis* L.), с которым ассоциирована зимующая личиночная стадия переносчика фитоплазмы циклиды *Hyalesthes obsoletus*, кроме того, амброзия трёхраздельная (*Ambrosia trifida* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* (L.) Webb ex F. N. Wigg.), белена черная (*Hyoscyamus niger* L.) и дурман обыкновенный (*Datura stramonium* L.) (см. таблицу 2). Также фитоплазма столбура обнаружена в растении-паразите

повилике полевой (*Cuscuta campestris* Yunck.), способной увеличивать количество инфицированных растений. Многие из этих видов являются многолетними (вьюнок, белена, одуванчик и другие), а значит, могут сохранять инфекцию в зимний период и значительно влиять на распространение столбура.

Впервые переносчик столбура, циксида *H. obsoletus*, или как ее называют, вьюнковая цикадка, была выявлена К. С. Суховым и А. М. Вовк в 1946 г. при изучении эпифитотии столбура паслёновых в Краснодарском крае [7]. Но в то время ареал этого насекомого ограничивался с севера 52 параллелью, а в начале XXI в. он сдвинулся к северу и с 2010 г. эту цикадку обнаруживали уже в Самарской области. Причем, появившаяся здесь вьюнковая цикадка, в отдельных станциях имела рекордно высокую плотность, достигая численности более 700 экземпляров на 100 взмахов сачка, тогда как в 1989–1991 гг. в Чечено-Ингушетии при заболеваемости томата столбуром 40–80 %, количество цикадки не превышало 2–12 экземпляров на 100 взмахов сачка [39]. Очевидно, что способностью к дальним миграциям обладают наиболее жизнеспособные особи. В подходящих для обитания местах они реализуют максимальную репродуктивную способность. Как следствие, это привело к длительной эпифитотийной ситуации после 2010 г.

Переносчиком столбура в Самарской области может быть и корневая цикадка (*Pentastiridius leporinus* L.), относящаяся, как и вьюнковая цикадка, к семейству Cixiidae, в которой была выявлена фитопlasма группы столбура [40]. Джес Йоханнесен (Jes Johannesen, Institute of Organismic and Molecular Evolution, Mainz University, Mainz, Germany) любезно проанализировал цикадок, отловленных в Самарской области. У них был установлен гаплотип мтДНК типа «АВ» (как и из Краснодарского края), который распространён в основном в средиземноморском регионе западной Европы. Проанализированный бактериальный эндосимбионт цикадки – «*Candidatus Sulcia muelleri*» имел гаплотип «е». Этот гаплотип встречается в Словении и на юге Балкан и относится к западноевропейскому штамму *Sulcia muelleri* Moran. (не опубликованные данные). Эти результаты показывают, что популяции *H. obsoletus* из Западной Европы и России значительно более связаны между собой, чем с популяцией на Балканах.

В Московской области в 2012 г. фитопlasма группы 16SrXII-A была обнаружена в единичных особях *Eupteryx atropunctata* Goetze и *Aphrodes bicinctus* Schrk., векторная роль последней в передаче столбура показана в Чехии [10]. Однако точно установить векторную роль фитопlasмы группы столбура этими насекомыми в Московской области пока не удалось.

### Выводы

В России, как и в других странах Европы, широко распространены заболевания растений, вызванные фитопlasмой группы столбура. В результате генетических исследований в РФ в 2006–2020 гг., фитопlasма, родственная виду ‘*Ca. P. solani*’, выявлена на 51 виде растений, принадлежащих к 21 семейству из 17 административных образований восьми экономических районов РФ. Ареал обитания фитопlasмы столбура включает территорию от Северного Кавказа на юге до Архангельской области на севере и от Ленинградской области на западе до Новосибирской области на востоке. Ареал вредоносности охватывает южные регионы (Северный Кавказ, Крым, Нижнее Поволжье, Ростовскую область) и доходит на севере до Среднего Поволжья (Самарская область, Татарстан). Наибольшее количество видов, инфицированных этой фитопlasмой, обнаружено у растений семейства паслёновых (9), розовых (7), бобовых (6) и астровых (5). В числе инфицированных было 24 вида культурных и декоративных растений (47 %), 13 видов дикорастущих травянистых, включая сорные (24,5 %), и 14 дикорастущих древесных и кустарниковых видов (27,5 %). Образцы, собранные в

Среднем Поволжье (Самарская область), представляли 80,0 % всего видового разнообразия, образцы из других областей – от 2,0 % до 8,0 % и в основном были связаны с видом *Solanum tuberosum* L. Генетические анализы подтвердили векторную роль вьюнковой (*Hyalesthes obsoletus* Sign.) и корневой (*Pentastiridius leporinus* L.) цикадок для фитоплазмы столбура в РФ. Установлено, что вьюнковая цикадка из популяции Самарской области генетически связана с популяцией из Западной Европы и имеет трофические связи с вьюнком полевым и крапивой двудомной. Носителями и вероятными переносчиками столбура могут быть и другие виды цикадовых, например, *Aphrodes bicinctus* Schrk. 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.

*Авторы выражают благодарность научному сотруднику Института органической и молекулярной эволюции Университета Майнца (Германия) Джесу Йоханнесу (Jes Johannesen, Institute of Organismic and Molecular Evolution, Mainz University, Germany), проанализировавшему образцы вьюнковой цикадки из Самарской области.*

### Литература

1. Hogenhout S. A., Oshima K., Ammar EL-D., Kakizawa S., Kingdom H. M., Namba S. Phytoplasmas: bacteria that manipulate plants and insects // *Mol. Plant Pathol.* 2008. Vol. 9(4). P. 403–423. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2008.00472.x.
2. Корачевский И. К. Вирусные болезни томата в Крыму // Вирусные болезни растений в Крыму и на Украине // Под ред. Рыжкова В. Л. Симферополь, 1934. С. 39–58.
3. 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.
4. 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 and Evolutionary Microbiology.* 1998. Vol. 48. P. 1153–1169. DOI: 10.1099/00207713-48-4-1153.
5. Candidatus *Phytoplasma solani* (*Stolbur phytoplasma*) // Datasheet invasive species pest natural enemy. Compendium invasive species CABI. Last modified 02 December 2019. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/108243> (дата обращения 04.08.2020).
6. Quaglino F., Zhao Y., Casati, P., Bulgarii D., Bianco P. A., Wei, W. 'Candidatus Phytoplasma solani', a novel taxon associated with stolbur and bois noir related diseases of plants // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology.* 2013. Vol. 63. P. 2879–2894. DOI: 10.1099/ijs.0.044750-0.
7. Сухов К. С., Вовк А. М. Цикадка *Hyalesthes obsoletus* Sign. // Доклады АН СССР. 1946. Т. 53. № 2. С. 153–156.
8. Jović J., Riedle-Bauer M., Chuche J. Vector role of cixiids and other planthopper species // In book: *Phytoplasmas: Plant Pathogenic Bacteria – II* // Ed. by Bertaccini A., Weintraub P., Rao G., Mori N. Singapore: Springer, 2019. P. 1–345. DOI: 10.1007/978-981-13-2832-9\_4.
9. Riedle M., Sára A., Regner F. Transmission of a stolbur phytoplasma by the Agalliinae Leafhopper *Anaceratagallia ribauti* (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae) // *Journal of Phytopathology.* 2008. Vol. 156 (11-12). P. 687–690. DOI: 10.1111/j.1439-0434.2008.01416.x.
10. Šafářová D., Lauterer P., Starý M., Válová P., Navrátil M. Insight into epidemiological importance of phytoplasma vectors in vineyards in South Moravia, Czech Republic // *Plant Protect. Sci.* 2018. Vol. 54. No. 4. P. 234–239. DOI:10.17221/8/2018-PPS.
11. Batlle A., Altabella N., Sabaté J., Laviña A. Study of the transmission of stolbur phytoplasma to different crop species, by *Macrosteles quadripunctulatus* // *Annals of Applied Biology.* 2008. Vol. 152. Iss. 2. P. 235–242. DOI:10.1111/j.1744-7348.2007.00210.x.
12. Mitrovic M., Trivellone V., Cvrkovic T., Jakovljevic M., Krstic O., Jovic J., Tosevski I. Experimental and molecular evidence of *Neoaliturus fenestratus* role in the transmission of “stolbur” phytoplasma to lettuce and carrot plants // *Phytopathogenic Mollicutes.* 2019. Vol. 9. Iss. 1. P. 109–110. DOI: 10.5958/2249-4677.2019.00055.0.

13. Jakovljević M., Jović J., Krstić O., Mitrović M., Marinković S., Toševski I., Cvrković T. Diversity of phytoplasmas identified in the polyphagous leafhopper *Euscelis incisus* (Cicadellidae, Deltocephalinae) in Serbia: pathogen inventory, epidemiological significance and vectoring potential // Eur. J. Plant Pathol. 2020. Vol. 156. P. 201–221. DOI: 10.1007/s10658-019-01878-w.
14. Замалиева Ф. Ф., Зайцева Т. В., Рыжих Л. Ю., Салихова З. З. Фузариозное увядание картофеля и рекомендации по защите // Защита картофеля. 2015. № 2. С. 3–9. [Электронный ресурс]. Режим доступа: [http://kartofel.org/zakart/zk2\\_2015.pdf](http://kartofel.org/zakart/zk2_2015.pdf) (дата обращения 04.08.2020).
15. Бакунов А. Л., Дмитриева Н. Н. Столбур – опасное заболевание // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 4(3). С. 570–572. [Электронный ресурс]. Режим доступа: [http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015\\_4\\_570\\_572.pdf](http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015_4_570_572.pdf) (дата обращения 04.08.2020).
16. Langer M., Maixner M. Molecular characterization of grapevine yellows associated phytoplasmas of the stolbur-group based on RFLP-analysis of non-ribosomal DNA // Vitis: Journal of Grapevine Research. 2004. Vol. 43 (4). P. 191–199. DOI: 10.5073/vitis.2004.43.191-199.
17. Kosovac A., Johannesen J., Krstić O., Mitrović M., Cvrković T., Toševski I., Jović J. Widespread plant specialization in the polyphagous planthopper *Hyalesthes obsoletus* (Cixiidae), a major vector of stolbur phytoplasma: evidence of cryptic speciation // Mol. Ecol. 2013. Vol. 22(8). P. 188–203. DOI: 10.1111/mec.12237.
18. Емельянов А. Ф. Подотряд Цикадовые Cicadinea (Auchenorrhyncha) // Определитель насекомых в европейской части СССР / Под ред. Бей-Биенко Г. Я. М.-Л.: Наука, 1964. С. 337–437.
19. Tanne E., Boudon-Padieu E., Clair D., Davidovich M., Melamed S., Meir K. Detection of *Phytoplasma* by polymerase chain reaction of insect feeding medium and its use in determining vectoring ability // Phytopathology. 2001. Vol. 91. P. 741–746. DOI: 10.1094/PHYTO.2001.91.8.741.
20. Green M. J., Thompson D. A., Mackenzie D. J. Easy and efficient DNA extraction from woody plants for the detection of phytoplasmas by polymerase chain reaction // Plant Disease. 1999. Vol. 83. P. 482–485. DOI: 10.1094/PDIS.1999.83.5.482.
21. Maixner M., Ahrens U., Seemüller E. Detection of the German grapevine yellows (Vergilbungskrankheit) MLO in grapevine, alternative hosts and a vector by a specific PCR procedure // Eur. J. Plant Pathol. 1995. Vol. 101. P. 241–250. DOI: 10.1007/BF01874780.
22. Deng S., Hiruki C. Amplification of 16S rRNA genes from culturable and non-culturable mollicutes // J. Microbiol. Meth. 1991. Vol. 14. P. 53–61. DOI: 10.1016/0167-7012(91)90007-D.
23. Gundersen D. E., Lee I.-M. Ultrasensitive detection of phytoplasmas by nested-PCR assays using two universal primer pairs // Phytopathologia Mediterranea. 1996. Vol. 35. P. 144–151. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.jstor.org/stable/42685262?seq=1> (дата обращения 04.08.2020).
24. 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 // Int. J. Syst. Bacteriol. 1998. Vol. 48. P. 1153–1169. DOI: 10.1099/00207713-48-4-1153.
25. Wei W., Davis R. E., Lee I.-M., Zhao Y. Computer-simulated RFLP analysis of 16S rRNA genes: identification of ten new phytoplasma groups // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2007. Vol. 57. P. 1855–1867. DOI: 10.1099/ijs.0.65000-0.
26. Girsova N. V., Bottner-Parker K. D., Bogoutdinov D. Z., Meshkov Yu. I., Mozhaeva K. A., Kastalyeva T. B., Lee I. M. Diverse phytoplasmas associated with potato stolbur and other related potato diseases in Russia // Eur J Plant Pathol. 2016. No. 145. P. 139–153. DOI: 10.1007/s10658-015-0824-3.
27. Рекомендации по защите овощных культур и картофеля от столбура // Сост. Богоутдинов Д. З., Паршин В. Г., Барбарицкий А. Ю., Трофимов С. Н., Вошедский Н. Н., Сорокин Н. С. Ростов-на-Дону: ООО «ЦВВР», 2004. 15 с.
28. Фоминых Т. С., Белых Е. Б., Адайкина Р. К., Орина А. С., Уткина В. Ю., Богоутдинов Д. З., Тимофеев А. С. Фитосанитарное состояние посадок томата в Астраханской области (Выявление вирусных, фитоплазменных и грибных болезней) // Вестник овощевода. 2011. № 3. С. 30–33.
29. Кастальева Т. Б., Богоутдинов Д. З., Боттнер-Паркер К. Д., Гирсова Н. В., Ли И. М. О разнообразии фитоплазмозов сельскохозяйственных культур в России // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51. № 3. С. 367–375. DOI: 10.15389/agrobiol.2016.3.367rus.
30. Фоминых Т. С., Богоутдинов Д. З., Иванова Г. П., Белых Е. Б., Нестеренко И. А., Тимофеев А. С., Дубинин Р. И., Знаменщиков Г. К., Васильев Ю. В. Система мероприятий по защите овощных культур от вирусных и фитоплазменных болезней в условиях Астраханской области РФ: Методические рекомендации. Астрахань: ООО КПЦ «Полиграфком», 2012. 51 с.
31. Porotikova E., Yurchenko E., Vinogradova S. Molecular identification of phytoplasmas in Russian vineyards // Phytopathogenic Mollicutes. 2019. Vol. 9 (1). P. 25–26. DOI: 10.5958/2249-4677.2019.00013.6.

32. Porotikova E. V., Yurchenko E. G., Vinogradova S. V. First Report of ‘*Candidatus Phytoplasma solani*’ associated with Bois Noir on Grapevine (*Vitis vinifera*) in Krasnodar Region of Russia // Plant Disease. 2020. Vol. 104. P. 277. DOI: 10.1094/PDIS-03-19-0508-PDN.
33. Алейникова Н. В., Радионовская Я. Э. Интродуцированный посадочный материал – источник фитоплазменной инфекции на виноградниках Крыма // Защита и карантин растений. 2015. № 9. С. 34–39. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/introdutsirovannyy-posadochnyy-material-istochnik-fitoplazmennoy-infektsii-na-vinogradnikah-kryma> (дата обращения 04.08.2020).
34. Girsova N. V., Bottner-Parker K. D., Bogoutdinov D. Z., Kastalyeva T. B., Meshkov Y. I., 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. DOI: 10.1007/s10658-017-1209-6.
35. Гирсова Н. В., Кастальева Т. Б., Мешков Ю. И., Можасва К. А., Богоутдинов Д. З. Фитоплазмозы бобовых растений // Известия ТСХА. 2015. Вып. 2. С. 58–73.
36. Богоутдинов Д. З., Кастальева Т. Б., Гирсова Н. В. Фитоплазменные заболевания злаковых растений в Среднем Поволжье // Защита и карантин растений. 2018. № 1. С. 21–25.
37. 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: <https://cyberleninka.ru/article/n/issledovanie-metoda-ptsr-v-rezhime-realnogo-vremeni-dlya-obnaruzheniya-i-identifikatsii-vozbuditeley-fitoplazmozov-vinograda> (дата обращения 04.08.2020).
38. Валеева Н. Г. Фитоплазменное заболевание кукурузы в Крыму // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2015. № 6. С. 14–17. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/fitoplazmennoe-zabolevanie-kukuruzy-v-krymu> (дата обращения 04.08.2020).
39. Богоутдинов Д. З. Обоснование и разработка мер борьбы со столбуром томатов в Чечено-Ингушетии. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб.: ВИЗР, 1992. 15 с.
40. Богоутдинов Д. З. Столбур пасленовых на севере его ареала // Доклады РАСХН. 2002. № 6. С. 22–23.

## References

1. Hogenhout S. A., Oshima K., Ammar EL-D., Kakizawa S., Kingdom H. M., Namba S. Phytoplasmas: bacteria that manipulate plants and insects // Mol. Plant Pathol. 2008. Vol. 9(4). P. 403–423. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2008.00472.x.
2. Korachevsky I. K. Viral diseases of tomato in the Crimea // Viral diseases of plants in the Crimea and Ukraine // Ed. by Ryzhkov V. L. Simferopol, 1934. P. 39–58.
3. Ryzhkov V. L., Korachevsky I. K. Viral diseases of tomato in experiments on artificial infection // Viral diseases of plants in the Crimea and Ukraine // Ed. by Ryzhkov V. L. Simferopol, 1934. P. 7–30.
4. 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 and Evolutionary Microbiology. 1998. Vol. 48. P. 1153–1169. DOI: 10.1099/00207713-48-4-1153.
5. *Candidatus Phytoplasma solani* (*Stolbur phytoplasma*) // Datasheet invasive species pest natural enemy. Compendium invasive species CABI. Last modified 02 December 2019. [Electronic resource]. Access point: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/108243> (reference’s date 04.08.2020).
6. Quaglino F., Zhao Y., Casati P., Bulgarii D., Bianco P. A., Wei W. ‘*Candidatus Phytoplasma solani*’, a novel taxon associated with stolbur and bois noir related diseases of plants // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2013. Vol. 63. P. 2879–2894. DOI: 10.1099/ijs.0.044750-0.
7. Sukhov K. S., Vovk A. M. Planthopper *Hyalesthes obsoletus* Sign. // Reports of the USSR Academy of Sciences. 1946. Vol. 53. No. 2. P. 153–156.
8. Jović J., Riedle-Bauer M., Chucho J. Vector role of cixiids and other planthopper species // In book: Phytoplasmas: Plant Pathogenic Bacteria – II // Ed. by Bertaccini A., Weintraub P., Rao G., Mori N. Singapore: Springer, 2019. P. 1–345. DOI: 10.1007/978-981-13-2832-9\_4.
9. Riedle M., Sára A., Regner F. Transmission of a stolbur phytoplasma by the Agalliinae Leafhopper *Anaceratagallia ribauti* (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae) // Journal of Phytopathology. 2008. Vol. 156 (11-12). P. 687–690. DOI: 10.1111/j.1439-0434.2008.01416.x.
10. Šafářová D., Lauterer P., Starý M., Válková P., Navrátil M. Insight into epidemiological importance of phytoplasma vectors in vineyards in South Moravia, Czech Republic // Plant Protect. Sci. 2018. Vol. 54. No. 4. P. 234–239. DOI: 10.17221/8/2018-PPS.
11. Batlle A., Altabella N., Sabaté J., Laviña A. Study of the transmission of stolbur phytoplasma to different crop species, by *Macrosteles quadripunctulatus* // Annals of Applied Biology. 2008. Vol. 152. Iss. 2. P. 235–242. DOI:10.1111/j.1744-7348.2007.00210.x.

12. Mitrovic M., Trivellone V., Cvrkovic T., Jakovljevic M., Krstic O., Jovic J., Tosevski I. Experimental and molecular evidence of *Neopaliturus fenestratus* role in the transmission of “stolbur” phytoplasma to lettuce and carrot plants // *Phytopathogenic Mollicutes*. 2019. Vol. 9. Iss. 1. P. 109–110. DOI: 10.5958/2249-4677.2019.00055.0.
13. Jakovljević M., Jović J., Krstić O., Mitrović M., Marinković S., Toševski I., Cvrković T. Diversity of phytoplasmas identified in the polyphagous leafhopper *Euscelis incisus* (Cicadellidae, Deltocephalinae) in Serbia: pathogen inventory, epidemiological significance and vectoring potential // *Eur. J. Plant Pathol.* 2020. Vol. 156. P. 201–221. DOI: 10.1007/s10658-019-01878-w.
14. Zamalieva F. F., Zaitseva T. V., Ryzhikh L. Yu., Salikhova Z. Z. Fusarium wilt of potato and recommendations for a protection // *Potato protection*. 2015. No. 2. P. 3-9. [Electronic resource]. Access point: [http://kartofel.org/zakart/zk2\\_2015.pdf](http://kartofel.org/zakart/zk2_2015.pdf) (reference's date 04.08.2020).
15. Bakunov A. L., Dmitrieva N. N. Stolobur – harmful potato disease // *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2015. Vol. 17. No. 4 (3). P. 570–572. [Electronic resource]. Access point: [http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015\\_4\\_570\\_572.pdf](http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015_4_570_572.pdf) (reference's date 04.08.2020).
16. Langer M., Maixner M. Molecular characterization of grapevine yellows associated phytoplasmas of the stolbur-group based on RFLP-analysis of non-ribosomal DNA // *Vitis: Journal of Grapevine Research*. 2004. Vol. 43 (4). P. 191–199. DOI: 10.5073/vitis.2004.43.191-199.
17. Kosovac A., Johannesen J., Krstić O., Mitrović M., Cvrković T., Toševski I., Jović J. Widespread plant specialization in the polyphagous planthopper *Hyalesthes obsoletus* (Cixiidae), a major vector of stolbur phytoplasma: evidence of cryptic speciation // *Mol Ecol*. 2013. Vol. 22(8). P. 188–203. DOI: 10.1111/mec.12237.
18. Yemelyanov A. F. Suborder Cicadinea (Auchenorrhyncha) // *The determinant of insects in the European part of the USSR* // Ed. by Bey-Bienko G. Ya. Moscow-Leningrad: Nauka, 1964. P. 337–437.
19. Tanne E., Boudon-Padiou E., Clair D., Davidovich M., Melamed S., Meir K. Detection of *Phytoplasma* by polymerase chain reaction of insect feeding medium and its use in determining vectoring ability // *Phytopathology*. 2001. Vol. 91. P. 741–746. DOI: 10.1094/PHTO.2001.91.8.741.
20. Green M. J., Thompson D. A., Mackenzie D. J. Easy and efficient DNA extraction from woody plants for the detection of phytoplasmas by polymerase chain reaction // *Plant Disease*. 1999. Vol. 83. P. 482–485. DOI: 10.1094/PDIS.1999.83.5.482.
21. Maixner M., Ahrens U., Seemüller E. Detection of the German grapevine yellows (Vergilbungskrankheit) MLO in grapevine, alternative hosts and a vector by a specific PCR procedure // *Eur. J. Plant Pathol.* 1995. Vol. 101. 1995. P. 241–250.
22. Deng S., Hiruki C. Amplification of 16S rRNA genes from culturable and non-culturable mollicutes // *J. Microbiol. Meth.* 1991. Vol. 14. P. 53–61. DOI: 10.1016/0167-7012(91)90007-D.
23. Gundersen D.E., Lee I.-M. Ultrasensitive detection of phytoplasmas by nested-PCR assays using two universal primer pairs // *Phytopathologia Mediterranea*. 1996. Vol. 35. P. 144–151. [Electronic resource]. Access point: <https://www.jstor.org/stable/42685262?seq=1> (reference's date 04.08.2020).
24. 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 // *Int. J. Syst. Bacteriol.* 1998. Vol. 48. P. 1153–1169. DOI: 10.1099/00207713-48-4-1153.
25. Wei W., Davis R. E., Lee I.-M., Zhao Y. Computer-simulated RFLP analysis of 16S rRNA genes: identification of ten new phytoplasma groups // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2007. Vol. 57. P. 1855–1867. DOI: 10.1099/ijs.0.65000-0.
26. Girsova N. V., Bottner-Parker K. D., Bogoutdinov D. Z., Meshkov Yu. I., Mozhaeva K. A., Kastalyeva T. B., Lee I. M. Diverse phytoplasmas associated with potato stolbur and other related potato diseases in Russia // *Eur J Plant Pathol*. 2016. No. 145. P. 139–153. DOI: 10.1007/s10658-015-0824-3.
27. Recommendations for the protection of vegetable crops and potatoes against stolbur // Ed. by Bogoutdinov D. Z., Parshin V. G., Barbaritsky A. Yu., Trofimov S. N., Voshedsky N. N., Sorokin N. S. Rostov-on-Don: LLC “CVVR”, 2004. 15 p.
28. Fominykh T. S., Belykh E. B., Adaykina R. K., Orina A. S., Utkina V. Yu., Bogoutdinov D. Z., Timofeev A. S. Phytosanitary state of tomato plantations in Astrakhan area (Identification of viral, phytoplasmic and fungal diseases) // *Vestnik ovoshchevoda*. 2011. No. 3. P. 30–33.
29. Kastal'eva 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 // *Agricultural biology*. 2016. Vol. 51. No. 3. P. 367–375. DOI: 10.15389/agrobiol.2016.3.367rus.
30. Fominykh T. S., Bogoutdinov D. Z., Ivanova G. P., Belykh E. B., Nesterenko I. A., Timofeev A. S., Dubinin R. I., Znamenshchikov G. K., Vasiliev Yu. V. The system of measures to protect vegetable crops

from viral and phytoplasmic diseases in the conditions of the Astrakhan region of the Russian Federation: Methodical recommendations. Astrakhan: LLC Copy and printing center "Polygrafcom", 2012. 51 p.

31. Porotikova E., Yurchenko E., Vinogradova S. Molecular identification of phytoplasmas in Russian vineyards // *Phytopathogenic Mollicutes*. 2019. Vol. 9 (1). P. 25–26. DOI: 10.5958/2249-4677.2019.00013.6.

32. Porotikova E. V., Yurchenko E. G., Vinogradova S. V. First Report of 'Candidatus Phytoplasma solani' associated with Bois Noir on grapevine (*Vitis vinifera*) in Krasnodar Region of Russia // *Plant Disease*. 2020. Vol. 104. P. 277. DOI: 10.1094/PDIS-03-19-0508-PDN.

33. Aleinikova N. V., Radionovskaya Ya. E. Introduced planting material – source of phytoplasma infection in vineyards of Crimea // *Plant protection and quarantine (Zashchita i karantin rasteniy)*. 2015. No. 9. P. 34–39. [Electronic resource]. Access point: <https://cyberleninka.ru/article/n/introdutsirovannyi-posadochnyy-material-istochnik-fitoplazmennoy-infektsii-na-vinogradnikah-kryma> (reference's date 04.08.2020).

34. Girsova N. V., Bottner-Parker K. D., Bogoutdinov D. Z., Kastalyeva T. B., Meshkov Y. I., 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. DOI: 10.1007/s10658-017-1209-6.

35. 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).

36. 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.

37. 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: <https://cyberleninka.ru/article/n/issledovanie-metoda-ptsr-v-rezhime-realnogo-vremeni-dlya-obnaruzheniya-i-identifikatsii-vozbuditeley-fitoplazmozov-vinograda> (reference's date 04.08.2020).

38. Valeeva N. G. Phytoplasmic disease of maize under the conditions of Crimea // *Izvestia Orenburg State Agrarian University*. 2015. No. 6. P. 14–17. [Electronic resource]. Access point: <https://cyberleninka.ru/article/n/fitoplazmennoe-zabolevanie-kukuruzy-v-krymu> (reference's date 04.08.2020).

39. Bogoutdinov D. Z. Justification and development of measures to combat tomato stolbur in Checheno-Ingushetia. Author's abstract diss. ... Cand. Sc. (Biol.). Saint-Petersburg: VIZR, 1992. 15 p.

40. Bogoutdinov D. Z. Stolbur of nightshades (Solanaceae) in the north of its geographic range limit // *Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences (Doklady RASKHN)*. 2002. No. 6. P. 22–23.

UDC 632.3

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

#### ANALYSIS OF THE SPECIES COMPOSITION OF PLANTS INFECTED WITH PHYTOPLASMA OF THE STOLBUR GROUP IN RUSSIA

**Summary.** *The phytoplasma disease "stolbur" is one of the most harmful vector-borne diseases affecting many types of crops. It has been known in Russia since the early 1930s and causes significant economic damage to the harvest of vegetable crops, especially of the Solanaceae Juss family, fruits and grapes. The aim of the research was to clarify the area of phytoplasma infection of the stolbur group in the Russian Federation, to determine the species composition of affected cultivated plants and plants of wild flora, including weeds, which can act as reservoirs of infection. The tasks of the study also included the determination of the species composition of insects, possible carriers of phytoplasma in the Moscow and Samara regions of the Russian Federation. Laboratory analyzes were carried out in 2006–2020 in the Department of Molecular Biology of the Federal State Budgetary Scientific Institution "All-Russian Research Institute of Phytopathology". Phytoplasma DNA was obtained using nested PCR with a pair of primers P1/16S-SR for the first amplification and R16F2n/R16R2 for the second. Restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis was used to determine the phytoplasma belonging to a taxonomic group/subgroup. The material for research was fresh or dried (herbarium) plant samples with signs of phytoplasmic infection collected by the authors and provided by other organizations, as well as species of insects of the suborder Auchenorrhyncha Dumeril. Plants were selected from 18 administrative units of*



*eight economic regions of the Russian Federation. A phytoplasma related to the species 'Ca. P. solani' has been identified in 51 plant species belonging to 21 families. The largest number of species infected with this phytoplasma was found in plants of the family Solanaceae (9), Rosaceae (7), Fabaceae (6), and Asteraceae (5). Among the infected plants, there were 24 species of cultivated and ornamental plants (47 %), 13 species of wild herbaceous plants, including weeds (24.5 %) and 14 trees and shrubs (27.5 %). Molecular genetic analyzes have confirmed the vector role of bindweed-planthopper (*Hyalesthes obsoletus* Sign.) and root-planthopper (*Pentastiridius leporinus* L.), both of the Cixiidae family (Hemiptera: Fulgoromorpha). Bindweed planthopper from the population of the Samara region is genetically related to the population from Western Europe and may have trophic links with the field bindweed and dioecious nettle. To prevent contamination with stolbur phytoplasma, healthful planting material of vegetatively propagated crops should be used; control measures based on the integration of quarantine, agronomic, chemical and biological methods of plant protection should be applied; the density of vector populations and the spread of infection through reservoir plants in agrocenoses should be controlled.*

**Keywords:** *'Candidatus Phytoplasma solani', stolbur, host-plants, insects vectors.*

Богоутдинов Дамир Забихуллович, кандидат биологических наук, научный сотрудник, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии»; 143050, Россия, Московская область, Одинцовский район, р. п. Большие Вязёмы, ул. Институт, 5-а; e-mail: bogoutdinov@list.ru.

Гирсова Наталья Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии»; 143050, Россия, Московская область, Одинцовский район, р. п. Большие Вязёмы, ул. Институт, 5-а; e-mail: ngirsova@yandex.ru.

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

Bogoutdinov Damir Zabikhullovich, Cand. Sc. (Biol.), researcher, All-Russian Research Institute of Phytopathology; 5-a, Institut str., village Bolshie Vyaziomy, Odintsovskiy district, Moscow Region, 143050, Russia; e-mail: bogoutdinov@list.ru.

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

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

*Дата поступления в редакцию – 25.07.2020.*

*Дата принятия к печати – 20.08.2020.*