

СОСТАВ И УРОВЕНЬ АДАПТИВНОСТИ ГРИБНЫХ ПАТОГЕНОВ И ВИРУСОВ В ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. (FABACEAE)

©2023 Келдыш М.А.*, Куклина А.Г., Червякова О.Н., Ткаченко О.Б.

ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук,
Москва, 127276, Россия
e-mail: *k.marina2009@mail.ru

Поступила в редакцию 11.03.2022. После доработки 21.10.2022. Принята к публикации 04.11.2022

В статье представлены экспериментальные данные о видовом составе грибных и вирусных патогенов в условиях вторичного ареала *Lupinus polyphyllus* Lindl. Впервые на *L. polyphyllus* диагностированы *Tobacco mosaic virus*, *Bean yellow mosaic virus*, *Bean common mosaic virus* и *Pea enation mosaic virus*. Обсуждаются вопросы, связанные с особенностями адаптивности вирусов к инвазионным видам растений. Подчеркивается превентивная роль переносчиков (Aphididae) в экспансии вирусов и расширении спектра растений хозяев (восприимчивых видов). Взаимодействие с переносчиками, включая неспецифические их виды, является одним из механизмов адаптивности вирусов, их экспансии в новые регионы и формирование новых патосистем с инвазионными видами растений. Сделан вывод, что на основе анализа трофических связей переносчиков возможен прогноз поиска наиболее эффективных вариантов вредных организмов для биоконтроля *L. polyphyllus*.

Ключевые слова: *Lupinus polyphyllus*, фитовирусы, грибные патогены, переносчики вирусов, адаптивность

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-10-19

Введение

Агрессивные чужеродные виды растений негативно влияют на генетическое разнообразие, динамику и структуру фитоценозов [Виноградова и др., 2014]. Внедрение инвазионных видов растений в экосистемы приводит к негативным экологическим и социально-экономическим, и, в том числе, необратимым последствиям. Подробная их классификация приведена в работах J.M. Jeschke et al. [2014] и T.M. Blackburn et al. [2014]. По числу наиболее агрессивных видов семейство Fabaceae в Европе занимает четвертое место, а в Средней России стоит на пятом месте [Lambdon et al., 2008; Виноградова и др., 2014].

В семействе Fabaceae высокой степенью инвазивности характеризуется североамериканский вид *Lupinus polyphyllus* Lindl., который продолжает захватывать новые регионы. Натурализовавшиеся популяции *L. polyphyllus* известны в 15 странах Европы с XX в. [Valtonen et al., 2006]. *L. polyphyllus* в настоящее время вошёл в список 100 наиболее агрессивных инвазионных видов Се-

веро-западной и Средней России [Notov et al., 2011; Морозова, Виноградова, 2018]. Он стал видом-трансформером в Тверской, Смоленской, Калужской, Брянской, Рязанской, Московской, Нижегородской и Воронежской областях Центральной России, где его инвазионные популяции появились в середине XX столетия и сейчас занимают сельскохозяйственные угодья, распространяясь на площадях до 50 га [Виноградова и др. 2014]. Применение быстродействующих системных глифосатных гербицидов, в частности «Раундапа», с целью сдерживания этих фитоинвазий, приводит к нарушению естественных биоценозов. В ряде зарубежных публикаций просматриваются подходы к возможности использования фитофагов и фитопатогенов для биоконтроля инвазионных видов [Broughton, 2000; Santoyo et al., 2012; Sivasakthi et al., 2014]. В то же время отсутствуют корректные данные об эффективных биоагентах, способных регулировать численность *L. polyphyllus* и других инвазионных видов семейства Fabaceae.

Глубоких, детальных, а тем более системных исследований вредных организмов инвазионных растений и *L. polyphyllus*, в частности, в условиях вторичного ареала не проводилось. Информация исчерпывается в основном констатацией их присутствия на том или ином виде (культуре) вне связи с их биоэкологическими характеристиками и иными свойствами. В отношении вирусных патогенов сведения весьма ограничены. Тем не менее, достаточно полно освещены в литературе вопросы, связанные с видовым составом вирусов на бобовых культурах, имеющих сельскохозяйственное значение.

В рамках данной публикации мы не ставим целью представить полный обзор литературы по вирусным болезням бобовых культур, их конкретных видов. В настоящем материале на примере лишь одного семейства цветковых растений и, в частности, его представителя *L. polyphyllus* затрагиваются проблемы, связанные с распространением вредных организмов и особенностями их взаимодействия с инвазионными видами растений. Акцентируется внимание на особенностях адаптивности вирусов к новым видам растений, роли тлей переносчиков (Aphididae) в этом процессе и возможных биоценологических последствиях, включая биоинвазии.

В этой связи основной целью наших исследований явилось изучение видового состава и уровня адаптивности грибных патогенов и вирусов в инвазионных популяциях *L. polyphyllus*.

Материалы и методы

Объектом исследования являлся инвазионный вид *L. polyphyllus*. Мониторинг фитопатогенов и тлей векторов проводили в течение периодов вегетации 2019–2021 гг. в Истринском, Одинцовском и Егорьевском районах Московской области, а также на территории поселения «Сосенское» г. Москвы. Образцы с фенотипическими признаками патологий регулярно отбирали в соответствии с фазами развития растений и вредных организмов. Для выявления вредных организмов (грибных, вирусных патогенов и фитофагов векторов), их диагностики и идентификации использовали методы, принятые в фитопатологии и энтомологии.

Определение грибов сделано по морфологическим признакам во влажных камерах и в чистых культурах на агаровых средах: Potato Dextrose Agar (PDA), Wort Agar (WA) – (HiMedia, Индия и Czapek-Dox-Agar, Mersk, Германия) по определителям Н.М. Пидопличко [1977], М.В. Горленко [1983] и других с использованием последних данных систематики грибов [Index Fungorum, 2021].

Тестирование на заражённость фитовирусами проводили методом иммуноферментного анализа (ИФА) (DAS-ELISA – двойной антительный сэндвич вариант) [Clark, Adams, 1977; Упадышев и др., 2008] с использованием стандартных наборов (Kit Neogen Europe Ltd.) (UK) в соответствии с протоколом Adgen Phytodiagnosics. Оптическую плотность продукта окисления определяли на анализаторе иммуноферментных реакций АИФР-01 УНИ-ПЛАН ТМ (Россия). При проведении ИФА использовали микроплааты Cooke M29, AP («Dynatech», Швейцария).

Для диагностики сокопереносимых вирусов применяли биологическое тестирование на основе оригинального подбора растений индикаторов.

Контрольное тестирование выполняли методами обратного пассажа и ИФА. При изучении взаимодействия вредных организмов с *L. polyphyllus* использовали методы экспериментального моделирования систем «растение – патоген», «растение – вектор» в лабораторных условиях. Изучение фауны тлей (Aphididae) проводили базовым методом жёлтых чашек Мерике [Шаманин и др., 2017]. Искусственную посадку тлей на растения *L. polyphyllus* осуществляли по оригинальной методике [Помазков, Келдыш, 1979]. Для определения насекомых (Aphididae) использовали морфологические признаки согласно определителям [Holman, 1974; Ивановская, 1977] на фиксированном материале [Шапошников, 1964].

Результаты и обсуждение

Грибные патогены

По литературным данным, на видах рода *Lupinus* зарегистрировано около 20 облигатных и факультативных возбудителей грибной этиологии [Cowling et al., 2006; Boland, Hall,

2009; Мелькумов, 2015]. Согласно данным М.Н. Новикова и др. [2011], у *L. polyphyllus* зафиксированы *Septoria lupini* Hrk., *Ceratophorum setosum* Kirchn., *Stemphylium sarciniforme* (Cavara) Wiltshire, *Pythium debaryanum* R. Hesse. При этом *L. polyphyllus* относительно устойчив к фузариозному увяданию (*Fusarium oxysporum* f. *lupine* W.C. Snyder & H.N. Hansen) и антракнозу (*Colletotrichum lupini* (Bondar) Nirenberg, Feiler & Hagedorn), по данным Н.М. Корнейчука [2010].

В результате фитосанитарной экспертизы нами в Московском регионе в популяциях *L. polyphyllus* диагностировано 9 грибных патогенов. Доминировали биотроф, вызывающий мучнистую росу *Erysiphe communis* Grev. f. *lupini* Roum. и вызывающий бурую пятнистость *Pleiochaeta setosa* Kirchn., инфекция которого может сохраняться в почве, где гриб поражает и корни растений; а также широко специализированный некротрофный гриб *Botrytis cinerea* Fr., возбудитель серой гнили и особо опасный при влажной погоде. Во второй половине вегетационного периода эпизодически отмечали вид *Phyllosticta lupinocola* Roth., приводящий к образованию тёмно-серой краевой пятнистости листьев; впоследствии пятна сливались, а листья отмирали. Обнаружены широко специализированные грибы, такие как почвенный патоген *Fusarium oxysporum* Schl.; как и другие патогенные грибы этого рода, а также грибоподобные организмы рода *Pythium*, они могут накапливаться в почве, и при благоприятных для их развития условиях, особенно высокой влажности, вызывать корневую гниль. Виды *Fusarium*, проникая в растение, закупоривают проводящие пучки и вызывают фузариозное увядание. Серьёзный вред может причинять и широко специализированный патоген *Sclerotinia sclerotium* (Lib.) De Bary, распространяющийся аскоспорами и сохраняющийся на почве в виде склероциев, которые весной продуцируют половую стадию – апотеции. Относительно редко регистрировали биотрофы, вызывающие ржавчину люпина *Uromyces lupinicola* Bubak. и *U. renovates* P. Syd. et Syd., последние не превалируют в патосистемах *L. polyphyllus*, то есть находятся на начальном этапе адаптации.

Вирусные патогены

В тестируемых инвазионных популяциях *L. polyphyllus* нами зарегистрированы разнообразные симптомы, характерные для фенотипического проявления заболеваний вирусной этиологии: некротическая, хлоротическая, кольцевая пятнистости, линейный узор, мозаика, крапчатость, узколистность, деформация листьев. Симптомы варьировали в зависимости от стадии развития растений, патогенов, условий среды. На основе вирусологической экспертизы диагностированы вирусы – *Tobacco mosaic*, *Cucumber mosaic*, *Bean yellow mosaic*, *Bean common mosaic*, *Pea enation mosaic*.

Tobacco mosaic tobamovirus (TMV) – вирус табачной мозаики. Это один из самых распространённых вирусов, с которым связано начало развития вирусологии как науки. Вирус отличается высокой контагиозностью и стабильностью, он может сохраняться до нескольких лет в экстрактах и сухих растениях и накапливаться в растениях до высокой концентрации [Гнутова, 2009]. Точка термической инактивации (ТТИ) от 80 °С до 95 °С и выше, предельное разведение сока (ПРС) 10⁻⁶–10⁻¹⁰. Вирионы TMV представлены жёсткими палочками длиной 300 нм и шириной 18 нм. Капсид вириона представлен 2130 идентичными белковыми субъединицами, упакованными в виде спирали, шаг которой составляет 2.3 нм. Белковая субъединица состоит из 158 аминокислот. Одноцепочечная РНК имеет молекулярную массу (М.м.) 2.05 мДа. TMV передаётся при контакте, вегетативном размножении, через почву, семенами, прививками, не распространяется насекомыми и пылью. В зависимости от вида поражаемого растения и штамма вируса вызывает различные симптомы системного или локального типов. Распространён повсеместно, имеет широкий круг растений-хозяев.

Cucumber mosaic cucumovirus (CMV) – вирус огуречной мозаики. Вирус изометрической формы, диаметром 28–30 нм. Оболочка вируса состоит из 32 субъединиц одного полипептида. ТТИ 55–70 °С, период сохранения инфекционности (ПСИ) – 1–10 суток. М.м. белка оболочки составляет 24.2 мДа. Геном

вируса представлен тремя молекулами одноцепочечной РНК с М.м. 1.35; 1.16; 0.85 мДа. Характерной особенностью вируса является наличие сателлитных РНК. Белок оболочки CMV состоит из 218 аминокислот. В природе, как и другие вирусы, он существует в виде различных штаммов, имеет один из самых широких спектров растений-хозяев. Вирус отличается значительной лабильностью, чувствителен к нейтральным солям и детергентам. Не передаётся семенами, за исключением бобовых изолятов; распространяется механически, с посадочным материалом и неперсистентно посредством представителей Aphididae. Тлей векторов известно более 75 видов [Roossinch, 2001]. Широко распространён во всем мире и имеет широкий спектр поражаемых видов растений.

Bean yellow mosaic potyvirus (BYMV) – вирус жёлтой мозаики фасоли. Вирионы BYMV имеют форму гибких нитей размером 700–750 нм × 11–13 нм, структурный белок вируса с М.м. 33–35 мДа. ТТИ – 55–70 °С, ПРС – 10^{-3} – 10^{-4} , ПСИ – 1–7 суток. Геном состоит из одноцепочечной (+) РНК, размер генома 10 000 пар нуклеотидов (п.н.), в состав вирусной частицы входят неструктурные и структурные белки. Вирус имеет широкий круг растений-хозяев в пределах более 10 семейств цветковых растений, представлен большим числом различных штаммов и изолятов. Вирус легко передаётся механически, возможна передача семенами, в первую очередь бобовых растений. Распространяется неперсистентным способом различными видами тлей (Aphididae).

Bean common mosaic potyvirus (BCMV) – вирус обыкновенной мозаики фасоли. Вирус является одним из типичных представителей рода Poty. Вирионы представлены гибкими нитями длиной 847–886 нм и шириной 12–15 нм; содержат 5% нуклеиновой кислоты и 95% белка. В состав вирионов входит один полипептид с М.м. 32–35 кДа и одноцепочечная (+) РНК. ТТИ составляет 50–65 °С, ПРС – 10^{-3} – 10^{-4} , ПСИ – 1–4 суток. Вирус передаётся механически и неперсистентно различными видами тлей. Для патогена характерна семенная передача, которая может достигать 30–50% в зависимости от вида растения.

Pea enation mosaic virus (PEMV) – вирус деформирующей мозаики гороха вызывается комплексом двух вирусов PEMV-1 и PEMV-2 [Makkouk, Pappu, 2012]. PEMV-1 относится к семейству Luteoviridae, роду Enamovirus; PEMV-2 – семейству Tombusviridae, роду Umbravirus. Первый обеспечивает инфицирование растений и системное распространение патогена, а второй отвечает за сборку капсида. PEMV-1 передаётся механически, распространяется тлями по персистентному типу, способен размножаться в протопластах, его свойства зависят от ко-инфекции PEMV-2. Вирионы PEMV-1 имеют 25 нм в диаметре, капсид икосаэдрической симметрии и состоит из 120 белковых мономеров. Вирионы содержат 28% нуклеиновой кислоты; 72% белка. Геном представлен двумя одноцепочечными РНК. PEMV-2 не имеет своего капсида, геном представлен одноцепочечной (+) РНК. Фактически PEMV представляет симбиоз двух вирусов PEMV-1 и PEMV-2, принадлежащих к разным родам.

Как правило, на растениях фиксировали комплексную инфекцию вирусов в различных сочетаниях, что естественно оказывало влияние на характер и интенсивность проявления внешних признаков. Выявленные на *L. polyphyllus* вирусы поражают широкий спектр растений (за исключением Pea enation mosaic), и, в том числе, экономически значимые культуры (рис. 1 А–F). Симптомы вирусов варьируют в зависимости от вида поражаемого растения, штамма вируса, фазы заражения и наличия сопутствующих патогенов.

Согласно данным Международного комитета по таксономии вирусов – International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) [International Committee..., 2021], на *Lupinus* известны только два специфических вируса – Lupin leaf curl Begomovirus и Lupin yellow vein Nucleorabdovirus. Основными поражаемыми видами являются соответственно: *L. albus* L., *L. cosentinii* Guss, *L. angustifolius* L., *L. luteus* L., *L. hartwegii* W. и *L. polyphyllus* × *L. arboreus* Sims., для которого последний строго специфичен.

Нами ранее на растениях *L. polyphyllus*, ошибочно отнесенным к *L. regalis* с сим-



A



B



C



D



E



F

Рис. 1. Поражение *Lupinus polyphyllus* фитопатогенами: А – мучнистая роса возб. *Erysiphe communis* f. *lupini*. В – филлостиктоз возб. *Phyllosticta lupinocola*. С – смешанная инфекция Tobacco mosaic virus и Bean yellow mosaic virus. D – комплексная инфекция Cucumber mosaic virus и Tobacco mosaic virus. E – комплексная инфекция Tobacco mosaic virus и Pea enation mosaic virus. F – смешанная инфекция Tobacco mosaic virus и *Phyllosticta lupinocola*.

птомами мозаики и коричневой пятнистости были диагностированы вирусы жёлтой мозаики фасоли (BYMV) и стрика табака (Tobacco streak virus) [Келдыш, Червякова, 2017a]. Показано также, что виды *L. albus* и *L. angustifolius* восприимчивы к вирусу мозаики сои (SMV). В качестве носителей вирусов отмечены и другие виды люпина, так из *L. termis* выделен вирус мозаики гороха (PMV), *L. albus* – вирус мозаики сои (SMV), а из *L. polyphyllus* – вирус огуречной мозаики (CMV) [Plant Virus..., 2021].

Вместе с тем, из проведённого нами анализа литературных данных [International Committee..., 2021] следует, что в целом виды люпина восприимчивы к 26 вирусам 9 родов (2 из них в полной мере не классифицированы). 10 передаются механическим путём, при контакте, 7 распространяются семенами, 3 – через пыльцу, 18 – насекомыми. Подавляющее большинство 15 – представителями Aphididae, 3 – Chrysomelidae, 1 – Aleyrodidae и 1 – посредством Dorylamidae. В основном это полигостальные возбудители различного таксономического ранга с широким спектром растений хозяев, но различающиеся по своей вирулентности, контагиозности, особенностям циркуляции в различных экологических системах.

Если обратиться к анализу биоразнообразия вирусов, в целом поражающих растения в пределах семейства Fabaceae, становится очевидным наличие аналогичных закономерностей, но более широкого масштаба. Это большее количество видов переносчиков (дополнительно представителей Cicadinea и Chytridiales); вирусов 14 родов, преимущественно полигостальных; строго специфичных по отношению к одному виду (культуре) на современном этапе развития науки известно всего 9–10. При этом дифференциация по восприимчивости к отдельным вирусным патогенам зарегистрирована на уровне видов, культур и сортов бобовых растений.

Имеющийся к настоящему времени фактический материал даёт основание полагать, что в целом процессы адаптации патогенов и вредителей к инвазионным растениям в зонах их натурализации обусловлены регуляторными механизмами различного уровня.

К комплексу факторов, определяющих эти процессы, относятся типы экосистем, наличие источников инфекции, экологические условия, действие антропогенных составляющих, наличие таких биоагентов как паразиты, хищники, антагонисты, напряжённость конкурентных отношений с другими вредными организмами; наличие (или отсутствие) в составе флоры растений, систематически близких инвазионным и сходных по морфологическим и физиологическим свойствам.

Характер распространения вирусов определяется их биоэкологическими параметрами, способами передачи, типом циркуляции, особенностями взаимоотношений компонентов комплексных инфекций. Так, например, возникающие синергетические вирусные заболевания при взаимодействии двух и более вирусов в одном хозяине, при усилении репродукции одного из компонентов часто характеризуются более суровыми фенотипическими признаками. При этом супрессорная активность одного из вирусов способна оказывать комплементирующее воздействие на иные вирусы, входящие в вирусный комплекс, и позволяет заражать растения всем конгломератом вирусов. Уровень супрессорной активности может варьировать даже среди изолятов одного и того же вида. Наиболее эффективной стратегией, выработанной фитовирусами в ходе эволюции и позволяющей им преодолевать действие РНК-интерференции, является блокирование генетического сайленсинга посредством специфических белков – супрессоров РНК-интерференции. Специфические белки, экспрессируемые вирусом, обладают помимо иных свойств эффективной способностью противостоять защитной системе, или вовсе подавлять фитоиммунитет растения-хозяина в ходе инфицирования [Scholthof, 2005].

Видовой и внутривидовой состав вредных организмов и вирусов, в частности, не остаётся константным, а постоянно трансформируется, наблюдаются изменение соотношения и структуры популяций, смена доминирующих видов, появление и адаптация новых вариантов [Келдыш и др., 2011; Келдыш, Червякова, 2013]. Так, только на представителях бобовых растений идентифицировано за послед-

ние годы 14 новых видов вирусов семейств Alfatasellitidae, Secoviridae, Deltaflexiviridae и Alfaflexiviridae [Plant Virus..., 2021]. Вирусы различаются по уровню специфичности и вирулентности, а круг растений-хозяев целого ряда из них далеко не исчерпывается представителями семейства Fabaceae. С другой стороны, на последних широко распространены полигостальные вирусные патогены и, в том числе, специфичные для других видов растений.

При анализе особенностей распространения вирусных инфекций необходимо учитывать характер взаимоотношений между их переносчиками, растениями-хозяевами и самим вирусом. Очевидно, состояние популяций в системе «вирус – переносчик – растение» изменяется во времени в зависимости от благоприятствующих или ограничивающих их развитие различных факторов. Иными словами, трансформация биологических возможностей и свойств возбудителей и их переносчиков оказывает влияние на характер циркуляции инфекции, приводит к перераспределению соотношения популяций, их ареалов, уровня доминирования в ценозах и формированию новых патосистем [Келдыш и др., 1999; Келдыш, Червякова, 2013].

Переносчики вирусов

Переносчики являются одним из значимых факторов адаптивности вирусов и, в том числе, к инвазионным растениям [Keldish et al., 1998; Келдыш, Червякова, 2017б; Червякова, Келдыш, 2020]. Наиболее активной группой в силу своей высокой репродуктивности являются представители Aphididae. Именно энтомофильные вирусы получают преференции при освоении новых растений-хозяев. Полифагия векторов обеспечивает вирусам не только возможность экспансии для расширения ареала при инфицировании восприимчивых растений, но и создаёт условия для возникновения комплексных поражений, суммарное действие которых в ряде случаев способствует преодолению устойчивости хозяина.

В качестве наиболее массовых и распространённых видов Aphididae в популяциях *L. polyphyllus* нами отмечены *Aphis fabae* Scop.,

A. craccivora Koch., *Acyrtosiphon pisum* Harr., *Macrosiphum euphorbiae* Thom., *Myzus persicae* Sulz., которые составляют 50–70% в сборах. В составе фауны тлей представлены и виды (*Aulacortum solani* Kalt., *Macrosiphum avena* T., *Aphis nasturtii* Kalt., *A. cracca* L., *A. gossypii* Glov., *Brachycaudus cardui* L., *Amphorophora rubi* Kalt., *Myzus ornatus* Laing.), приуроченные к древесным растениям, а также неспецифичные для бобовых и иных травянистых растений.

Потенциальные возможности переносчиков выявляются при искусственных подсадках в контролируемых условиях на несвойственные растения. В результате проведённых нами экспериментов между видами тлей и образцами растений *L. polyphyllus* выявлен различный уровень их взаимоотношений. Установлены восприимчивые (сохранилось исходное количество особей или в результате размножения их число возросло), заселяемые (сохранилось менее 10 особей), устойчивые (сохранилось менее 5 особей) и иммунные (не сохранилось ни одной особи) виды. Анализ полученных результатов обнаруживает при этом ярко выраженную избирательность на видовом уровне. Выживаемость тлей на разных генотипах *L. polyphyllus* значительно колебалась, однако практически все тестируемые образцы можно рассматривать в качестве их кормового субстрата, а при наличии источников инфекции и её носителями. Более того, искусственная подсадка неспецифических векторов *Acyrtosiphon caragana* Shol., *Rhopalosiphum padi* Kalt., *Myzus cerasi* F., *M. ornatus*, *Macrosiphum euphorbiae* показала, что они могут питаться на *L. polyphyllus* в течение периода, достаточного для инфицирования BYMV, CMV и BCMV. Виды *Aphis craccivora*, *A. cracca*, *A. fabae*, *Myzus persicae*, *Acyrtosiphon pisum* также сохранялись на растениях в течение периода, достаточного для приобретения функции вирофорности по неперсистентному типу. Таким образом, инфицирование *L. polyphyllus* может происходить от самых разнообразных носителей (источников инфекции) посредством не только специфических переносчиков, но и мигрирующих стадий различных видов тлей. Об этом наглядно свидетельствует рис. 2, на ко-

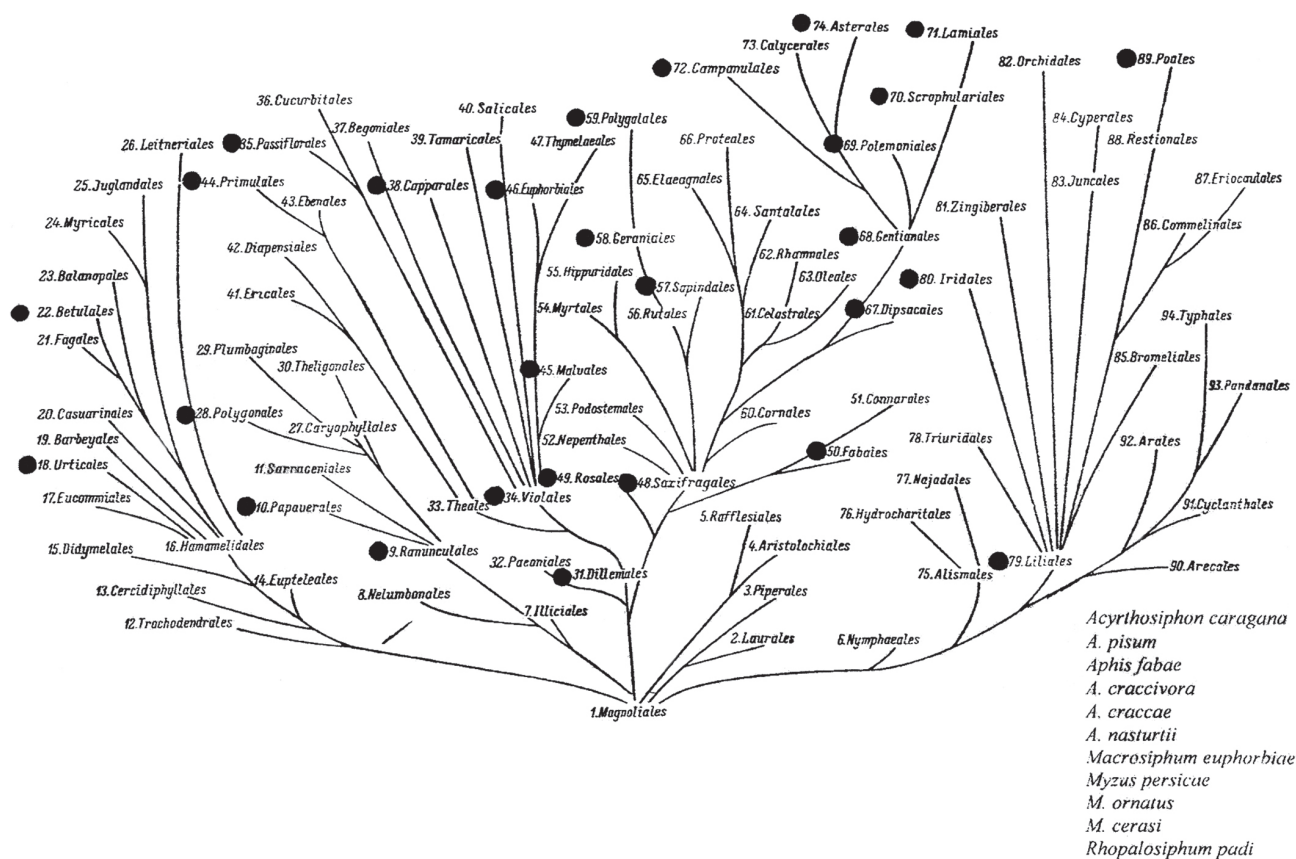


Рис. 2. Диапазон источников инфицирования *Lupinus polyphyllus* вирусами посредством представителей Aphididae [Схема вероятных филогенетических взаимоотношений порядков цветковых растений по Тахтаджяну, 1966, с изменениями].

тором представлен спектр источников инфицирования *L. polyphyllus* посредством 11 видов мигрирующих представителей Aphididae, основные и промежуточные кормовые растения которых зарегистрированы в пределах 28 порядков цветковых растений.

Следует подчеркнуть, что экологические последствия, вызываемые инвазионными видами, весьма многогранны, и составляющая, связанная с переносом сопутствующих им вредных организмов, в том числе новых для регионов, не исчерпывает их негативной роли.

Заключение

Инвазионные виды при интеграции в природные и антропогенные экосистемы вовлекаются в процесс циркуляции в качестве новых восприимчивых видов, несвойственных хозяев и носителей опасных и доминирующих инфекций, тем самым увеличивая возможность заражения и их распространения. Грибные патогены, являясь компонентами

комплексных инфекций, вовлекаются в данный процесс. Таким образом, инвазионная растительная компонента экосистем является одним из триггеров формирования инфекционного потенциала, обуславливающим изменения их фитосанитарного состояния и устойчивости.

На основе анализа трофических связей специфических и несвойственных переносчиков возможен прогноз процессов адаптивности к *L. polyphyllus* различных вирусных патогенов, их экспансии в новые регионы и возможности поиска и отбора наиболее эффективных вариантов для биоконтроля.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках Государственного задания ГБС РАН № ААА-А-А19-119080590035-9.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачёва Е.В. Инвазионные виды растений семейства бобовых Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана. М.: АБФ, 2014. 304 с.
- Гнутова Р.В. Таксономия вирусов растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2009. 467 с.
- Горленко М.В. Мучнисторосяные грибы Московской области. Семейство Erysiphaceae. М.: Московский Университет (МГУ), 1983. 72 с.
- Ивановская О.И. Тли Западной Сибири. Новосибирск: Наука, СО АН СССР, 1977. Ч. 1. 272 с.
- Келдыш М.А., Помазков Ю.И., Червякова О.Н. Направление адаптаций и развитие новых патосистем «вирус – переносчик – хозяин» // Сб.: Взаимодействие паразита и хозяина. М.: Ин-т паразитологии РАН, 1999. С. 31–39.
- Келдыш М.А., Помазков Ю.И., Червякова О.Н. Вариативность вирусов в экосистемах. Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования // Мат. Всерос. науч. конф. с между. участ. М., 2011. С. 256–261.
- Келдыш М.А., Червякова О.Н. Особенности распространения и адаптивности вирусов в экосистемах древесных растений // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. 2013. Вып. 2. С. 46–54.
- Келдыш М.А., Червякова О.Н. Распространение вредных организмов на инвазионных видах растений // Бюл. ГБС. 2017а. Т. 203. № 2. С. 49–54.
- Келдыш М.А., Червякова О.Н. К вопросу о трансформации ареалов вредных организмов // Бюл. ГБС. 2017б. Вып. 203. № 4. С. 42–47.
- Корнейчук Н.М. Грибные болезни люпинов. Киев: Колобиг, 2010. 376 с.
- Мелькумов Г.М. Гербарий микромицетов кафедры ботаники и микологии Воронежского государственного университета // Микология и фитопатология. 2015. Вып. 49. № 1. С. 56–62.
- Морозова О.В., Виноградова Ю.К. *Lupinus polyphyllus* – Люпин многолистный // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуазде, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 178–187.
- Новиков М.Н., Тысленко А.М., Еськов А.И. Многолетний люпин в Нечернозёмной зоне России. Владимир: ВНИИОУ, 2011. 13 с.
- Пидопличко Н.М. Грибы – паразиты культурных растений: Определитель. Киев: Наукова Думка, 1977. Т. 1. 296 с.
- Помазков Ю.И., Келдыш М.А. Методические указания по оценке устойчивости плодовых и ягодных культур к вирусным и микоплазменным заболеваниям. М., 1979. 16 с.
- Тахтаджян А.Л. Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Упадышев М.Т., Мельникова Н.Н., Петрова А.Д., Суркова О.Ю., Метлицкая К.В., Походенко П.А., Саунина И.И. Диагностика вирусов семечковых и косточковых культур методами ИФА и ПЦР. М.: ВСТИСП, 2008. 35с.
- Червякова О.Н., Келдыш М.А. К вопросу о фитосанитарной ситуации в гетерогенной экосистеме травянистых декоративных многолетников в ГБС РАН (вирусные и грибные патогены) // Бюл. ГБС. 2020. Вып. 206. № 4. С. 60–67.
- Шаманин А.А., Корелина В.А., Попова Л.А., Берин М.Н. Изучение видового состава тлей-переносчиков вирусов на посадках картофеля в Архангельской области // Вестник защиты растений. 2017. Т. 4 (94). С. 63–68.
- Шапошников Г.Х. Подотряд Aphididae – тли // Определитель насекомых Европейской части СССР. М.: Наука, 1964. Т. 1. С. 489–616.
- Blackburn T.M., Essl F., Hulme Ph., Jeschke J.M., Kuhn I., Kumschick S., Markova Z., Mrugala A., Netwig W., Pergl J., Pysek P., Rabitsch W., Riccardi A., Rihardson D.M., Sendek A., Vila M., Wilson J.R.U., Winter M., Genovesi P., Bacher S. A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude on their Environmental Impacts // PLOS Biology. 2014. Vol. 12. No. 5. P. 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001850>.
- Boland C.J., Hall R. Index of plant hosts of *Sclerotinia sclerotiorum* // Canadian Journal Plant Pathology. 2009. Vol. 16. Iss. 2. P. 93–108. <https://doi.org/10.1080/07060669409500766>
- Broughton S. Review and Evaluation of Lantana Biocontrol Programs // Biological Control. 2000. Vol. 17. Iss. 3. P. 272–286. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0793>
- Clark M.F., Adams A.M. Characteristics of the microplate method of enzyme-linked immunosorbent assay for the detection of plant viruses // Journal of General Virology. 1977. Vol. 34. Iss. 2. P. 475–483. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-34-3-475>
- Cowling W.A., Sweetingham M.W., Diepeveen D., Cullis B.R. Heritability of resistance to brown spot and root rot of narrow-leaved lupins caused by *Pleiochaeta setosa* (Kirchn) Hungen in field experiments // Plant Breeding. 2006. Vol. 116. No. 4. P. 341–345. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1997.tb01009.x>
- Holman Ja. Los afidos de Cuba. Instituto Cubano del Libro, la Habana, 1974. P. 304.
- Index Fungorum (electronic database) // (<https://www.indexfungorum.org>). Accessed on September 30, 2021.
- International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) (electronic database) // (<https://www.ictvonline.org/virustaxonomy.asp>). Accessed on September 30, 2021.
- Jeschke J.M., Bacher S., Blackburn T.M., Dick J.T.A., Essl F., Evans T., Gaertner M., Hulme Ph., Kuhn I., Mrugala A., Pergl J., Pysek P., Rabitsch W., Riccardi A., Rihardson D.M., Sendek A., Vila M., Winter M., Kumschick S. Defining the Impact of Non-Native Species // Conservation Biology. 2014. Vol. 28. No. 25. P. 1188–1194. <https://doi.org/10.1111/cobi.12299>.

- Keldish M., Pomazkov Y., Arushanova E., Chervyakova O. Vectors as a factor in widening host range for viruses of fruit trees and small fruit crops (some factors of virus epidemiology) // *Acta Horticulturae*. 1998. No. 472 (1). P. 147–153.
- Lambdon P.W., Pysek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarosik V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kuhn I., Marchante H., Perglova I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph. Alien flora of Europa: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Makkouk K., Pappu H. Chapter 11 – Virus Diseases of Peas, Beans, and Faba Bean in the Mediterranean Region // *Advances in Virus Research*. 2012. Vol. 84. P. 367–402. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394314-9.00011-7>
- Notov A.A., Vinogradova Yu. K., Mayorov S.R. On the problem of development and management of regional black books // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. Vol. 2. No. 1. P. 35–45. <https://doi.org/10.1134/S207511711010061>
- Plant Virus (electronic database) // (<https://web.archive.org>). Accessed on July 27, 2021.
- Roossinch M.J. Cucumber mosaic virus, a model for RNA virus evolution // *Molecular Plant Pathology*. 2001. Vol. 2. No. 2. P. 59–63. <https://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2001.00058.x>
- Santoyo G., Orozco-Mossqueda M.C., Govindappa M. Mechanisms of biocontrol and plant growth-promoting activity in soil bacterial species of *Bacillus* and *Pseudomonas*: a review // *Journal Biocontrol Science and Technology*. 2012. Vol. 22 (8). P. 855–872. <https://doi.org/10.1080/09583157.2012.694413>
- Scholthof H.B. Plant virus transport: motions of functional equivalence // *Trends in Plant Science*. 2005. 10 (8). P. 376–382. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.07.002>
- Sivasakthi S., Usharani G., Saranraj P. Biocontrol potentiality of plant growth promoting bacteria (PGPR) – *Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis*: a review // *African Journal of Agricultural Research*. 2014. Vol. 9 (16). P. 1265–1277. <https://doi.org/10.5897/AJAR2013.7914>
- Valtonen A., Jantunen Y., Saarinen K. Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges // *Biological Conservation*. 2006. Vol. 133 (3). P. 389–396. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.06.015>

COMPOSITION AND LEVEL OF ADAPTABILITY OF FUNGAL PATHOGENS AND VIRUSES IN INVASIVE POPULATIONS OF *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. (FABACEAE)

©2023 Keldysh M.A.*, Kuklina A.G., Chervyakova O.N., Tkachenko O.B.

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276, Russia
e-mail: *k.marina2009@mail.ru

The article presents experimental data on the species composition of fungal and viral pathogens in the conditions of the secondary range of *Lupinus polyphyllus*. Tobacco mosaic virus, Bean yellow mosaic virus, Bean common mosaic virus and Pea enation mosaic virus were diagnosed on *Lupinus polyphyllus* for the first time. The issues related to the peculiarities of the adaptability of viruses to invasive plant species are discussed. The preventive role of vectors (*Aphididae*) in the expansion of pathogens and the widening of the spectrum of host plants (susceptible species) is emphasized. Interaction with vectors, including their non-specific species, is one of the mechanisms of virus adaptability, their expansion into new regions and the formation of new pathosystems with invasive plant species. It is concluded that based on the analysis of trophic connections of vectors, it is possible to prognosticate the search for the most effective variants of harmful organisms for the biocontrol of *L. polyphyllus*.

Keywords: *Lupinus polyphyllus*, phytoviruses, fungal pathogen, vectors of viruses, adaptability.