

Тобамовирус крапчатой мозаики томата – новая угроза овощеводству. Результаты оценки серодиагностики для его выявления

* Е.В. КАРИМОВА¹, Ю.А. ШНЕЙДЕР²,
Ю.Н. ПРИХОДЬКО³, Е.Н. ЛОЗОВАЯ⁴,
Т.С. ЖИВАЕВА⁵, И.Г. БАШКИРОВА⁶

^{1, 2, 3, 4, 5, 6} ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений (ФГБУ «ВНИИКР»), р. п. Быково, г. о. Раменский, Московская обл., Россия, 140150

¹ ORCID 0000-0001-6474-8913, e-mail: elenavkar@mail.ru

² ORCID 0000-0002-7565-1241,

e-mail: yury.shneyder@mail.ru

³ e-mail: prihodko_yuri59@mail.ru

⁴ e-mail: evgeniyaf@mail.ru

⁵ e-mail: zhivaeva.vniikr@mail.ru

⁶ ORCID 0000-0001-9014-4179,
e-mail: bashkirova@mail.ru

АННОТАЦИЯ

В последние несколько лет в Российской Федерации наблюдается активное развитие предприятий защищенного грунта, специализирующихся на выращивании овощных культур, главным образом томатов. На успешное производство томатов влияет ряд климатических и биологических факторов. Растения томата поражают более 200 различных вредителей и возбудителей болезней. Вирусные болезни растений являются важным ограничивающим фактором для многих отраслей растениеводства, в том числе овощеводства. Развитие молекулярно-генетических методов диагностики позволило выявить и описать неизвестные до недавнего времени новые вирусные фитопатогены, например представителей рода *Tobamovirus* – вирус коричневой морщинистости плодов томата и вирус крапчатой мозаики томата. В статье представлен обзор научной информации о вирусе крапчатой мозаики томата (Tomato mottle mosaic virus, ToMMV), методах его диагностики, а также оценка применимости тест-системы для проведения иммуноферментного анализа (ИФА). Данный фитопатоген является новым, малоизученным, но очень опасным, вызывающим значительные потери урожая овощных культур в странах своего распространения. Борьба с вирусными болезнями достаточно трудна, поэтому как можно более раннее выявление и ликвидация источников вирусов являются очень важной предпосылкой для предотвращения их распространения на новых территориях. Точная идентификация вирусов до уровня вида имеет решающее значение для предотвращения интродукции и снижения вредоносности вирусных заболеваний. В настоящее время имеется ряд сложностей в дифференциации вирусов рода *Tobamovirus* при проведении диагностики, связанных со схожестью

Tomato mottle mosaic virus – a new threat to vegetable production. Results of the evaluation of serodiagnosis for its detection

* ELENA V. KARIMOVA¹, YURI A. SHNEYDER²,
YURI N. PRIKHODKO³, EVGENIA N. LOZOVAYA⁴,
TATIANA S. ZHIVAeva⁵, IDA G. BASHKIROVA⁶

^{1, 2, 3, 4, 5, 6} FGBU “All-Russian Plant Quarantine Center” (FGBU “VNIKIR”), Bykovo, Urban district Ramensky, Moscow Oblast, Russia, 140150

¹ ORCID 0000-0001-6474-8913, e-mail: elenavkar@mail.ru

² ORCID 0000-0002-7565-1241,

e-mail: yury.shneyder@mail.ru

³ e-mail: prihodko_yuri59@mail.ru

⁴ e-mail: evgeniyaf@mail.ru

⁵ e-mail: zhivaeva.vniikr@mail.ru

⁶ ORCID 0000-0001-9014-4179,
e-mail: bashkirova@mail.ru

ABSTRACT

In the past few years, the Russian Federation has seen an active development of protected ground enterprises specializing in the cultivation of vegetable crops, mainly tomatoes. Successful tomato production is influenced by a number of climatic and biological factors. Tomato plants are infected by more than 200 different pests and pathogens. Plant viral diseases are an important limiting factor for many branches of crop production, including vegetable growing. The development of molecular genetic diagnosis methods has made it possible to identify and describe new viral phytopathogens unknown until recently, for example, representatives of the genus *Tobamovirus* – Tomato brown rugose fruit virus, ToBRFV, and Tomato mottle mosaic virus, ToMMV. The article presents an overview of scientific information about ToMMV, methods of its diagnostics, as well as an assessment of the applicability of the kit for enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA). This phytopathogen is new, little studied, though very dangerous, causing significant losses in vegetable crops in the countries of its distribution. Controlling viral diseases is quite difficult, therefore, the earliest possible identification and elimination of virus sources is a very important prerequisite for preventing their spread to new territories. Accurate identification of viruses down to the species level is critical to prevent the introduction and reduce the severity of viral diseases. Currently, there are some difficulties in the differentiation of the genus *Tobamovirus* viruses during diagnosis, associated with the similarity of the

морфологии вирусных частиц и проявлением перекрестной реакции антител.

Ключевые слова. Tomato mottle mosaic virus, ToMMV, карантин растений, защищенный грунт, вредный организм, иммуноферментный анализ.

ВВЕДЕНИЕ



Развитие овощеводства в Российской Федерации – один из приоритетов государственной политики в сельском хозяйстве, особенно в условиях стремительного процесса импортозамещения (Каримова, Шнейдер, 2020). Производство томатов является важнейшей подотраслью в России, для развития которой Правительством Российской Федерации осуществляется комплекс мер: программы льготного кредитования предприятий агропромышленного комплекса, а также компенсация понесенных инвестиционных затрат на строительство новых тепличных комплексов с современными технологиями овощеводства. Благодаря этим мерам, агропромышленным предприятиям удалось нарастить производство томатов и добиться их частичного импортозамещения. Таким образом, валовой сбор томатов (общий объем томатов, выращенных за год в открытом и защищенном грунте) в 2022 г. в РФ увеличился и достиг 3,15 млн тонн (по данным businessstat.ru).

На производство томатов влияет ряд биологических и климатических условий. Растения томата поражают более 200 вредителей и болезней. В настоящее время возбудители вирусных заболеваний – это важный ограничивающий фактор для многих отраслей растениеводства, в том числе овощеводства, вызывающий значительные экономические потери (Шнейдер и др., 2021). Развитие молекулярно-генетических методов диагностики позволяет выявлять новые, ранее не описанные в научной литературе вирусы, поражающие томат. Так, например, в 2014 г. на юге Израиля была отмечена вспышка нового вирусного фитопатогена, который впоследствии получил название вируса коричневой морщинистости плодов томата (ToBRFV) (Luria et al., 2017).

В 2013 г. в Мексике на образцах растений томата, собранных в 2009 г., был описан другой вирус, также относящийся к роду *Tobamovirus* (Li et al., 2013). Впоследствии этот фитопатоген получил название вируса крапчатой мозаики томата (Tomato mottle mosaic virus, ToMMV). На территории Европы ToMMV был впервые выявлен в 2015 г. в Испании (Ambrós et al., 2017). В настоящий момент вирус крапчатой мозаики томата обнаружен с помощью молекулярных методов диагностики в странах Азии, Европы, Северной и Южной Америки. Sui et al. (2017) и Li et al. (2020) отмечают, что ToMMV, вероятно, распространен более широко, чем известно в настоящее время. Нельзя исключать возможность, что все поздние сообщения

morphology of viral particles and the manifestation of a cross-reaction of antibodies.

Key words. Tomato mottle mosaic virus, ToMMV, plant quarantine, protected ground, pest, ELISA.

INTRODUCTION



The development of vegetable growing in the Russian Federation is one of the priorities of the state policy in agriculture, especially in the context of the rapid import substitution process (Karimova, Schneyder, 2020). Tomato production is the most important sub-sector in Russia, for the development of which the Government of the Russian Federation is implementing a set of measures: preferential lending programs for agro-industrial enterprises, as well as compensation for investment costs incurred for the construction of new greenhouse complexes with modern vegetable growing technologies. Thanks to these measures, agro-industrial enterprises managed to increase the production of tomatoes and achieve their partial import substitution. Thus, the gross harvest of tomatoes (the total volume of tomatoes grown per year in open and protected ground) in Russia increased in 2022 and reached 3.15 million tons (according to businessstat.ru).

Tomato production is influenced by biological and climatic conditions. Tomato plants are affected by more than 200 pests and diseases. Currently, pathogens of viral diseases are an important limiting factor for many branches of crop production, including vegetable growing, causing significant economic losses (Shneyder et al., 2021). The development of molecular genetic diagnosis methods makes it possible to identify new, previously not described in the scientific literature, viruses infecting tomato. For example, in 2014, an outbreak of a new viral phytopathogen was reported in southern Israel, which was later named Tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) (Luria et al., 2017).

In 2013, another virus, also belonging to the genus *Tobamovirus*, was described in Mexico on samples of tomato plants collected in 2009 (Li et al., 2013). Subsequently, this phytopathogen was named Tomato mottle mosaic virus (ToMMV). In Europe, ToMMV was first detected in 2015 in Spain (Ambrós et al., 2017). At present, ToMMV has been detected using molecular diagnosis methods in the countries of Asia, Europe, North and South America. Sui et al. (2017) and Li et al. (2020) note that ToMMV is probably more widespread than currently known. It cannot be ruled out that all recent reports of the closely related Tomato Mosaic Virus (ToMV) are in fact related to ToMMV. In particular, several isolates from Brazil, China, and Iran,

о выявлении близкородственного тобамовируса мозаики томата (ToMV) на самом деле связаны с ToMMV. В частности, несколько изолятов из Бразилии, Китая и Ирана, ранее идентифицированные как ToMV, затем были отнесены к ToMMV (Moreira et al., 2003; Webster et al., 2014; Li et al., 2017). Данный факт подтверждает гипотезу о значительно более широкой распространенности вируса крапчатой мозаики томата (CABI, 2023).

К основным растениям – хозяевам ToMMV относятся томат (*Solanum lycopersicum*), перец стручковый (*Capsicum annuum*) и перец кайенский, или кустарниковый (*Capsicum frutescens*) (Li et al., 2013; 2017). На этих культурах вирус крапчатой мозаики томата встречается как в открытом, так и в защищенном грунте. В открытом грунте вирус также был обнаружен на табаке (*Nicotiana tabacum*) и фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*). В Китае ToMMV выявили на баклажане (*Solanum melongena*) (Chai et al., 2018; Liu et al., 2019), горохе (*Pisum sativum*) (Zhang et al., 2022), фасоли обыкновенной (Li et al., 2020).

В лабораторных условиях в ходе экспериментов механическим путем вирусом крапчатой мозаики томата удалось заразить некоторые виды растений семейств Amaranthaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Cruciferae, Cucurbitaceae, Leguminosae, Solanaceae и Verbenaceae (EPPO, 2022).

Как и для других тобамовирусов, симптомы, вызываемые вирусом крапчатой мозаики томата, могут варьировать в зависимости от таких факторов, как вид заражаемого растения, его сорт, фаза роста, условия окружающей среды, а также наличие совместного заражения.

В литературных источниках исследователи описывают следующие симптомы ToMMV:

- зараженные вирусом растения томата (*Solanum lycopersicum*) становятся низкорослыми, на листьях наблюдается мозаика со светло- и темно-зеленым рисунком, хлороз и некрозы, крапчатость, морщинистость, скручивание, деформация (рис. 1, 2), на нижней поверхности листовых пластинок могут развиваться энации (Tu et al., 2021, Ambrós et al., 2017, Sui et al., 2018, Maudarbaccus et al., 2021). При заражении молодых растений можно наблюдать полную потерю цветков и, следовательно, отсутствие плодоношения (Sui et al., 2017);
- на плодах томата в результате заражения ToMMV развиваются хлоротические пятна и некрозы различной интенсивности: буровато-зеленые пятна, пузырчатые и некротические кольца на созревших плодах; желтые полосы, опоясывающие спелые плоды; желтовато-зеленые пятна на созревающих плодах. Плоды могут неравномерно созревать, кроме того, молодые плоды могут полностью некротизироваться. В некоторых случаях наблюдался также некроз плодовых веточек и чашечек плодов (Sui et al., 2017; Zhan et al., 2018; Maudarbaccus et al., 2021).

Следует отметить, что описанные выше симптомы не являются специфичными для ToMMV, так как очень сходные симптомы на листьях и плодах томата вызывает также ToBRFV (Каримова, Шнейдер, 2020; Шнейдер и др., 2021). ToMMV преодолел устойчивость и заражает некоторые сорта томата, устойчивые к вирусу мозаики томата (ToMV) (Sui et al., 2017).

previously identified as ToMV, were then assigned to ToMMV (Moreira et al., 2003; Webster et al., 2014; Li et al., 2017). This fact confirms the hypothesis of a much wider prevalence of ToMMV (CABI, 2023).

The main ToMMV host plants include *Solanum lycopersicum*, *Capsicum annuum* and *Capsicum frutescens* (Li et al., 2013; 2017). On these crops, ToMMV occurs both in open and protected ground. In open ground, the virus has also been detected on *Nicotiana tabacum* and *Phaseolus vulgaris*. In China, ToMMV was detected on *Solanum melongena* (Chai et al., 2018; Liu et al., 2019), *Pisum sativum* (Zhang et al., 2022), *Phaseolus vulgaris* (Li et al., 2020).

Under laboratory conditions, in the course of experiments, it was possible to mechanically inoculate some plant species of the families Amaranthaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Cruciferae, Cucurbitaceae, Leguminosae, Solanaceae and Verbenaceae with ToMMV (EPPO, 2022).

As with other tobamoviruses, symptoms caused by ToMMV may vary depending on factors such as the plant species being infected, its cultivar, growth phase, environmental conditions, and the presence of co-infection.

In the literature, researchers describe the following ToMMV symptoms:

- virus-infected tomato plants (*Solanum lycopersicum*) become stunted, a mosaic with a light and dark green pattern is observed on the leaves, chlorosis and necrosis, mottling, wrinkling, twisting, deformation (Fig. 1, 2), on the lower surface of the leaf blades may develop enations (Tu et al., 2021, Ambrós et al., 2017, Sui et al., 2018, Maudarbaccus et al., 2021). When young plants are infected, a complete loss of flowers and, consequently, the absence of fruiting can be observed (Sui et al., 2017);
- chlorotic spots and necrosis of varying intensity develop on tomato fruits as a result of infection with ToMMV: brownish-green spots, blistering and necrotic rings on ripe fruits; yellow stripes encircling ripe fruits; yellowish-green spots on ripening fruits. Fruits may ripen unevenly, in addition, young fruits may become completely necrotic. In some cases, necrosis of fruit twigs and fruit calyx has also been observed (Sui et al., 2017; Zhan et al., 2018; Maudarbaccus et al., 2021).

It should be noted that the symptoms described above are not specific for ToMMV, since ToBRFV also causes very similar symptoms on tomato leaves and fruits (Karimova and Shneyder, 2020; Shneyder et al., 2021). ToMMV has overcome resistance and infects some varieties resistant to ToMV (Sui et al., 2017).

When infected with ToMMV, *Capsicum annuum* and *Capsicum frutescens* have shoot top yellowing and necrosis, mosaic, chlorosis and wrinkling, mottling, drying out develop on the leaves (Ambrós et al., 2017; Zhan et al., 2018; Li et al., 2017, 2020; Tu et al., 2021).

Infected *Solanum melongena* observed a mosaic of leaves, dark purple spots on the flowers. These symptoms developed in plants with mixed infection of ToMMV and TMGMV (Chai et al., 2018).



Рис. 1. Деформация листьев растений томата, вызванная ToMMV (фото авторов)

Fig. 1. Leaf deformation of tomato plants caused by ToMMV (photo by the authors)

У растений стручкового (*Capsicum annuum*) и кайенского (*Capsicum frutescens*) перцев при заражении вирусом крапчатой мозаики томата можно наблюдать пожелтение верхушек побегов и некроз, на листьях развиваются мозаика, хлорозы и морщинистость, крапчатость, усыхание (Ambrós et al., 2017; Zhan et al., 2018; Li et al., 2017, 2020; Tu et al., 2021).

На зараженных растениях баклажана (*Solanum melongena*) наблюдали мозаику листьев, темно-фиолетовые пятна на цветках. Эти симптомы развивались у растений со смешанной инфекцией ToMMV и TMGMV (вирус слабой зеленой мозаики табака) (Chai et al., 2018).

У зараженных ToMMV растений фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*) на листьях развивались хлороз и пузырчатость, а при искусственном заражении – некрозы и крапчатость (Li et al., 2020).

Заражение вирусом крапчатой мозаики томата растений гороха (*Pisum sativum*) проявлялось на листьях в виде хлороза, мозаики, деформации и некрозов (Zhang et al., 2022).

Согласно литературным данным, распространенность ToMMV на сельскохозяйственных культурах и в пределах стран является достаточно ограниченной. Можно предположить, что небольшое количество информации об ущербе, вызванном ToMMV, может быть связано с отсутствием на настоящий момент достоверных методов диагностики и отнесением последних выявлений к близкородственному вирусу ToMV.

Infected with ToMMV, *Phaseolus vulgaris* developed chlorosis and blistering on the leaves, and with artificial infection – necrosis and mottling (Li et al., 2020).

When infected with ToMMV, *Pisum sativum* had chlorosis, mosaic, deformation and necrosis of leaves (Zhang et al., 2022).

According to the literature, the prevalence of ToMMV in crops and within countries is rather limited. It can be assumed that a small amount of information about the damage caused by ToMMV may be due to the lack of reliable diagnosis methods at the moment and the assignment of the latest detections to the closely related ToMV.

An outbreak in China in 2016 in protected and open field tomatoes caused a severe reduction in fruit production, with symptoms developing very

rapidly (Zhan et al., 2018). No details explaining and evaluating these losses are given in the literary sources. Li et al. (2020) assume that due to the fact that there are many pathways, the virus can remain viable



Рис. 2. Растение томата, инокулированное ToMMV (Sophie Perrot – GEVES) (<https://gd.eppo.int/taxon/TOMMV0/photos>)

Fig. 2. Tomato plant inoculated with ToMMV (Sophie Perrot – GEVES) (<https://gd.eppo.int/taxon/TOMMV0/photos>)

Вспышка заболевания в Китае в 2016 г. на томатах в условиях защищенного и открытого грунта вызвала серьезное сокращение производства плодов, с очень быстрым развитием симптомов (Zhan et al., 2018). Никаких подробностей, разъясняющих и оценивающих эти потери, в литературных источниках не приводится. Li et al. (2020) полагают: в связи с тем, что имеется большое число путей распространения, что вирус может длительно сохранять жизнеспособность в латентном состоянии и что существует способность заражать растения контактно-механическим путем, в будущем ToMMV, вероятно, станет одним из наиболее вредоносных вирусов для производства овощных культур семейства Solanaceae.

Являясь представителем рода *Tobamovirus*, вирус крапчатой мозаики томата распространяется от растения к растению при контакте, а также механическим путем через зараженные руки, одежду и инструменты сотрудников агропредприятия (в том числе ножи, шпалерные веревки, сельскохозяйственная техника), листогрызущими насекомыми, с загрязненной оросительной водой и с зараженной почвой. Установлено, что ToMMV может быстро распространяться между растениями в результате проведения различных агротехнических мероприятий (Chen et al., 2018; Zhan et al. 2018; Li et al., 2020).

Источниками инфекции этого вируса могут являться зараженные растения и их части, растительные остатки и семена. Здоровые сеянцы могут заражаться при высадке в зараженную почву через поранения, вызванные естественным повреждением корней, без участия переносчиков.

Как и вирус коричневой морщинистости плодов томата, ToMMV также может распространяться шмелями (Karimova et al., 2022; Шнейдер и др., 2021).

Вирус крапчатой мозаики томата, как и другие тобамовирусы, загрязняет оболочки семян растений-хозяев и способен распространяться с семенами.

Таким образом, источниками распространения ToMMV можно назвать следующие:

1. Посадочный и семенной материал – рассада и семена.
2. Насекомые-переносчики – шмели и листогрызущие насекомые.
3. Зараженные плоды.
4. Механическая передача через зараженную воду, инструменты, контейнеры, оборудование, транспортные средства, связанные с цепочкой производства растений-хозяев.
5. Лица, работающие в местах производства растений-хозяев.
6. Почва, питательные среды, субстраты.
7. Пыльца растений-хозяев.
8. Переработанные и высушенные плоды растений-хозяев.

Распространение механическим путем, шмелями и другими насекомыми, пылью, вероятно, имеет значение для распространения вируса внутри мест производства, тогда как инфицированные рассада, семена и плоды могут привести к широкому распространению ToMMV (EPPO, 2023).

Вирионы ToMMV имеют вид жестких палочек длиной 300–310 нм и диаметром 18 нм (Turina et

for a long time in a latent state and can infect plants by contact-mechanical means, in the future ToMMV is likely to become one of the most harmful viruses for the production of Solanaceae family vegetable crops.

Being a genus *Tobamovirus* representative, ToMMV spreads from plant to plant through contact, as well as mechanically through infected hands, clothes and tools of agricultural employees (including knives, trellis ropes, agricultural machinery), leaf-feeding insects, with contaminated irrigation water and contaminated soil. It has been established that ToMMV can quickly spread between plants as a result of various agrotechnical measures (Chen et al., 2018; Zhan et al. 2018; Li et al., 2020).

Pathways of this virus can be infected plants and their parts, plant debris and seeds. Healthy seedlings can become infected when planted in contaminated soil through wounds caused by natural root damage, without the participation of vectors.

Like ToBRFV, ToMMV can also be propagated by bumblebees (Karimova et al., 2022; Shneyder et al., 2021).

ToMMV, like other tobamoviruses, contaminates seed coats of host plants and can spread with seeds.

Thus, the pathways of ToMMV can be the following:

1. Planting and seed material – seedlings and seeds.
2. Insect vectors – bumblebees and leaf-feeding insects.
3. Infected fruits.
4. Mechanical transmission through contaminated water, tools, containers, equipment, vehicles associated with the host plant production chain.
5. Persons working at sites where host plants are produced.
6. Soil, nutrient media, substrates.
7. Pollen of host plants.
8. Processed and dried fruits of host plants.

Spread by mechanical means, bumblebees and other insects, as well as pollen is likely to be important for the spread of the virus within production sites, while infected seedlings, seeds and fruits can lead to ToMMV widespread (EPPO, 2023).

ToMMV virions have the form of rigid rods 300–310 nm long and 18 nm in diameter (Turina et al., 2016; Li et al., 2017; Li et al., 2021) and contain a single genomic RNA molecule consisting of 6398–6399 nucleotides (Li et al., 2021). ToMMV isolates identified on various host plants in various geographically remote regions of the world are characterized by relatively low genetic variability (Li et al., 2017).

Genetically, ToMMV is most closely related to ToMV. Serological cross-reactions have been observed between ToMMV and ToMV (Li et al., 2013). Nevertheless, ToMMV and ToMV are valid species, since their genome-wide identity does not exceed 90% (Adams et al., 2012).

The genetic identity of ToMMV with ToBRFV, TMV, ReMV, and BelPMV is ~81%, ~79%, ~78%, and ~76%, respectively, and for other tobamoviruses does not exceed 69%.

al., 2016; Li et al., 2017; Li et al., 2021) и содержат единственную молекулу геномной РНК, состоящую из 6398–6399 нуклеотидов (Li et al., 2021). Изоляты ToMMV, выявленные на различных растениях-хозяевах в различных географически отдаленных регионах мира, характеризуются относительно невысокой генетической вариабельностью (Li et al., 2017).

Генетически ToMMV наиболее близок к тобамовирусу мозаики томата (ToMV). Между ToMMV и ToMV наблюдаются перекрестные серологические реакции (Li et al., 2013). Тем не менее ToMMV и ToMV являются валидными видами, так как их полногеномная идентичность не превышает 90% (Adams et al., 2012).

Генетическая идентичность ToMMV с тобамовирусами коричневой морщинистости плодов томата (ToBRFV), табачной мозаики (TMV), мозаики ремании (ReMV) и крапчатости сладкого перца (BelPMV) составляет ~81%, ~79%, ~78% и ~76% соответственно, а для остальных тобамовирусов не превышает 69%.

На рынке коммерческих тест-систем для иммуноферментного анализа только фирма DSMZ (Германия) предлагает антитела для диагностики ToMMV, причем с большими оговорками по специфичности из-за ряда ложноспецифических результатов с изолятами близкородственных тобамовирусов. Также публиковались данные о получении китайскими учеными высокоспецифичных антител (Li et al., 2021), однако на момент подготовки статьи они не были представлены на рынке тест-систем.

Установлено, что тест-системы для ИФА и иммунохроматографии к TMV фирмы Agdia (США) реагируют как с TMV, так и с ToMMV. Антитела к ToMV также проявляют перекрестную реакцию к ToMMV (Sui et al., 2017). В связи с этим, например, в диагностическом протоколе Международной семеноводческой федерации (International Seed Federation) для выявления основных тобамовирусов в семенах перца метод ИФА рекомендуется использовать только в качестве предварительного скринингового теста с последующим подтверждением молекулярными методами диагностики.

Борьба с вирусными болезнями достаточно трудна, а в случае эпифитотий требуются уничтожение инфицированных растений, борьба с возможными переносчиками, предотвращение механической передачи, использование растительного материала, свободного от вирусов. Как можно более раннее выявление и ликвидация источников вирусов, использование безвирусного семенного и посадочного материала являются очень важной предпосылкой для успешной борьбы с тобамовирусами (Каримова и др., 2020).

Точная идентификация вирусов до уровня вида имеет решающее значение для предотвращения распространения вирусных заболеваний и снижения их вредоносности. В настоящее время имеется ряд сложностей для осуществления дифференциации некоторых вирусов – представителей рода *Tobamovirus*, таких как TMV, ToMV, ToBRFV и ToMMV. Стоит заметить, что в целом TMV, ToMV, ToBRFV и ToMMV имеют одинаковый круг экономически значимых растений-хозяев и вызывают

On the market of commercial kits for ELISA, only DSMZ (Germany) offers antibodies for diagnosing ToMMV, and with great reservations in specificity due to a number of false-specific results with isolates of closely related tobamoviruses. Also, data were published on the production of highly specific antibodies by Chinese scientists (Li et al., 2021), but at the time of writing, they were not available on the ELISA kit market.

It was found that ELISA kit and Lateral Flow (ImmuStrip) test for TMV (Agdia, USA) react with both TMV and ToMMV. Anti-ToMV antibodies also cross-react with ToMMV (Sui et al., 2017). In this regard, for example, in the diagnostic protocol of International Seed Federation for the detection of the main tobamoviruses in pepper seeds, the ELISA method is recommended to be used only as a preliminary screening test with subsequent confirmation by molecular diagnosis methods.

Controlling viral diseases is quite difficult, and in the case of epiphytotic, the destruction of infected plants, the control of possible vectors, the prevention of mechanical transmission, the use of plant material free of viruses are required. The earliest possible identification and elimination of virus sources, the use of virus-free seed and planting material are a very important prerequisite for the successful control of tobamoviruses (Karimova et al., 2020).

Accurate identification of viruses down to the species level is critical to prevent the spread of viral diseases and reduce their severity. Currently, there are some difficulties in differentiating *Tobamovirus* genus viruses, such as TMV, ToMV, ToBRFV, and ToMMV. It is worth noting that, in general, TMV, ToMV, ToBRFV and ToMMV have the same range of economically important hosts and cause the same symptoms. The virus particles of these viruses have a very similar morphology, in addition, the antibodies of these four viruses show a certain cross-reaction, which causes some difficulties in diagnosis. It should be noted that accurate differentiation of these viruses is necessary due to the fact that TMV, ToMV are not quarantine organisms, and, accordingly, quarantine phytosanitary measures cannot be applied to them, unlike ToBRFV, which is included in the Common List of Quarantine Pests of the Eurasian Economic Union. Should the pest risk analysis of ToMMV show that this pest can enter the Russian Federation and spread on its territory causing great damage to vegetable production, and the potential damage indicator exceeds the conditional threshold, the virus may be recommended for inclusion in the list, since it meets the criteria of a quarantine pest for the Russian Federation. In this regard, the development and improvement of methods for detecting and identifying *Tobamovirus* genus viruses is an urgent task.

The most effective technique for the specific differentiation of tobamoviruses is the use of molecular genetic diagnosis methods. However, in the diagnostic protocol of International Seed Federation for the detection of TMV, ToMV, ToBRFV, ToMMV in seeds, it is recommended to use the ELISA method as a preliminary screening test (ISHI-Veg, 2019). In this regard, the task

одинаковые симптомы. Вирусные частицы указанных видов вирусов имеют очень сходную морфологию, кроме того, антитела этих четырех вирусов проявляют определенную перекрестную реакцию, что вызывает некоторые трудности при проведении диагностики. Необходимо отметить, что точная дифференциация данных вирусов необходима ввиду того, что TMV, ToMV не являются карантинными организмами, и, соответственно, к ним не могут быть применены карантинные фитосанитарные меры, в отличие от ToBRFV, который включен в Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза (ЕПКО ЕАЭС). Если в результате анализа фитосанитарного риска вируса крапчатой мозаики томата будет показано, что данный вредный организм может проникнуть в Российскую Федерацию и распространиться на ее территории, принося большой ущерб овощеводству, а показатель потенциального ущерба превысит условный пороговый, вирус может быть рекомендован для включения в перечень, поскольку отвечает критериям карантинного для РФ организма. В связи с вышесказанным разработка и совершенствование методов выявления и идентификации вирусов рода *Tobamovirus* являются актуальной задачей.

Наиболее эффективным приемом для специфической дифференциации тобамовирусов является использование молекулярно-генетических методов диагностики. Однако следует напомнить, что в диагностическом протоколе Международной семеноводческой федерации для выявления тобамовирусов TMV, ToMV, ToBRFV, ToMMV в семенах рекомендуется использовать метод ИФА в качестве предварительного скринингового теста (ISHI-Veg, 2019). В связи с этим в задачу данного исследования входила оценка специфичности и чувствительности тест-системы ИФА в целях установления возможности ее использования для скрининга образцов на вирус крапчатой мозаики томата.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе тестировали набор реагентов для иммуноферментного анализа ToMMV RT-1267 (DSMZ, Германия); для оценки применимости использовали следующие изоляты и положительные контроли вирусов, поражающих томат:

1. Вирус крапчатой мозаики томата ToMMV PV-1267 (DSMZ, Германия).
2. Вирус табачной мозаики TMV PV-0107 (DSMZ, Германия).
3. Вирус мозаики томата ToMV PV-0141 (DSMZ, Германия).
4. Вирус коричневой морщинистости плодов томата ToBRFV PV-1244 (DSMZ, Германия).
5. Вирус мозаики пегино PepMV PV-1022 (DSMZ, Германия).
6. Вирус пятнистого увядания томата TSWV PV-0393 (DSMZ, Германия).
7. Вирус кустистой карликовости томата TBSV PV-0268 (DSMZ, Германия).
8. Вирус инфекционного хлороза томата TICV PV-1108 (DSMZ, Германия).
9. Вирус хлороза томата ToCV PV-1023 (DSMZ, Германия).

of this study was to evaluate the specificity and sensitivity of the ELISA kit in order to establish the possibility of its use for screening samples for ToMMV.

MATERIALS AND METHODS

We tested a set of reagents for ELISA to ToMMV RT-1267 (DSMZ, Germany); the following isolates and positive controls of tomato viruses were used to assess applicability:

1. ToMMV PV-1267 (DSMZ, Germany).
2. TMV PV-0107 (DSMZ, Germany).
3. ToMV PV-0141 (DSMZ, Germany).
4. ToBRFV PV-1244 (DSMZ, Germany).
5. PepMV PV-1022 (DSMZ, Germany).
6. TSWV PV-0393 (DSMZ, Germany).
7. TBSV PV-0268 (DSMZ, Germany).
8. TICV PV-1108 (DSMZ, Germany).
9. ToCV PV-1023 (DSMZ, Germany).
10. TYLCV PV-0844 (DSMZ, Germany).
11. CMV PV-0929 (DSMZ, Germany).
12. TBRV PV-1070 (DSMZ, Germany).

The preparation of virus isolate extracts was carried out in 1.5 ml Eppendorf tubes.

To assess the sensitivity of the ELISA kit, we serially diluted a concentrated ToMMV isolate ToMMV PV-1267 (DSMZ, Germany) to a concentration 10^{-5} .

Analysis was carried out in the DAS-ELISA format according to the traditional scheme for ELISA in accordance with the protocol of the European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) (Cambra, Shneyder, 2015) and according to the attached instructions from the manufacturer of the kit.

RESULTS OF THE RESEARCH

Viruses spread by host plant seeds are the main threat to discrete introduction into new areas and damage to crops. The risk arising from the uncontrolled import or movement of seed material cannot be underestimated. The high pest risk from *Tobamovirus* genus viruses is associated with a wide range of host plants, the possibility of propagation by seeds, efficient transmission between plants by contact-mechanical means, as well as the genetic variability of tobamoviruses that occurs under the influence of various factors. All of the above often becomes the reason for the impossibility of a timely response to emerging threats from viruses. At the time of outbreaks in one of the regions of the world, it often turns out that the pathogen has already spread to large areas and to many countries, and methods for diagnosing it have not been developed.

Diagnosing ToMMV based on the symptoms analysis cannot be used either for research purposes, let alone for laboratory practice, due to similar symptoms in tobamoviruses among themselves, as well as under the influence of abiotic factors.

During the analysis of the ELISA kit, the results presented in the table were obtained.

It was found that the sensitivity of the analyzed ELISA kit to ToMMV is 10^{-4} ; when diluting the ToMMV PV-1267 isolate to a concentration of 10^{-5} ,

10. Вирус желтой курчавости листьев томата TYLCV PV-0844 (DSMZ, Германия).

11. Вирус огуречной мозаики CMV PV-0929 (DSMZ, Германия).

12. Вирус черной кольчатости томата TBRV PV-1070 (DSMZ, Германия).

Подготовку экстрактов изолятов вирусов осуществляли в пробирках типа Ерпендорф объемом 1,5 мл.

Для оценки чувствительности тест-системы ИФА проводили серийное разведение концентрированного изолята вируса крапчатой мозаики томата ToMMV PV-1267 (DSMZ, Германия) до концентрации 10^{-5} .

Проводили анализ в формате DAS-ELISA по традиционной схеме для иммуноферментного анализа в соответствии с протоколом Европейской и Средиземноморской организации по карантину и защите растений (ЕОКЗР) (Cambra, Shneyder, 2015) и согласно прилагаемой инструкции фирмы – производителя тест-системы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Вирусы, распространяющиеся семенами растений-хозяев, являются главной угрозой для скрытой интродукции на новые территории и причинения вреда сельскохозяйственным культурам. Риск, возникающий в результате бесконтрольного импорта или перемещения семенного материала, сложно недооценить. Высокий фитосанитарный риск от вирусов рода *Tobamovirus* связан с широким кругом растений-хозяев, возможностью распространения семенами, эффективной передачей между растениями контактно-механическим способом, а также генетической изменчивостью тобамовирусов, возникающей под влиянием различных факторов. Все вышесказанное часто становится причиной невозможности своевременного ответа на возникающие от вирусов угрозы. На момент проявления вспышек заболевания в одном из регионов мира часто оказывается, что патоген уже распространился на большие территории и во многие страны, а методы его диагностики не разработаны.

Проведение диагностики вируса крапчатой мозаики томата на основании анализа симптомов не может быть использовано ни для исследовательских целей, ни тем более для лабораторной практики, в связи со сходными симптомами у тобамовирусов между собой, а также при воздействии абиотических факторов.

В ходе анализа тест-системы ИФА были получены результаты, представленные в таблице.

Было установлено, что чувствительность анализируемой тест-системы к вирусу крапчатой мозаики томата составляет 10^{-4} , при разведении изолята ToMMV PV-1267 до концентрации 10^{-5} тест-система сработала отрицательно. Таким образом, вирус может быть не выявлен в случае низкой концентрации в образце или в начальной стадии заражения, в том числе в семенах растений-хозяев.

В ходе исследования специфичности тест-системы наблюдалось повышение значения экстинкции в лунках с вирусом крапчатой мозаики томата, а также близкородственными

Таблица

Испытание чувствительности и специфичности тест-системы ИФА для ToMMV

Table

Testing the sensitivity and specificity of the ELISA kit for ToMMV

№ образца Sample No.	Образец Sample	ToMMV (DSMZ)		
		X Ao	Ao/Ak	**
Оценка специфичности Specificity assessment				
1	TMV PV-0107	0,631	7,70	+
2	ToMV PV-0141	1,117	13,62	+
3	ToBRFV PV-1244	0,390	4,76	+
4	ToMMV PV-1267	2,167	26,43	+
5	TYLCV PV-0844	0,057	1,00	–
6	PepMV PV-1022	0,157	1,91	–
7	TSWV PV-0393	0,425	5,18	+
8	TBRV PV-1070	0,219	2,67	+–
9	TBSV PC-0268	0,075	1,00	–
10	ToCV PV-1023	0,403	4,91	+
11	TICV PV-1108	0,104	1,27	–
12	CMV PV-0929	0,087	1,06	–
Оценка чувствительности Sensitivity assessment				
13	ToMMV PV-1267 (конц.) (concentrated)	2,246	27,39	+
14	ToMMV PV-1267 (10 ⁻¹)	1,859	22,67	+
15	ToMMV PV-1267 (10 ⁻²)	1,619	19,74	+
16	ToMMV PV-1267 (10 ⁻³)	0,973	11,87	+
17	ToMMV PV-1267 (10 ⁻⁴)	0,262	3,20	+
18	ToMMV PV-1267 (10 ⁻⁵)	0,119	1,45	–
19	Отрицательный контроль Negative control	0,082		
20	Положительный контроль Positive control	2,401		

** Заключение о наличии вируса:

«–» – вирус отсутствует (Ao/Ak < 2,0),

«+–», синий цвет текста – недостоверное наличие вируса (Ao/Ak = 2,0–3,0),

«+», красный цвет текста – достоверное наличие вируса (Ao/Ak > 3,0), где

Ao – среднее значение экстинкции образца,

Ak – среднее значение экстинкции отрицательного контроля.

Зеленые ячейки – целевой объект.

** Conclusion about the presence of the virus:

“–” – no virus (Ao/Ak < 2,0),

“+–”, blue text – unreliable presence of a virus (Ao/Ak = 2,0–3,0),

“+”, red text – reliable presence of a virus (Ao/Ak > 3,0), where

Ao – average sample extinction,

Ak – average extinctions of the negative control.

Green cells – target object.

тобамовирусами: табачной мозаики, мозаики томата, коричневой морщинистости плодов томата. Стоит отметить, что производитель тест-системы заявляет наличие возможной ложноположительной реакции с вирусами рода *Tobamovirus*. Однако, кроме этого, было установлено, что антитела, используемые в данной тест-системе, дают ложноспецифическую реакцию с вирусами из других родов – вирусом пятнистого увядания томата (род *Orthotospovirus*) и вирусом хлороза томата (род *Crinivirus*), также наблюдалось повышение уровня экстинкции в лунках с вирусом черной кольчатости томата (род *Nepovirus*). Данный факт говорит о невозможности использования анализируемой тест-системы для предварительного скринингового исследования при диагностике тобамовирусов.

ВЫВОДЫ

Вирус крапчатой мозаики томата, новый представитель рода *Tobamovirus*, является опасным патогеном, который при соответствующих выводах анализа фитосанитарного риска может быть рекомендован к включению в Единый перечень карантинных объектов ЕАЭС.

Распространение ToMMV по континентам, сходная с вирусом коричневой морщинистости плодов томата симптоматика и вредоносность, а также генетическое сходство с вирусом мозаики томата (ToMV) требуют своевременной оценки имеющихся тест-систем, а также разработки новых достоверных методов выявления и идентификации.

После оценки результатов специфичности и чувствительности тест-системы для иммуноферментного анализа ToMMV RT-1267 (DSMZ, Германия) можно сделать вывод о ее низкой специфичности, но при этом достаточной чувствительности, так как вирус был выявлен при разведении экстракта изолята ToMMV в 10 000 раз. Чувствительность тест-системы должна позволить выявлять вирус в том числе в семенах растений-хозяев, поскольку семена служат основным путем проникновения и распространения вируса крапчатой мозаики томата на новые территории.

В связи с низкой специфичностью ИФА возникает необходимость разработки молекулярных методов диагностики вируса крапчатой мозаики томата – как для скрининга образцов, так и для дальнейшего подтверждения результатов отборочного теста. Тестирование образцов молекулярными методами позволит проводить выявление и идентификацию вируса при совместном использовании с серологическими методами либо отдельно от них.

Благодарность. Авторы выражают благодарность руководству ЕОКЗР за любезное разрешение использовать фотоматериалы сайта gd.eppo.int.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Каримова Е.В., Шнейдер Ю.А. Вирус коричневой морщинистости плодов томата – потенциальная угроза для производства томатов и перца // Фитосанитария. Карантин растений. 2020. № 3. С. 7–16.

the ELISA kit did not detect the presence of the virus. Thus, the virus may not be detected in case of low concentration in the sample or in the initial stage of infection, including in the seeds of host plants.

During the study of the specificity of the ELISA kit, an increase in the extinction value was observed in wells with ToMMV, as well as closely related tobamoviruses: TMV, ToMV, ToBRFV. It is worth noting that the manufacturer of the kit claims the presence of a possible false positive reaction with *Tobamovirus* genus viruses. However, in addition, it was found that the antibodies used in this ELISA kit give a false-specific reaction with viruses from other genera – TSWV (genus *Orthotospovirus*) and ToCV (genus *Crinivirus*), there was also an increase in the level of extinction in the wells with TBRV (genus *Nepovirus*). This fact indicates the impossibility of using the analyzed kit for a preliminary screening study in the diagnosis of tobamoviruses.

CONCLUSIONS

ToMMV, a new representative of the genus *Tobamovirus*, is a dangerous pathogen that, subject to the appropriate conclusions of the pest risk analysis, can be recommended for inclusion in the Common List of Quarantine Pests of the EAEU.

The spread of ToMMV across continents, symptoms and harmfulness similar to ToBRFV, as well as genetic similarity with ToMV require timely assessment of available kits, as well as the development of new reliable methods for detection and identification.

After evaluating the results of the specificity and sensitivity of the ELISA kit to ToMMV RT-1267 (DSMZ, Germany), we can conclude that it has low specificity, but sufficient sensitivity, since the virus was detected when the ToMMV isolate extract was diluted 10,000 times. The sensitivity of the kit should make it possible to detect the virus, including in the host plant seeds, since they serve as the main pathway of ToMMV to new territories.

Due to the low specificity of ELISA, there is a need to develop molecular methods for diagnosing ToMMV, both for screening samples and for further confirmation of the results of a screening test. Testing of samples by molecular methods will allow for the detection and identification of the virus when used in conjunction with serological methods or separately from them.

Acknowledgement. The authors would like to thank the EPPO management for their kind permission to use the photos from the gd.eppo.int website.

REFERENCES

1. Karimova E.V., Shneyder Yu.A. Tomato brown rugose fruit virus is a potential threat for the tomato and pepper industry // Plant Health and Quarantine. 2020; 3: 7–16.
2. Shneyder Yu.A., Karimova E.V., Prikhodko Yu.N., Lozovaya E.N., Zhivaeva T.S. Tomato viruses especially dangerous for vegetable growing of Russia // Potato and vegetables. 2021; 6: 3–8.

2. Шнейдер Ю.А., Каримова Е.В., Приходько Ю.Н., Лозовая Е.Н., Живаева Т.С. Вирусы томата, особо опасные для овощеводства России // Картофель и овощи. 2021. № 6. С. 3–8.

3. Adams M.J., Heinze C., Jackson A.O., Kreuze J.F., Macfarlane S.A., Torrance L. Virgaviridae // In: King A.M.O., Lefkowitz E., Adams M.J., Carstens E.B. (ed), Virus taxonomy: Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Elsevier/Academic Press, London, United Kingdom. 2012. P. 1139–1162.

4. Ambrós S., Martínez F., Ivars P., Hernández C., de la Iglesia F., Elena S.F. Molecular and biological characterization of an isolate of Tomato mottle mosaic virus (ToMMV) infecting tomato and other experimental hosts in eastern Spain // European Journal of Plant Pathology. 2017. Vol. 149 (2). P. 261–268. URL: <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1180-2>.

5. Cambra M., Shneyder Y. PM 7/125 (1) ELISA tests for viruses // EPPO Bulletin. 2015. Vol. 45, No. 3. P. 445–449. URL: <https://doi.org/10.1111/epp.12259>.

6. Chai A.L., Chen L.D., Li B.J., Xie X.W., Shi Y.X. First report of a mixed infection of Tomato mottle mosaic virus and Tobacco mild green mosaic virus on eggplants in China // Plant Disease. 2018. Vol. 102 (12), 2668. URL: <https://doi.org/10.1094/pdis-04-18-0686-pdn>.

7. Chen L.Z., Zhang R., Wei B.Q., Wang L.L., Gao Y.P., Zhang W. Molecular identification of Tomato mottle mosaic virus. China Vegetables. 2018. P. 39–43.

8. ISHI-Veg, 2019. Detection of infectious Tobamoviruses in pepper seeds // International Seed Federation. 2019. 8 p.

9. Karimova E., Shneyder Yu., Zhivaeva T., Prikhodko Yu., Lozovaya E. Phytosanitary status, diagnostic methods for TOBRFV and other viruses of *Tobamovirus* genus. Global Food Forum 2021. Dialogue without borders. Tallinn, 2022. С. 55–58.

10. Li R.G., Gao S., Fei Z.J., Ling K.-S. Complete genome sequence of a new tobamovirus naturally infecting tomatoes in Mexico // Genome Announcements. 2013. 1 (5), e00794-13. URL: <http://genomea.asm.org/content/1/5/e00794-13.full>.

11. Li Y.Y., Wang Y., Hu J., Xiao L., Tan G.L., Lan P.X., Liu Y., Li F. The complete genome sequence, occurrence and host range of Tomato mottle mosaic virus Chinese isolate // Virology Journal. 2017. Vol. 14 (15). URL: <https://doi.org/10.1186/s12985-016-0676-2>.

12. Li Y.Y., Zhou W.P., Lu S.Q., Chen D.R., Dai J.H., Guo Q.Y., Liu Y., Li F., Tan G.L. Occurrence and biological characteristics of Tomato mottle mosaic virus on Solanaceae crops in China // Scientia Agricultura Sinica. 2020. Vol. 53 (3). P. 539–550.

13. Li X., Guo L., Guo M., Qi D., Zhou X., Li F., Wu J. Three highly sensitive monoclonal antibody-based serological assays for the detection of Tomato mottle mosaic virus // Phytopathol Res. 2021. Vol. 3. P. 23. URL: <https://doi.org/10.1186/s42483-021-00100-2>.

14. Liu Y., Li F., Li Y.Y., Zhang S.B., Gao X., Xie Y., Yan F., Zhang A.S., Dai L.Y., Cheng Z.B., Ding M., Niu Y.B., Wang S.J., Che H.Y., Jiang T., Shi X.B., He Z.F., Wu Y.F., Zhang D.Y., Qing L., Yan W.R., Yang X.H., Tang Y.F., Zheng H.Y., Tang Q.J., Zhang S.B., Zhang D.F., Cai L., Tao X.R. Identification, distribution and occurrence of viruses in the main vegetables of China // Scientia Agricultura Sinica. 2019. Vol. 52 (2). P. 239–261.

3. Adams M.J., Heinze C., Jackson A.O., Kreuze J.F., Macfarlane S.A., Torrance L. Virgaviridae // In: King A.M.O., Lefkowitz E., Adams M.J., Carstens E.B. (ed), Virus taxonomy: Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Elsevier/Academic Press, London, United Kingdom. 2012. P. 1139–1162.

4. Ambrós S., Martínez F., Ivars P., Hernández C., de la Iglesia F., Elena S.F. Molecular and biological characterization of an isolate of Tomato mottle mosaic virus (ToMMV) infecting tomato and other experimental hosts in eastern Spain // European Journal of Plant Pathology. 2017. Vol. 149 (2). P. 261–268. URL: <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1180-2>.

5. Cambra M., Shneyder Y. PM 7/125 (1) ELISA tests for viruses // EPPO Bulletin. 2015. Vol. 45, No. 3. P. 445–449. URL: <https://doi.org/10.1111/epp.12259>.

6. Chai A.L., Chen L.D., Li B.J., Xie X.W., Shi Y.X. First report of a mixed infection of Tomato mottle mosaic virus and Tobacco mild green mosaic virus on eggplants in China // Plant Disease. 2018. Vol. 102 (12), 2668. URL: <https://doi.org/10.1094/pdis-04-18-0686-pdn>.

7. Chen L.Z., Zhang R., Wei B.Q., Wang L.L., Gao Y.P., Zhang W. Molecular identification of Tomato mottle mosaic virus. China Vegetables. 2018. P. 39–43.

8. ISHI-Veg, 2019. Detection of infectious Tobamoviruses in pepper seeds // International Seed Federation. 2019. 8 p.

9. Karimova E., Shneyder Yu., Zhivaeva T., Prikhodko Yu., Lozovaya E. Phytosanitary status, diagnostic methods for TOBRFV and other viruses of *Tobamovirus* genus. Global Food Forum 2021. Dialogue without borders. Tallinn, 2022. P. 55–58.

10. Li R.G., Gao S., Fei Z.J., Ling K.-S. Complete genome sequence of a new tobamovirus naturally infecting tomatoes in Mexico // Genome Announcements. 2013. 1 (5), e00794-13. URL: <http://genomea.asm.org/content/1/5/e00794-13.full>.

11. Li Y.Y., Wang Y., Hu J., Xiao L., Tan G.L., Lan P.X., Liu Y., Li F. The complete genome sequence, occurrence and host range of Tomato mottle mosaic virus Chinese isolate // Virology Journal. 2017. Vol. 14 (15). URL: <https://doi.org/10.1186/s12985-016-0676-2>.

12. Li Y.Y., Zhou W.P., Lu S.Q., Chen D.R., Dai J.H., Guo Q.Y., Liu Y., Li F., Tan G.L. Occurrence and biological characteristics of Tomato mottle mosaic virus on Solanaceae crops in China // Scientia Agricultura Sinica. 2020. Vol. 53 (3). P. 539–550.

13. Li X., Guo L., Guo M., Qi D., Zhou X., Li F., Wu J. Three highly sensitive monoclonal antibody-based serological assays for the detection of Tomato mottle mosaic virus // Phytopathol Res. 2021. Vol. 3. P. 23. URL: <https://doi.org/10.1186/s42483-021-00100-2>.

14. Liu Y., Li F., Li Y.Y., Zhang S.B., Gao X., Xie Y., Yan F., Zhang A.S., Dai L.Y., Cheng Z.B., Ding M., Niu Y.B., Wang S.J., Che H.Y., Jiang T., Shi X.B., He Z.F., Wu Y.F., Zhang D.Y., Qing L., Yan W.R., Yang X.H., Tang Y.F., Zheng H.Y., Tang Q.J., Zhang S.B., Zhang D.F., Cai L., Tao X.R. Identification, distribution and occurrence of

15. Luria N., Smith E., Reingold V., Bekelman I., Lapidot M., Levin I., Elad N., Tam Y., Sela N., Abu-Ras A., Ezra N., Haberman A., Yitzhak L., Lachman O. & Dombrovsky A. A New Israeli *Tobamovirus* Isolate Infects Tomato Plants Harboring Tm-2 2 Resistance Genes // PLoS ONE. 2017. P. 1–19. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170429>.
16. Maudarbaccus F., Lobin K., Vally V., Gungoo-singh-Bunwaree A., Menzel W. First report of Tomato mottle mosaic virus on tomato in Mauritius // New Disease Reports. 2021. Vol. 44 (Issue 2), e12041.
17. Moreira S.R., Eiras M., Chaves A.L.R., Galletti S.R., Colariccio A. Characterization of the Tomato mosaic virus infecting tomato in Sao Paulo State, Brazil // Fitopatologia Brasileira. 2003. Vol. 28. P. 602–607.
18. Sui X.L., Zheng Y., Li R.G., Chellappan P., Tian T.Y., Groth-Helms D., Keinath A.P., Fei Z.J., Wu Z.J., Ling K.S. Molecular and biological characterization of Tomato mottle mosaic virus and development of RT-PCR detection // Plant Disease. 2017. Vol. 101 (5). P. 704–711. URL: <https://doi.org/10.1094/pdis-10-16-1504-re>.
19. Sui X., Li R., Padmanabhan C., Ling K.-S. Molecular, serological, and biological characterization of the emerging Tomato mottle mosaic virus on tomato // Acta Hort. 2018. № 1207. P. 281–286. – V International Symposium on Tomato Diseases: Perspectives and Future Directions in Tomato Protection.
20. Tu L., Wu S., Gao D., Liu Y., Zhu Y., Ji Y. Synthesis and characterization of a full-length infectious cDNA clone of Tomato mottle mosaic virus // Viruses. 2021. 13, 1050. URL: <https://doi.org/10.3390/v13061050>.
21. Turina M., Geraats B.P.J., Ciuffo M. First report of Tomato mottle mosaic virus in tomato crops in Israel // New Disease Reports. 2016.33: 1. URL: http://www.ndrs.org.uk/pdfs/033/NDR_033001.pdf.
22. Webster C.G., Roskopf E.N., Lucas L., Meltinger H.C., Adkins S. First report of Tomato mottle mosaic virus infecting tomato in the United States // Plant Health Progress. 2014. No. October: PHP-RS-14-0023. URL: <https://doi.org/10.1094/PHP-BR-14-0023>.
23. Zhan B.-H., Cao N., Wang K.-N., Zhou X.-P. Detection and characterization of an isolate of Tomato mottle mosaic virus infecting tomato in China // Journal of Integrative Agriculture. 2018. Vol. 17 (5). P. 1207–1212. URL: [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(17\)61895-1](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61895-1).
24. Zhang S., Tan G., Li F. First report of pea as a natural host of Tomato mottle mosaic virus in China // Plant Disease. 2022. Vol. 106, No. 2. P. 775.
25. Готовые обзоры рынков [Электронный ресурс]. URL: <https://businessstat.ru> (дата обращения: 15.03.2023).
26. Глобальная база данных ЕОКЗР [Электронный ресурс]. URL: <https://gd.eppo.int> (дата обращения: 15.03.2023).
27. Crop Protection Compendium [Электронный ресурс]. URL: <https://cabi.org> (дата обращения: 15.03.2023).
- viruses in the main vegetables of China // Scientia Agricultura Sinica. 2019. Vol. 52 (2). P. 239–261.
15. Luria N., Smith E., Reingold V., Bekelman I., Lapidot M., Levin I., Elad N., Tam Y., Sela N., Abu-Ras A., Ezra N., Haberman A., Yitzhak L., Lachman O. & Dombrovsky A. A New Israeli *Tobamovirus* Isolate Infects Tomato Plants Harboring Tm-2 2 Resistance Genes // PLoS ONE. 2017. P. 1–19. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170429>.
16. Maudarbaccus F., Lobin K., Vally V., Gungoo-singh-Bunwaree A., Menzel W. First report of Tomato mottle mosaic virus on tomato in Mauritius // New Disease Reports. 2021. Vol. 44 (Issue 2), e12041.
17. Moreira S.R., Eiras M., Chaves A.L.R., Galletti S.R., Colariccio A. Characterization of the Tomato mosaic virus infecting tomato in Sao Paulo State, Brazil // Fitopatologia Brasileira. 2003. Vol. 28. P. 602–607.
18. Sui X.L., Zheng Y., Li R.G., Chellappan P., Tian T.Y., Groth-Helms D., Keinath A.P., Fei Z.J., Wu Z.J., Ling K.S. Molecular and biological characterization of Tomato mottle mosaic virus and development of RT-PCR detection // Plant Disease. 2017. Vol. 101 (5). P. 704–711. URL: <https://doi.org/10.1094/pdis-10-16-1504-re>.
19. Sui X., Li R., Padmanabhan C., Ling K.-S. Molecular, serological, and biological characterization of the emerging Tomato mottle mosaic virus on tomato // Acta Hort. 2018. № 1207. P. 281–286. – V International Symposium on Tomato Diseases: Perspectives and Future Directions in Tomato Protection.
20. Tu L., Wu S., Gao D., Liu Y., Zhu Y., Ji Y. Synthesis and characterization of a full-length infectious cDNA clone of Tomato mottle mosaic virus // Viruses. 2021. 13, 1050. URL: <https://doi.org/10.3390/v13061050>.
21. Turina M., Geraats B.P.J., Ciuffo M. First report of Tomato mottle mosaic virus in tomato crops in Israel // New Disease Reports. 2016.33: 1. URL: http://www.ndrs.org.uk/pdfs/033/NDR_033001.pdf.
22. Webster C.G., Roskopf E.N., Lucas L., Meltinger H.C., Adkins S. First report of Tomato mottle mosaic virus infecting tomato in the United States // Plant Health Progress. 2014. No. October: PHP-RS-14-0023. URL: <https://doi.org/10.1094/PHP-BR-14-0023>.
23. Zhan B.-H., Cao N., Wang K.-N., Zhou X.-P. Detection and characterization of an isolate of Tomato mottle mosaic virus infecting tomato in China // Journal of Integrative Agriculture. 2018. Vol. 17 (5). P. 1207–1212. URL: [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(17\)61895-1](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61895-1).
24. Zhang S., Tan G., Li F. First report of pea as a natural host of Tomato mottle mosaic virus in China // Plant Disease. 2022. Vol. 106, No. 2. P. 775.
25. Ready market reviews [Electronic resource]. URL: <https://businessstat.ru> (last accessed: 15.03.2023).
26. EPPO Global Database [Electronic resource]. URL: <https://gd.eppo.int> (last accessed: 15.03.2023).
27. Crop Protection Compendium [Electronic resource]. URL: <https://cabi.org> (last accessed: 15.03.2023).

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Каримова Елена Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, начальник научно-методического отдела вирусологии и бактериологии ФГБУ «ВНИИКР», р. п. Быково, г. о. Раменский, Московская обл., Россия; *ORCID 0000-0001-6474-8913, e-mail: elenavkar@mail.ru.*

Шнейдер Юрий Андреевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, начальник научно-методического и экспериментального центра ФГБУ «ВНИИКР», р. п. Быково, г. о. Раменский, Московская обл., Россия; *ORCID 0000-0002-7565-1241, e-mail: yury.shneyder@mail.ru.*

Приходько Юрий Николаевич, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник научно-методического отдела вирусологии и бактериологии ФГБУ «ВНИИКР», р. п. Быково, г. о. Раменский, Московская обл., Россия; *e-mail: prihodko_yuri59@mail.ru.*

Лозовая Евгения Николаевна, научный сотрудник отдела аспирантуры ФГБУ «ВНИИКР», р. п. Быково, г. о. Раменский, Московская обл., Россия; *e-mail: evgeniyaf@mail.ru.*

Живаева Татьяна Степановна, научный сотрудник научно-методического отдела вирусологии и бактериологии ФГБУ «ВНИИКР», р. п. Быково, г. о. Раменский, Московская обл., Россия; *e-mail: zhivaeva.vniikr@mail.ru.*

Башкирова Ида Геннадьевна, младший научный сотрудник, и. о. начальника научно-методического отдела вирусологии и бактериологии ФГБУ «ВНИИКР», р. п. Быково, г. о. Раменский, Московская область, Россия; аспирант ФГАОУ ВО «РУДН», г. Москва, Россия; *ORCID 0000-0001-9014-4179, e-mail: bashkirovaaid@mail.ru.*

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Elena Karimova, PhD in Biology, Senior Researcher, Head of Research and Methodology Department of Virology and Bacteriology, FGBU "VNIICR", Bykovo, Urban district Ramensky, Moscow Oblast, Russia; *ORCID 0000-0001-6474-8913, e-mail: elenavkar@mail.ru.*

Yuri Shneyder, PhD in Biology, Leading Researcher, Head of Research and Methodology and Experimental Center, FGBU "VNIICR", Bykovo, Urban district Ramensky, Moscow Oblast, Russia; *ORCID 0000-0002-7565-1241, e-mail: yury.shneyder@mail.ru.*

Yuri Prikhodko, PhD in Agriculture, Leading Researcher, Research and Methodology Department of Virology and Bacteriology, FGBU "VNIICR", Bykovo, Urban district Ramensky, Moscow Oblast, Russia; *e-mail: prihodko_yuri59@mail.ru.*

Evgenia Lozovaya, Researcher of Post-Graduate Studies Department, FGBU "VNIICR", Bykovo, Urban district Ramensky, Moscow Oblast, Russia; *e-mail: evgeniyaf@mail.ru.*

Tatiana Zhivaeva, Researcher, Research and Methodology Department of Virology and Bacteriology, FGBU "VNIICR", Bykovo, Urban district Ramensky, Moscow Oblast, Russia; *e-mail: zhivaeva.vniikr@mail.ru.*

Ida Bashkirova, Junior Researcher, Acting Head of Research and Methodology Department of Virology and Bacteriology, FGBU "VNIICR", Bykovo, Urban district Ramensky, Moscow Oblast, Russia; postgraduate student of RUDN University, Moscow, Russia; *ORCID 0000-0001-9014-4179, e-mail: bashkirovaaid@mail.ru.*