

# ТАКСОНОМИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ ВИРОИДОВ

А.А. Колонцов, Московский областной педагогический университет

В.Г. Заец, Российский университет дружбы народов

В настоящее время о вириодах опубликовано достаточно много сведений [2, 4, 5, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16]\*. В 6-м докладе Международного комитета по таксономии вирусов (МКТВ) перечислено 29 вириодов,

причем 20 из них были секвенированы [9]. Список вириодов в 7-м докладе МКТВ возрос до 34 видов [10]. Их перечень и некоторые таксономические характеристики приведены в табл. 1. Некоторые вириоды, в част-

Таблица 1. Список видов вириодов по данным 7-го доклада МКТВ

Код базы данных МКТВ	Русское название	Английское название	Сокращенное название	Размеры, в нуклеотидах	Синонимы
80.001.0.01.002.	Вириод карликовости хризантем	Chrysanthemum stunt viroid	CSVd	354, 356	
80.001.0.01.003.	Вириод экзокортика цитрусовых	Citrus exocortis viroid	CEVd	370—375, 463	Indian tomato bunchy top viroid
80.001.0.01.004.	Латентный вирус колумнеи	Columnnea latent viroid	CLVd	370, 372	
80.001.0.01.005.	Вириод ирезине -1	Iresine viroid 1	IrVd	370	
80.001.0.01.006.	Мексиканский вириод папеты — паслена сердцелистного ( <i>Solanum cardiophyllum</i> )	Mexican papita viroid	MPVd		
80.007.0.01.007.	Вириод веретеновидности клубней картофеля	Potato spindle tuber viroid	PSTVd	356, 359—360	
80.001.0.01.008.	Вириод апикальной карликовости томата	Tomato apical stunt viroid	TASVd	360—363	
80.001.0.01.009.	Вириод «планта мачо» томата	Tomato planta macho viroid	TPMVd	360	
80.001.0.02.001	Вириод карликовости хмеля	Hop stunt viroid	HSVd	295—303	Citrus cachexia viroid Cucumber pale fruit viroid Peach dapple viroid Plum dapple viroid
80.001.0.03.002.	Вириод цитрусовых - IV	Citrus viroid IV	CVd-IV	284	
80.001.0.03.003.	Вириод болезни каданг-каданг кокосовых пальм	Coconut cadang-cadang viroid	CCCVd	246—247, 287—301	
80.001.0.03.004.	Вириод болезни тинангайя кокосовых пальм	Coconut tinangaja viroid	CTiVd	254	
80.001.0.03.005.	Латентный вириод хмеля	Hop latent viroid	HLVd	256	
80.001.0.04.001.	Вириод морщинистости плодов яблони	Apple scar skin viroid	ASSVd	329—330	Dapple apple viroid Pear rusty skin viroid Japanese pear fruit dimple viroid
80.001.0.04.002.	Вириод ямчатости плодов яблони	Apple dimple fruit viroid	ADFVd	306—307	
80.003.0.04.003.	Австралийский вириод винограда	Australian grapevine viroid	AGVd	369	
80.001.0.04.004.	Вириод усыхания листьев цитрусовых	Citrus bent leaf viroid	CBLVd	318	
80.001.0.04.005.	Вириод цитрусовых - III	Citrus viroid III	CVd-III	294, 297	
80.001.0.04.006.	Вириод желтой крапчатости винограда - 1	Grapevine yellow speckle viroid 1	GYSVd-1	366—368	
80.001.0.04.007.	Вириод желтой крапчатости винограда - 2	Grapevine yellow speckle viroid 2	GYSVd-2	363	
80.001.0.04.008.	Вириод пузырчатого рака груши	Pear blister canker viroid	PBCVd	315—316	
80.001.0.05.001.	Вириод колеуса Блюме - 1	Coleus blumei viroid 1	CbVd-1	248, 250—251	
80.001.0.05.002.	Вириод колеуса Блюме - 2	Coleus blumei viroid 2	CbVd-2	301—302	
80.001.0.05.003.	Вириод колеуса Блюме - 3	Coleus blumei viroid 3	CbVd-3	361—362, 364	
80.002.0.01.001.	Вириод солнечного ожога авокадо	Avocado sunblotch viroid	ASBVd	246—250	
80.002.0.02.001	Вириод латентной мозаики персика	Peach latent mosaic viroid	PLMVd		
80.002.0.02.002	Вириод хлоротической крапчатости хризантем	Chrysanthemum chlorotic mottle viroid	CChMVd		
80.000.0.00.001.	Вириод морщинистости плодов яблони	Apple fruit crinkle viroid	AFCVd		
80.000.0.00.002.	Вириодоподобная РНК, вызывающая мозаику черники	Blueberry mosaic viroid-like RNA	BluMVd-RNA		
80.000.0.00.003.	Вириод задержки роста (карликовости) репейника	Burdock stunt viroid	BuSVd		
80.000.0.00.004.	Латентный вириод баклажана	Eggplant latent viroid	ELVd		
80.000.0.00.005.	Вириод задержки роста табака клейкого	Nicotiana glutinosa stunt viroid	NGSVd		
80.000.0.00.006.	Вириод крапчатой мозаики коянуса	Pigeon pea mosaic mottle viroid	PMMVd		
80.000.0.00.007.	Вириод кустиковости верхушки томата	Tomato bunchy top viroid	TBTVd		

\* - Со списком литературы можно ознакомиться на сайте [www.agroxxi.ru](http://www.agroxxi.ru)

ности возбудители экзокортиса цитрусовых, веретеновидности клубней картофеля, болезни каданг-каданг кокосовых пальм, наносят значительный ущерб сельскохозяйственному производству [3]. Помимо двух последних вириодов в перечень вредных организмов, имеющих карантинное значение для Европы, внесены вириоды карликовости хризантем и латентной мозаики персика [1].

Цель данной работы – обобщение литературных данных, касающихся классификации и таксономии вириодов.

Особые свойства вириодов приводят к тому, что они не вполне укладываются в систему классификации вирусов, которая основана на структурно-функциональных характеристиках. В качестве таксономических при-

знаков вирусов рассматривают тип и организацию их генома, стратегию репликации, структуру вириона, тип хозяина, клеточный и тканевой тропизм, особенности вызываемой патологии, способ передачи, физико-химические свойства вирионов, антигенные свойства вирусных белков [10]. Идентификация и классификация вириодов основана в первую очередь на анализе их нуклеотидных последовательностей. Таксономическое значение также имеют способ и место репликации. Если при сравнении двух вириодов уровень гомологии последовательностей меньше 90%, их обычно рассматривают как разные виды. Если уровень гомологии больше 90%, то сравниваемые вириоды считают за варианты одного вида. Выделяют 2 семейства вириодов – Pospiviroidae (так называемая группа В) и Avsunviroidae (группа А) [6,10,16]. Семейство Pospiviroidae включает 24 вида, Avsunviroidae – 3. Еще 7 видов не отнесены к какому-либо семейству или роду. Роды внутри семейств формируют, объединяя виды с гомологичными нуклеотидными последовательностями. Перечень семейств, родов и видов вириодов представлен в табл. 2.

У представителей семейства Pospiviroidae кольцевая РНК имеет форму палочки длиной около 50 нм. Вторичная структура *in vitro* образована короткими 2-цепочечными участками, разделенными небольшими 1-цепочечными петлями. Такая организация РНК позволяет условно различать верхнюю и нижнюю цепи. Вторичная структура денатурирует в 1-цепочечное кольцо длиной около 100 нм, причем температура плавления в 10 мМ растворе Na<sup>+</sup> составляет приблизительно 50°C. В молекуле РНК выделяют 5 структурных доменов – центральный, патогенный, вариабельный, терминальный левый и терминальный правый. В центральном домене присутствует центральная консервативная область. Она образована двумя консервативными последовательностями нуклеотидов, располагающихся соответственно на верхней и нижней цепях. Консервативная последователь-

Таблица 2. Семейства вириодов

Семейство	Род	Типичный представитель	Другие виды рода
Pospiviroidae	<i>Pospiviroid</i>	Potato spindle tuber viroid	Chrysanthemum stunt viroid Citrus exocortis viroid Columnea latent viroid Iresine viroid Mexican papita viroid Tomato apical stunt viroid Tomato planta macho viroid
	<i>Hostuviroid</i>	Hop stunt viroid	
	<i>Cocadviroid</i>	Coconut cadang-cadang viroid	Citrus viroid IV Coconut tinangaja viroid Hop latent viroid
	<i>Apscaviroid</i>	Apple scar skin viroid	Apple dimple fruit viroid Australian grapevine viroid Citrus bent leaf viroid Citrus viroid III Grapevine yellow speckle viroid 1 Grapevine yellow speckle viroid 2 Pear blister canker viroid
	<i>Coleviroid</i>	Coleus blumei viroid 1	Coleus blumei viroid 2 Coleus blumei viroid 3
Avsunviroidae	<i>Avsunviroid</i>	Avocado sunblotch viroid	
	<i>Pelamoviroid</i>	Peach latent mosaic viroid	Chrysanthemum chlorotic mottle viroid
	<i>Elaviroid</i>	Eggplant latent viroid	
Неклассифицированные вириоды			Blueberry mosaic viroid-like RNA Burdock stunt viroid Nicotiana glutinosa stunt viroid Pigeon pea mosaic mottle viroid Tomato bunchy top viroid

ность на верхней цепи фланкирована инвертированными повторами. Две другие консервативные последовательности составляют терминальную консервативную область и терминальную консервативную шпильку. Первая из них обнаружена у всех представителей рода *Pospiviroid* и *Apscaviroid*, а также у двух самых крупных представителей рода *Coleviroid*. Терминальная консервативная шпилька присутствует у всех видов родов *Hostuviroid* и *Cocadviroid*.

Семейство *Avsunviroidae* образовано вириодами с саморасщепляющимися РНК. У них нет центральной консервативной области. Вириод солнечного ожога авокадо *in vitro* обладает палочкообразной структурой, тогда как для вириодов латентной мозаики персика и хлоротической крапчатости хризантем характерна сложная разветвленная форма, напоминающая цветок ромашки: от центрального ядра отходят несколько шпилек. Размножаются в хлоропластах.

Изучение неклассифицированного ранее латентного вируса баклажана привело к предложению о выделении его в качестве типичного вида третьего рода *Elaviroid* в семействе Avsunviroidae [8]. Вириод вызывает бессимптомную инфекцию у баклажана. Передается горизонтально и через семена. Кольцевая РНК из 332–335 нуклеотидов образует вторичную палочкообразную структуру (как у *Avsunviroid*) и обладает рибозимной активностью. Центральная консервативная область отсутствует. Структура области, связанной с рибозимной активностью, отличается от аналогичной области вириода солнечного ожога авокадо (*Avsunviroid*) и сходна с таковой у вириода латентной мозаики персика (*Pelamoviroid*). Вириод отличается высокой вариабельностью, которая превосходит установленный видовой предел в 90% гомологии нуклеотидных последовательностей, но в данном случае этот единственный критерий, по-видимому, недостаточен для выделения нескольких видов. XX

## Литература

1. Вредные организмы, имеющие карантинное значение для Европы: Информационные данные по карантинным вредным организмам для Европейского Союза и Европейской и Средиземноморской организации по защите растений (ЕОЗР). М.: Колос, 1996, 912 с.
2. Жданов В.М. Эволюция вирусов. М.: Медицина, 1990, 376 с.
3. Келдыш М.А., Помазков Ю.И. Вирусы, виоиды и микоплазмы растений. М.: Изд-во РУДН, 2003, 156с.
4. Макаров В.В., Помазков Ю.И., Панин А.Н., Буцацкий Л.П. Неканонические патогены: виоиды и трансмиссивные генетические детерминанты патогенности. // Вестн. Рос. акад. с.-х. наук., 1999, №6, с.24-28.
5. Можяева К.А., Васильева Т.Я. Вироидные болезни растений. М., 1985, 60с.
6. Bussiere F., Lehoux J., Thompson D. A., Skrzeczkowski L. J., Perreault J.-P. Subcellular localization and rolling circle replication of peach latent mosaic viroid: hallmarks of group a viroids. // J. of Virol., 1999, v. 73, № 8, p. 6353-6360.
7. Diener, T.O. Potato spindle tuber "virus" TV. A replicating low molecular weight RNA. // Virology, 1971, v. 45, №2, p.411-428.
8. Fadda Z., Daròs J. A., Fagoaga C., Flores R., Duran-Vila N. Eggplant Latent Viroid, the Candidate Type Species for a New Genus within the Family Avsunviroidae (Hammerhead Viroids). // J. of Virol., 2003, v. 77, №11, p. 6528-6532.
9. Murphy F.A., Fauquet C.M., Bishop D.H.L., Ghabrial S.A., Jarvis A.W., Martelli G.P., Mayo M.A., Summers M.D. Virus taxonomy. Classification and nomenclature of viruses. Sixth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. // Arch. Virol., 1995, Suppl. 10, 586 pp.
10. Regenmortel M.H.V. van, Fauquet C.M., Bishop D.H.L., Carstens E.B., Estes M.K., Lemon S.M., Maniloff J., Mayo M.A., McGeoch D.J., Pringle C.R., Wickner R.B. Virus taxonomy. Seventh report of the international committee on taxonomy of viruses, Academic press, 2000, 1162 pp.
11. Rezaian M.A. Australian grapevine viroid--evidence for extensive recombination between viroids. // Nucl. Acids Res., 1990, v.18, № 7, p. 1813-1818.
12. Sanger, H. L., Schiebel, L., Riedel, T., Pelissier, T., Wassenegger, M. // In Biology of Plant-Microbe Interactions, eds. Stacey, G. Mullin, B. & Gresshoff, P. M. (Int. Soc. for Molecular Plant-Microbe Interactions, St. Paul), 1996, p. 533-540.
13. Tabler M, Tsagris M. Viroids: petite RNA pathogens with distinguished talents.// Trends Plant Sci., 2004, 9: 339-348.
14. Wang M.-B., Bian X.-Y. , Wu L.-M., Liu L.-X, Smith N. A., Isenegger D., Wu R.-M., Masuta C., Vance V. B. , Watson J. M., Rezaian A. , Dennis E. S., Waterhouse P. M. On the role of RNA silencing in the pathogenicity and evolution of viroids and viral satellites.// Proc. Natl Acad. Sci. USA , 2004, v.101, №9, p.3275-3280.
15. Baez J. Subcellular life forms. // <http://math.ucr.edu/home/baez/subcellular.html#Viroids>
16. Wickner R. Viroids and Virusoids . Just as nucleic acids can carry out enzymatic reactions, proteins can be genes. // <http://www-micro.msb.le.ac.uk/3035/Viroids.html>
17. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ICTBdB/index.htm>