

УДК 575.8:632.38: (635.63+635.649+635.9)

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОСВЯЗИ ИЗОЛЯТОВ ВИРУСА ОГУРЕЧНОЙ МОЗАИКИ (*CUCUMBER MOSAIC VIRUS*) ИЗ ОГУРЦА (*CUCUMIS SATIVUS*), ПЕРЦА (*CAPSICUM ANNUUM*) И АГЕРАТУМА (*AGERATUM HOUSTONIANUM*)

Гнутова Р.В. – доктор биологических наук, профессор лаборатории вирусологии

Несмелов И.Б. – ведущий инженер лаборатории вирусологии

ФГБУН Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения

Российской академии наук

690022, Россия, г. Владивосток, 22, проспект 100 лет Владивостоку, 159

E-mails: girina.vl@mail.ru; ibss@eastnet.febras.ru, agarinor@gmail.com

Изучали нуклеотидные последовательности двух приморских изолятов вируса огуречной мозаики, выявленных из растений огурца и агератума Хоустона, а также северокорейского изолята из перца. Были выявлены филогенетические взаимосвязи между ними и изолятами вируса, депонированными в Genbank, для уточнения внутригруппового статуса дальневосточных изолятов, учитывая их большое разнообразие на овощных и декоративных культурах на Дальнем Востоке.

Ключевые слова: вирус огуречной мозаики, изоляты, огурец, перец, агератум, нуклеотидные последовательности, филогенетические связи.

Введение

Вирусы овощных культур на Дальнем Востоке стали изучать с 90-х годов прошлого столетия. Результаты фитомониторинга показали, что производственные посевы овощных культур, а также коллекционные и селекционные питомники на юге Приморского края на 50–100 % поражены главным образом двумя вирусами – огуречной (*Cucumber mosaic virus*, CMV) и табачной мозаики (*Tobacco mosaic virus*, TMV). Эти вирусы оказались самыми распространенными на тыквенных и пасленовых овощных культурах на юге Дальневосточного региона. При этом с каждым последующим годом количество поражаемых растений увеличивалось (Гнутова, 2009; 2013).

Вирус огуречной мозаики (род *Cuscutovirus*, семейство *Bromoviridae*) –

полифаг. Он встречается на всех континентах и является одним из самых широко распространенных и вредоносных вирусов для большинства овощных культур. Вирионы вируса сферические, диаметром 25–30 нм. Нами CMV был идентифицирован из баклажана, тыквы, томата и других овощных культур, но особенно инфекция вредоносной оказалась для растений огурца (Толкач, Гнутова, 2011). У этих растений из-за вирусной инфекции резко снижалась урожайность. У растений томата, инфицированных CMV, – другой важной в экономическом плане овощной культуры, наблюдали не только симптомы мозаичности, но и нитевидности, папоротниковидности и пузыревидности листьев. У зараженной рассады томата развивалась мелколистность, короткостебельность и карликовость молодых растений (Гнутова, 2009). В Приморском крае

CMV сначала был выявлен из растений перца сладкого с симптомами хлоротичной крапчатости, деформации листьев и карликовости (Шафрановская и др., 1993), а позже – из кабачка, у которого наблюдали отставание в росте и хлоротичную окраску листьев (Gnutova et al., 1995). В Приморье вирус наиболее часто встречался именно на томате и огурце, реже на патиссоне, баклажанах и тыкве.

В Хабаровском крае по бассейну реки Амур CMV поражал не только огурец посевной (*Cucumis sativus* L.), но и томат (*Lycopersicon esculentum* L.), перец (*Capsicum annuum* L.), тыкву крупноплодную (*Cucurbita maxima* L.), дыню (*Cucurbita melo* L.) (Гнутова и др., 2014). Выявили вирус и на Камчатке. Не выявили CMV на капусте, хрене, салате и петрушке. Нередко вирус наблюдали в смешанной инфекции с TMV, потери урожая при этом

были довольно существенны и составляли иногда от 80 до 100% (Толкач, Гнутова, 2011б; Гнутова и др., 2012).

CMV – типичный природно-очаговый вирус. Очагами вируса в природе служат многолетние дикорастущие и сорные растения, такие как лопух, мята, вьюнок полевой, полынь обыкновенная и т.д., а также многие декоративные культуры (флокс, цинния, нарцисс, ирис, хризантема, тюльпан, примула, канна, гладиолус, гиппеаструм, лилия и т.д.). Распространение вируса происходит в основном с помощью насекомых-переносчиков, главным образом, тлей, которых известно более 75 видов (цит. по: Гнутовой, 2009). В защищенный грунт он также попадает чаще всего с тлей. Это насекомое в летнее время переносит его на тепличные растения с растений-резервуаров, либо вирус передают сорняки, например, повилика (*Cuscuta* sp.), которую часто можно встретить рядом с тепличными территориями (Гнутова, 2009). Вирус легко переносится механически, но в почве не сохраняется.

Особенностью CMV является его трехпартидный (+)РНК геном, который содержит три молекулы нуклеиновой кислоты: РНК 1, РНК 2, РНК 3 с суммарной емкостью генома 5 генов. Это вызывает интерес к изучению генетической вариативности его изолятов. Как показали наши исследования, в агробиоценозах юга Дальнего Востока CMV встречается в виде многочисленных изолятов, образующихся в результате мутаций вируса. Данные, полученные нами ранее по изучению биологических свойств овощных и декоративных дальневосточных изолятов CMV (круг растений-хозяев, способы передачи – механически и тлей, семенами и др.), совпадали со свойствами обычного штамма вируса, описанного в литературе (Brunt et al., 1997a,b; Tamura et al., 2011). По антигенным свойствам капсидных белков изученные изоляты CMV были отнесены к дальневосточному серотипу (Гнутова, 2009). Исследуя нуклеотидные последовательности хабаровских овощных и приморских декоративных изолятов CMV, мы показали, что российская дальневосточная популяция вируса является генетиче-

ски неоднородной (Несмелов и др., 2012) и по первичным нуклеотидным последовательностям ее с уверенностью можно отнести к группе изолятов CMV I. Причем, как показали наши исследования, дальневосточные изоляты относятся к двум субгруппам этой группы – IB восточноазиатских изолятов CMV (овощные приморские и хабаровские) и IA (декоративные приморские) (Гнутова и др., 2014: Gnutova et al., 2010).

Цель настоящих исследований заключалась в изучении нуклеотидных последовательностей, ранее не изученных по молекулярным параметрам северо-корейского изолята CMV из перца и двух приморских изолятов из огурца и агератума Хоустона для выявления филогенетических взаимосвязей между ними и изолятами CMV, депонированными в Genbank, для установления внутригруппового статуса этих изолятов, учитывая их большое разнообразие на овощных и декоративных культурах на Дальнем Востоке.

Материалы и методы

Объектом исследований служили изоляты CMV, выявленные из растений перца (*Capsicum annuum* L.), огурца (*Cucumis sativus* L.), а также из агератума Хоустона (*Ageratum houstonianum* Mill.). Агератум Хоустона с симптомами зеленой крапчатости и хлороза листа был обнаружен в 2012 году В.Ф. Толкач во время проведения фитосанитарного мониторинга коллекции декоративных растений в Ботаническом саду-институте ДВО РАН (г. Владивосток).

Образцы растений огурца 10 различных сортов: ДВ 6, Гибридный, Миг, Китайский, Китайский 7, Корейский, Единство, Уссурийский 3, Уссурийский 3п, Хабаровский с симптомами различных мозаик на листьях были отобраны в летний период 2014 года на опытных полях Приморского сельскохозяйственного научно-исследовательского института (Уссурийский район).

Северо-корейский изолят вируса обнаружили в посадках перца в окрестностях г. Пхеньяна во время совместных с корейскими коллегами маршрутных обследо-

ний овощных культур в Северной Корее по международному проекту в 2002 году.

Исследуемые изоляты вируса поддерживали в теплице на растениях табака сорта Ксанти (*Nicotiana tabacum* L. cv. Xanthi). Причем, северо-корейский изолят сохраняли путем пассажей на этих растениях более 10 лет, а изолят из растения агератума Хоустона – последние 2 года. Листья инфицированных растений табака этими изолятами вируса были использованы для обнаружения ПЦР в них CMV и TMV, учитывая, что именно эти вирусы наиболее часто поражают на Дальнем Востоке растения тыквенных культур, в т.ч. и огурец.

ПЦР использовали и для секвенирования 2b гена CMV в образцах 10 сортов огурца.

Из зараженных растений изучаемыми изолятами CMV выделяли суммарную РНК с LiCl и жидким азотом (Bekesiova et al., 1999). В последующем ее использовали в реакции обратной транскрипции (ОТ) и ПЦР. Состав ОТ-смеси для реакции: 1мкл 2,5 mM dNTP, 1 мкл гексонуклеотидного рандом праймера, 10X реакционный буфер, 1 мкл РНК, 0,4 мкл M-MLV ревертазы (12,5 е.а./мкл) и воды до 10 мкл. Термический цикл: 70 °C – 10 мин, 25 °C – 10 мин, 37 °C – 1 час, 70 °C – 10 мин. Завершалась реакция охлаждением до 4 °C.

Реакционная ПЦР-смесь: 1 мкл кДНК, 2 мкл 10X реакционного буфера, праймеры к 2b гену до 10 pM, 0,4 еа Taq-полимеразы, 1,6 мкл 2,5 mM dNTPmix, воды до 20 мкл.

Условия реакции: 95 °C – 5 мин (95 °C – 30 с, 50 °C – 30 с, 72 °C – 40 с) 35 циклов, затем охлаждение до 4 °C.

Аmplификацию проводили на термоджеле T3 Thermocycler (Biometa, Германия).

Секвенирование выполняли на автоматическом сиквенаторе ABI Prism 310 на базе Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения РАН. Сиквенсовую реакцию проводили согласно прилагаемым методическим указаниям.

Для филогенетического анализа использовали модель NJ поддержке бутстреп-метода. Анализ проводили при помощи программного пакета MEGA 5.0. (Tamura et al., 2011)

Результаты и их обсуждение

Изоляты CMV, изучаемые нами, на растениях *Nicotiana tabacum* L. cv. Xanthu не показали отличительных особенностей между собой в проявлении симптомов. Обычно наблюдали посветление жилок, хлороз листьев и обычную системную мозаику. Только северокорейский изолят вируса, помимо перечисленных симптомов, у табака вызывал и деформацию листовой пластины (рис. 1). Кроме того, результаты, полученные нами ранее, показали, что северокорейский изолят CMV от приморских изолятов отличался более узким кругом поражаемых растений (цит. по: Гнутова, 2009).

Род Агератум (*Ageratum* spp.) относится к семейству Астровые (*Asteraceae* Dum.) и насчитывает около 60 видов растений, но в цветоводстве широкое распространение получил агератум Хоустона *Ageratum houstonianum* Mill. Известно, что агератум могут поражать вирусы: пожелтение жилок агератума *Ageratum yellow vein bigeminivirus*, мозаика анемоны *Anemona mosaic potyvirus*, мозаика череды *Bidens mosaic potyvirus*; мозаичное пожелтение гибискуса *Hibiscus yellow mosaic tobamovirus*, У-вирус картофеля *Potato Y potyvirus*, скручивание листьев табака *Tobacco leaf roll bigeminivirus*, скручивание листьев томата *Tomato leaf curl bigeminivirus*, желтой мозаики фасоли *Bean yellow mosaic potyvirus*, энации агератума *Ageratum enation begomovirus* и огуречной мозаики (цит. по: Толкач, Гнутова, в печати). На основании сравнительного анализа литературных данных и полученных результатов по биологическим и антигенным свойствам (симптомы на тест-растениях, антигенное родство капсидных белков с приморским изолятом BOM из огурца, выявленным ранее (Чернявская и др., 2002), неперсистентная передача вируса тлей персиковой, а также показатели физических свойств вирионов) позволяли сделать вывод о принадлежности вируса, выявленного на агератуме к вирусу огуречной мозаики.

С помощью ПЦР было показано, что в 10 сортообразцах растений огурца вирусные симптомы вызывала только моноинфекция, представленная CMV (CMV-C). Получив подобный результат, в дальнейшем нами были выделены и секвенированы фрагменты 2b гена CMV во всех десяти образцах.

Анализ секвенированных этих десяти исследуемых образцов огурца свидетельствовал о том, что мы изучаем один и тот же изолят CMV-C, так как различия между исследуемыми образцами по нашим данным составляли менее 1 %.

Параллельно с данными по приморскому огуречному изоляту вируса, мы получили результаты секвенирования 2b гена северокорейского изолята из перца (CMV-NK) и из аггератума (CMV-Ag).

Филогенетический анализ приморских и северокорейского изолятов вируса (CMV-NK, CMV-Ag и CMV-C) и проведенный нами сравнительный анализ с изолятами CMV мировой коллекции из Genbank, позволил отнести изучаемые нами изоляты вируса к группе CMV I. При этом фактический материал по сравнительному изучению изолятов, позволил нам изоляты из растений агератума и перца включить в субгруппу IA (FE-V), а из огурца – в субгруппу IB (FE-Or). При этом изолят CMV-C по нашим данным был наиболее близок к изолятам, выявленным ранее из декоративных растений в Приморском крае, так как имел очень высокий процент сходства: 98,5-98,9 %, и к изолятам из Китая, с которыми процент сходства достигал 96 – 97 % (Несмелов и др., 2012) (рис.2).

При сравнительном анализе для определения группового статуса изолятов CMV-NK и CMV-Ag нами были получены доказательства их сходства с овощными хабаровскими изолятами CMV. Для CMV-Ag это сходство составило 97-98 %. Из зарубежных изолятов вируса наиболее близкое родство с CMV-Ag показали изоляты CMV из Японии (42CM) и Венгрии (NS), так как оно достигало 99%.

Таким образом, полученные результаты по выявлению внутригрупповой принадлежности трех азиатских дальневосточных изолятов CMV (из огурца, агератума и перца) показали, что они не однородны и входят в две разные подгруппы: IB восточноазиатских изолятов и IA – самую распространенную, к ней отнесены большинство изолятов мировой популяции CMV (Гнутова и др., 2014). В результате этого вероятнее всего изоляты CMV дальневосточной популяции, обнаруженные в Приморском крае, являются следствием антропогенного заноса с территорий сопредельных восточноазиатских государств.

Поиск рациональной классификации изолятов CMV проводится в последние десятилетия довольно активно (Roossinck, 2002; Palukaitis, Garcia-Arenal, 2003). В настоящее время, общепризнанным является разделение мировой популяции CMV на две субгруппы – CMV Subgroup I strain Fny (I) и CMV Subgroup II strain Q (II), между которыми идентичность первичных нуклеотидных последовательностей генома составляет – 60–70 %. В свою очередь, Subgroup CMV I strain Fny разделили еще две подгруппы: IB (восточноазиатские изоляты) и IA (Brunt et al., 1997a).

Следует подчеркнуть, что знание особенностей генетической изменчивости CMV важно не только для фундаментальных исследований при определении принадлежности изучаемого изолята вируса к определенной внутри видовой подгруппе, но позволяет разрабатывать эффективные молекулярные диагностические тесты для их выявления, например, ПЦР-диагностику. Кроме того, изучение видового разнообразия CMV имеет большую практическую ценность, так как вредоносность вируса в агробиоценозах очень велика. При этом у многих овощных и декоративных растений отсутствует иммунитет к данному вирусу, поэтому очень трудно выделить не только виды, но и сорта овощных культур, устойчивые к CMV. Самый эффективный метод борьбы с вирусами, в т.ч. и с CMV, это селекция устойчивых к вирусам сортов и гибридов овощных культур. На примере изолята CMV, выявленного в Хабаровском крае на томате сорта Красный великан, была изучена вирусостойчивость сортов томата: Де Барао, Колхозница, Отличник, Союз-8, Новичок, Дальневосточная роза, Рома, Факел, Дубок, Черный принц, Ясный, Новато, Дар Заволжья, Хурма, Оранжевые сливки и Белый налив. Из 16 сортов томата устойчивыми к CMV были только 5: Новато, Дубок, Хурма, Оранжевые сливки и Белый налив. Таким образом, все их можно рекомендовать для выращивания в Приамурье, что позволит получать более качественную продукцию и повысить урожайность томата (Толкач, Гнутова, 2008).

Борьба с вирусными инфекциями при выращивании овощных культур очень важна. Основные меры борьбы с CMV заключаются

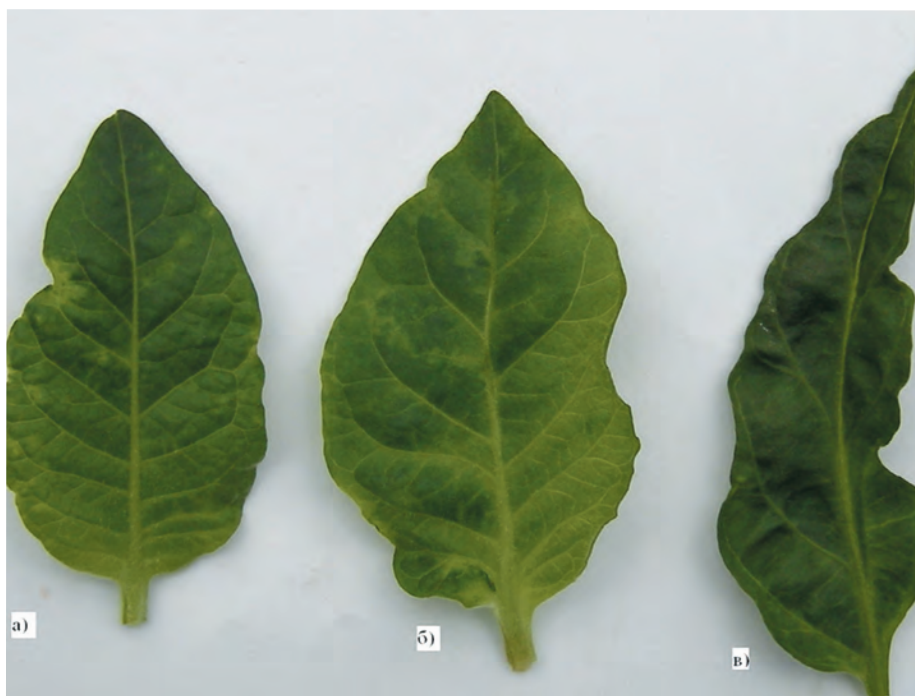


Рис. 1. Симптомы мозаики и деформации листьев *N. tabacum* сорт Ксанти, инфицированного изолятами CMV: а) CMV-C; б) CMV-Ag и в) CMV-NK

в борьбе с сорняками, в уничтожении тлей, выбраковке больных растений визуально, применение ранних сроков высадки рассады и пространственной изоляции от посадок огурца, перца, томата, тыквы, кабачка и других овощных культур от декоративных культур (особенно, астры и гладиолуса). Успешная защита овощных растений от CMV зависит от своевременного его обнаружения. Важно использовать для этого высоко чувствительные и специфичные молекулярные и иммунохимические методы диагностики (ПЦР, ИФА и др.).

В последние годы в Дальневосточный регион из-за рубежа официально ввозится огромное количество посадочного материала, особенно декоративных растений. Учитывая то обстоятельство, что посадочный материал закупается коммерческими структурами по низким ценам, а значит зачастую он отработанный или выбракованный, велика вероятность завоза материала, пораженного вирусами, а как результат – массовое распространение вируса луковичами и корневищами. Кроме того, существующая система фитосанитарного контроля не позволяет выявить наличие вирусов в поступающих из-за рубежа в луковичах и корневищах декоративных культур. В настоящее время стали популярными многолетние и однолетние декоративные расте-

ния, поступающие к потребителю с закрытой корневой системой, что позволяет культивировать их в открытом грунте и более продолжительное время размножать черенками и розетками. Поэтому возникает реальная опасность появления и быстрого распространения не только CMV, но и новых, ранее не встречавшихся на Дальнем Востоке вирусных заболеваний, а также их переносчиков.

Заключение

Суммируя полученные нами ранее данные (Гнутова и др., 2014; Несмелов и др., 2012; Gnutova et al., 2010) и результаты, представленные в этой статье по изучению трех азиатских дальневосточных изолятов CMV, было убедительно показано, во-первых, что последовательность 2b гена CMV надежно можно использовать, как диагностический маркер при ПЦР-

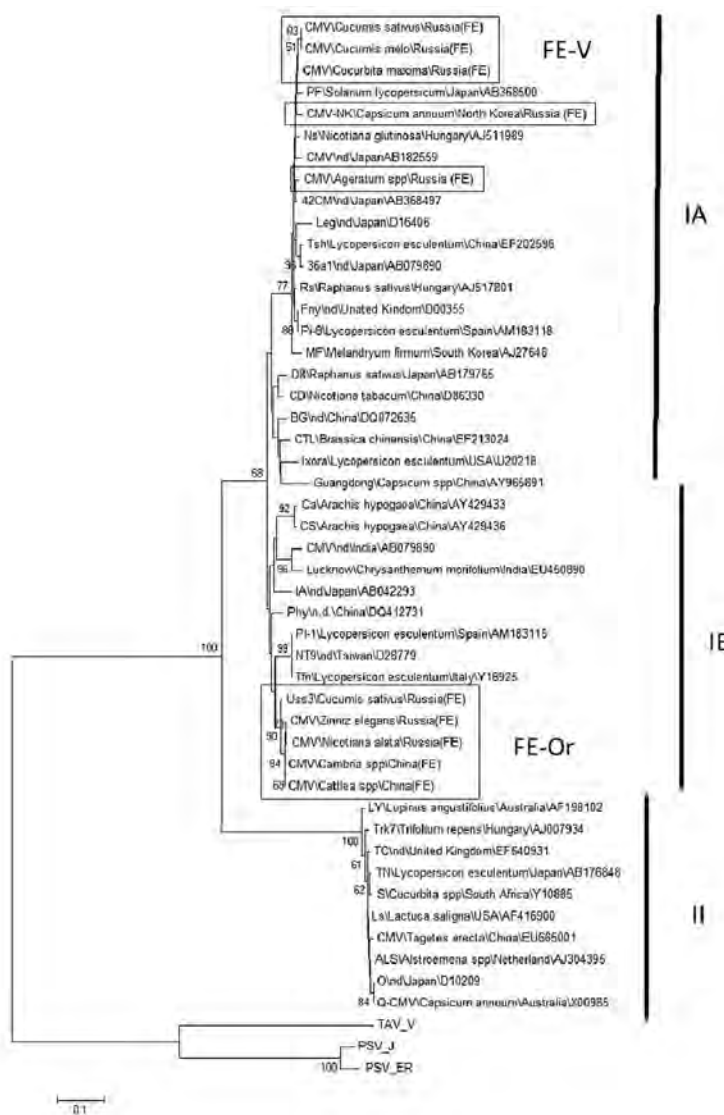


Рис. 2. NJ-филогенетическое древо распределения взаимосвязей декоративной (FE-Or) и овощной групп (FE-V) изолятов CMV, обнаруженных на Дальнем Востоке

диагностике вируса с праймерами к 2b гену CMV. Вирус данным методом был нами выявлен не только в полевом материале (в листьях с вирусоподобными симптомами растений огурца), но в растениях табака сорта Ксанти, на которых подерживали многие годы северокорейский изолят из перца, и в последние два года – изолят вируса из агератума.

Во-вторых, проведенный филогенетический анализ по изучению нуклеотидных последовательностей новых дальневосточных изолятов CMV еще раз подтвердил наши результаты о том, что российская дальневосточная популяция относится к группе CMV I. На Дальнем Востоке эта группа в свою очередь включает изоляты CMV субгрупп IA и IB. По нашим ранее опубликованным данным (Гнutowa и др., 2014), в субгруппу IA вошли овощные хабаровские изоляты BOM (номера, депонированные в Genbank – JQ219098 из тыквы, JQ219099 – из огурца, JQ2190100 – из дыни) и, как показали наши результаты,

представленные в данной статье, приморский изолят из огурца. Подгруппу IB дополнили северокорейский изолят из перца и агератума (JQ196912), наряду с отнесенными нами ранее к этой подгруппе приморских декоративных изолятов (JQ219101 – из циннии элегантной, JQ219102 – из табака душистого) и завезенных в Приморский край китайских орхидных изолятов (JQ219103 – из катлеи и JQ219104 – камбрии), для последних нами было отмечено родство с другими изолятами из стран восточноазиатского региона (Гнutowa и др., 2014; Несмелов и др., 2012).

Авторы выражают благодарность кандидату биологических наук В.Ф. Толкач за работу по изучению круга растений-хозяев и физических свойств вирионов, новых изолятов вируса и поддержание в рабочем состоянии северокорейского и декоративного изолята, что способствовало успешной передаче вируса на растение табака.

PHYLOGENETIC AFFINITY OF ISOLATES OF CUCUMBER MOSAIC VIRUS (CMV) FROM CUCUMBER (CUCUMIS SATIVUS), PEPPER (CAPSICUM ANNUUM), AND AGERATUM (AGERATUM HOUSTONIANUM)

Gnutova R.V., Nesmelov I.B.

*Institute of Biology and Soil Science, FEB PAS, Vladivostok, 690022, 100-Ietia Vladivostok, Pr. 159
E-mail: girina.vl@mail.ru*

Summary. The nucleotide sequences of two strains of CMV isolated from cucumber and ageratum in the Primorsk region and one strain from pepper isolated in the North Korea have been studied. The phylogenetic linkages among isolated strains and strains of CMV from Genbank were revealed. The intragroup position of the isolated strains of CMV widespread in the Far East was specified.

Keywords: Cucumber mosaic virus, isolates, cucumber, pepper, ageratum, nucleotide sequences, phylogenetic affinity.

Литература

1. Гнutowa P.B. Таксономия вирусов растений Дальнего Востока России // Владивосток: Дальнаука, 2009. – 467 с.
2. Гнutowa P.B. Современное состояние изучения вирусов овощных культур на Дальнем Востоке // Известия ТСХА. – 2013. – Выпуск 5. – С. 32–49.
3. Гнutowa P.B., Толкач В.Ф., Несмелов И.Б. Идентификация, диагностика и филогенетический анализ вирусов овощных культур в агроценозах бассейна реки Амур (Хабаровский край) // Растительный мир Азиатской России, 2014. – №4(16). – С. 71–77.
4. Несмелов И.Б., Гнutowa P.B., Толкач В.Ф. Нуклеотидное разнообразие дальневосточных изолятов вируса огуречной мозаики // Матер. конф. «Регионы нового освоения: теоретические и практические вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного разнообразия». Хабаровск. 15–18 октября. – 2012. – С. 115–118.
5. Толкач В.Ф., Гнutowa P.B. Вирус огуречной мозаики, выявленный на овощных культурах в Хабаровском крае // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2008. – № 10. – С. 29–37.
6. Толкач В.Ф., Гнutowa P.B. Восточно-азиатские изоляты вируса огуречной мозаики на декоративных растениях в Приморье // Вестник защиты раст. 2011. – № 3. – С. 45–52.
7. Толкач В.Ф., Гнutowa P.B. Вредоносность вируса огуречной мозаики для овощных и декоративных культур // Защита растений и карантин. 2011. – № 7. – С. 24–26.
8. Толкач В.Ф., Гнutowa P.B. Поражение вирусом огуречной мозаики травянистых декоративных растений в Приморском крае // Бюлл. ГБС (в печати).
9. Чернявская Н.М., Гнutowa P.B., Толкач В.Ф. Физические особенности дальневосточных изолятов вируса огуречной мозаики, поражающих овощные культуры // Сельскохозяйственная биология. – 2002. – №3. – С. 109–113.
10. Шафрановская И.В., Козловская З.Н., Толкач В.Ф., Гнutowa P.B. Биологические и антигенные свойства дальневосточного изолята вируса огуречной мозаики, выявленного из перца // В кн.: Фитовирусы Дальнего Востока. (Труды БПИ). – 167 с. Владивосток: Дальнаука. 1993. – С. 114–121.
11. Bekesiova I., Peter J., Mlynarova L. Isolation of high quality DNA and RNA from leaves // Plant Mol. Biol. Report. 1999. – Vol. 17. – P. 269–277.
12. Brunt A.A., Crabree K., Dallwitz M.J. Gibbs A.J., Watson L., Zurcher E. Plant Viruses Online. Description and List from the VIDE Database. 1997. – 1484 p.
13. Brunt A.A., Crabree K., Dallwitz M.J. Gibbs A.J., Watson L., Zurcher E. Cucumber mosaic cucumovirus // Plant Viruses Description and Lists from the VIDE Database. 1997. – P. 471–483.
14. Gnutova R.V., Sibiryakova I.I., Romanova S.A. Cucumber mosaic virus on pepper and squash // Proceeding 8-th International Conference «Virus Diseases of Vegetables». – Prague-Ruzyně. Czech Republic. – July 9–15. – 1995. – С. 136–139.
15. Gnutova R.V., Nesmelov I.B., Vischnichenko V.K., Tolkach V.Fh. Phylogenetic analysis on 2b gene of cucumber mosaic cucumovirus // VI-th Intern. conf. «Bioresources and viruses». – Kyev. September 14–17. – 2010. – P. 204–205.
16. Palukaitis P., Garcia-Arenal F. Cucumoviruses // Adv. Virus Res. 2003. – Vol. 62. – P. 241–323.
17. Roossinck M. J. Evolutionary history of Cucumber Mosaic Virus deduced by phylogenetic analyses // J. Virol. 2002. Vol. 76. – №7. – P. 3382–3387.
18. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. // Mol. Biol. Evol. 2011. Vol. 28. – №. 10. – P. 2731–2739.