

УДК 634.2:632.3

DOI: 10.30679/2219-5335-2018-6-54-83-93

**ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ
ТОЛЕРАНТНОСТИ СОРТОВ
СЛИВЫ К ВИРУСУ
ШАРКИ (PPV) В СВЯЗИ
С СИМПТОМОЛОГИЕЙ
БОЛЕЗНИ**

Бунцевич Леонид Леонтьевич
канд. биол. наук
зав. лабораторией вирусологии

Винтер Марина Александровна
мл. научный сотрудник
лабораторией вирусологии

*Федеральное государственное
бюджетное научное учреждение
«Северо-Кавказский федеральный
научный центр садоводства,
виноградарства, виноделия»,
Краснодар, Россия*

Щербakov Николай Алексеевич
канд. с.-х. наук
заведующий лабораторией изучения
и поддержания генетической коллекции
томатов

*Федеральное государственное
бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-
исследовательский институт
биологической защиты растений»,
Краснодар, Россия*

Исследование изменения особенностей толерантности растений в ходе вегетативного размножения представляет значительный интерес для плодовых культур, размножаемых окулировкой, другими видами прививок и прочими способами, в связи с большим экономическим значением вирусных инфекций. У сливы есть немало сортов, проявляющих толерантность к заражению вирусом шарки сливы (PPV). При заражении шаркой эти сорта практически не теряют урожайность

UDC 634.2:632.3

DOI: 10.30679/2219-5335-2018-6-54-83-93

**STUDYING OF FEATURES
OF TOLERANCE OF PLUM
VARIETIES TO PLUM POX
POTYVIRUS DUE
TO SYMPTOMATOLOGY
OF THE DISEASE**

Buntsevich Leonid Leontievich
Cand. Biol. Sci.
Head of Laboratory of Virology

Vinter Marina Aleksandrovna
Junior Research Associate
of Laboratory of Virology

*Federal State Budget
Scientific Institution
«North Caucasian Federal
Scientific Center of Horticulture,
Viticulture, Wine-making»,
Krasnodar, Russia*

Shcherbakov Nikolay Aleksievich
Cand. Sci. Agr.
Head of Laboratory of Study
and Maintenance of Tomatoes
Genetic Collection

*Federal State
Budget Scientific
Institution «All-Russian
Research Institute
of Biological Plant Protection»,
Krasnodar, Russia*

The study of the changes in the characteristics of plant tolerance in the process of vegetative reproduction is of considerable interest for fruit crops propagated by bud grafting and other types of grafting and other methods, due to the large economic significance of viral infections. There are many plum varieties manifested the tolerance to infection of plum shark (PPV) virus. These varieties practically do not lose the yield and quality of the fruit in case of PPV infection. It is believed

и качество плодов. Считается, что толерантность может определяться изменениями метаболизма растений, вызванными проникновением и размножением вирусов. Цель данного исследования – получить новые знания о толерантности сливы домашней к вирусным инфекциям с целью выявить закономерности изменения восприимчивости растений сливы к вирусу шарки (*PPV*). В работе представлены результаты изучения толерантности сортов сливы домашней к вирусу шарки сливы (*PPV*) по критерию «проявление симптоматики» на листьях саженцев. Актуальность исследований определена большим экономическим значением вируса шарки (*PPV*) при выращивании косточковых культур. Наличие или отсутствие симптоматики вирусного заражения является признаком различной восприимчивости сортов сливы к инфекции. У более устойчивых сортов симптомы заражения при инфицировании не проявляются, у менее устойчивых – проявляются. В результате изучения внешнего проявления инфекции и диагностики вирусносительства методом ПЦР-анализа установлено, что часть вегетативного потомства одних и тех же сортов-вирусоносителей *PPV* проявили признаки заражения вирусом шарки сливы в форме специфической кольцевой пятнистости, а часть саженцев – не проявили, что и является признаком различной восприимчивости в вегетативном поколении (у саженцев). Это означает, что толерантность как свойство растений имеет способность изменяться в ходе вегетативного размножения.

Ключевые слова: СЛИВА, ВИРУС ШАРКИ СЛИВЫ, ТОЛЕРАНТНОСТЬ, СИМПТОМЫ БОЛЕЗНИ, САЖЕНЦЫ

that tolerance can be determined by changes in plant metabolism caused by the penetration and multiplication of viruses. The purpose of this study is to gain the new knowledge about the tolerance of domestic plum-tree to viral infections in order to reveal the regularities of change in susceptibility of plum plants to virus of *PPV*. This paper presents the results of studying the tolerance of the plum domestic varieties to Sharkey's virus on the criterion «the manifestation of symptomatology» in the leaves of sapling. The urgency of study is determined by the high economic value of Sharkey's virus (*PPV*) at the cultivation of stone fruit crops. The presence or the absence of the symptomatology of virus infection is the sign of different receptivity of the plum varieties to the infection. The symptoms of contamination in a course of infection are not manifested in the steady varieties, they are manifested in the less steady varieties. As a result of study of the external infection manifestation (symptoms) and diagnostics of virus carrying by the method of PCR-analysis it is found that the part of vegetative posterity of the same varieties – *PPV* virus carriers have been appeared the signs of infection by Sharkey's plum virus in the form of specific annular patch effect, but the part of the sapling did not appear the infection signs, that also is the peculiarity of different receptivity in the vegetative generation (saplings). This means that the tolerance, as a plant property, is able to change in a course of vegetative reproduction.

Key words: PLUM-TREE, PLUM POX POTYVIRUS, TOLERANCE, SYMPTOMS OF DESEASE, SAPLINGS

Введение. Наиболее опасным и широко распространённым вирусным заболеванием растений рода *Prunus*, в частности *Prunus domestica*, во всем мире и на юге России в том числе, является вирус шарки сливы (*PPV*) [1-7].

Потери урожая от этого заболевания могут достигать 85-100 %. У растений восприимчивых сортов заражение приводит к осыпанию незрелых плодов (завязи), уродству плодов и камедетечению, подавлению роста, несовместимости между привоем и подвоем, а иногда и к преждевременной гибели растений-хозяев. Инфицированные восприимчивые растения больше страдают от неблагоприятных условий внешней среды [8-13]. Заражение ярко проявляется симптоматически в виде характерного хлоротичного кольцевого узора и кольчатых изъязвлений на поверхности плодов, достигающих до косточки. По причине высокой вредоносности шарки сливы в отношении этого заболевания приняты строгие законодательные меры: растения сливы, в том числе саженцы в питомнике, инфицированные вирусом шарки сливы должны быть отбракованы и уничтожены.

В отличие от восприимчивых, у растений толерантных сортов заражение вирусом, проявляясь симптоматически (как правило), существенно не нарушает анатомо-морфологическое и функциональное состояние заражённых организмов. Многолетние наблюдения особенностей проявления симптомов заражения вирусом шарки сливы позволили предположить, что толерантность не является стабильным состоянием как в онтогенезе растения, так и в ходе вегетативного размножения.

Исследование изменения особенностей толерантности растений в ходе вегетативного размножения представляет значительный интерес для плодовых культур, размножаемых окулировкой, другими видами прививок и прочими способами, в связи с большим экономическим значением вирусных инфекций. У сливы есть немало сортов, проявляющих толерантность к заражению вирусом шарки сливы (*PPV*). При заражении шаркой эти сорта практически не теряют урожайность и качество плодов.

Считается, что толерантность может определяться изменениями метаболизма растений, вызванными проникновением и размножением вирусов. При этом могут протекать несколько процессов одновременно.

С одной стороны, при накоплении вирусных частиц в клетках растений происходит использование ресурсов хозяина и непосредственное нарушение нормального состояния и функционирования отдельных органелл и клеток в целом. С другой стороны – активируются различные защитные механизмы растения-хозяина, которые работают на ограничение распространения вируса и требуют определённой перестройки метаболизма [14-15].

Актуальность исследований определена большим экономическим значением вируса шарки (*PPV*) при выращивании косточковых культур. Новизна исследований заключается в отсутствии в мировой литературе данных об изменении толерантности сливы к вирусу шарки при вегетативном размножении.

Цель данного исследования – получить новые знания о толерантности сливы домашней к вирусным инфекциям с целью выявить закономерности изменения восприимчивости растений сливы к вирусу шарки (*PPV*).

Вирусные инфекции способны существенно менять практически все параметры растений на всех уровнях, оказывая влияние на состояние и функциональную активность фотосинтетического аппарата, активность ферментных систем, потребление и накопление минеральных элементов и даже на скорость прохождения фаз [16, 17]. Разрушение фотосинтетического аппарата листьев растений и другие серьёзные физиологические изменения проявляются симптоматически. Большинство вирусных заболеваний, как правило, не ведет к летальным изменениям у растений. Снижается их морозостойкость и устойчивость к высоким летним температурам [18].

Одним из эффективных способов защиты от вирусов является создание иммунных сортов. Существует несколько основных типов устойчивости: иммунитет (полная устойчивость), толерантность и сверхчувствительность [19]. Как правило, абсолютно устойчивые растения в традиционной селекции получить невозможно. Чаще речь идет о таком свойстве, как толерантность. В научной литературе толерантность определяется как одно из состояний устойчивости к возбудителям.

Некоторые исследователи различали толерантность к вирусу, когда симптомы заболевания были хорошо выражены, но размножение вируса ингибировалось, и толерантность, проявляющуюся только в ослаблении симптомов, при этом возможно и отсутствие симптомов заболевания и слабое накопление вируса [20-21]. В некоторых случаях толерантное растение без симптомов заболевания и существенных потерь урожая имеет высокую концентрацию вируса в своих тканях. Такое протекание заболевания называется латентной инфекцией или бессимптомным вирусоносительством. Например, сорт земляники Хаксли длительное время хорошо плодоносил, при этом являлся бессимптомным вирусоносителем. Этот сорт несколько десятков лет сохранял лидирующее положение на юге Англии, в то время как выращивание большинства других сортов было нерентабельным из-за сплошного заражения вирусами.

Бессимптомное вирусоносительство, вероятно, является исторически сложившейся и устоявшейся патосистемой, а присутствие патогена в толерантном растении может препятствовать заражению другими, более вирулентными штаммами.

Выбор в качестве объекта исследования вируса шарки сливы (*PPV*) обоснован тем, что экономическое значение шарки сливы чрезвычайно велико. Так, при эпифитотии шарки в Югославии насчитывалось свыше 16 млн. больных деревьев. В Болгарии, было раскорчёвано пятьдесят шесть тысяч больных деревьев [8].

У сортов сливы, восприимчивых к вирусу шарки, заражение приводит к полной потере урожая. На плодах развиваются некрозы в виде вдавленных пятен, дуг и полос. Мякоть, расположенная под вдавленностями, обычно окрашена в бурый или красноватый цвет и пропитана камедью. Некрозы на плодах часто доходят до косточки, где после отделения мякоти можно наблюдать красно-бурые пятна. Поражённые плоды измельчены, преждевременно окрашиваются и опадают за 20-30 дней до созревания урожая [1].

Симптомы шарки сливы в виде широких колец, пятен, дуг и полос от светло-зелёного до бледно-жёлтого цвета появляются на первых листьях после достижения ими нормальной величины. Размер и количество пятен зависит от восприимчивости сорта, погодных условий, времени, прошедшего от момента заражения. У толерантных сортов некротические узоры на плодах не проявляются. Симптомы развиваются в виде мозаичного узора, пятен, дуг на кожице плодов без отмирания мякоти и камедетечения. К моменту созревания мозаичность может маскироваться общей окраской плода и не снижать товарного вида и качества продукции. Существенного ущерба вирус растению не наносит. Растения этих сортов при заражении становятся носителями вируса. Решение проблем вирусных заболеваний плодовых культур возможно путём создания толерантных сортов. В то же время следует изучить вероятность изменения восприимчивости сливы в ходе онтогенеза и при вегетативном размножении растений.

Объекты и методы исследований. Глазками от заражённых вирусом шарки (*PPV*) маточных деревьев методом окулировки выращены однолетние саженцы (2016-2017 гг.). Опытные сорта сливы – Донецкая, Кубанская ранняя, Стенлей (контроль). Подвой – безвирусные сеянцы алычи. Среди выращенных саженцев были выделены визуально здоровые (бессимптомные) и симптомированные растения. Все выделенные саженцы тестированы на вирусоносительство с помощью ПЦР-анализа.

Тестирование проводилось в лаборатории генетики и молекулярной биологии СКФНЦСВВ. При тестировании использован комплект реагентов для диагностики вируса шарки сливы (*PPV*) методом ОТ-ПЦР с праймерами и реакционными смесями, приготовленными в ООО «АгроДиагностика». Отбор образцов (проб) и диагностика проведены в мае – в период максимального накопления вирусных частиц в листьях саженцев сливы.

В работе использованы методы исследований, опубликованные в литературных источниках [22-26].

Обсуждение результатов. Одним из признаков различной восприимчивости (в частности, толерантности) сортов сливы к вирусной инфекции является наличие или отсутствие симптомов заражения. У более устойчивых сортов или их вегетативных клонов симптоматика при инфицировании не проявляется, у менее устойчивых – проявляется. Отобранные симптомированные и бессимптомные саженцы сливы сортов Донецкая, Стенлей и Кубанская ранняя протестированы на вирусоносительство (*PPV*), данные представлены в таблице.

Результаты тестирования саженцев сливы
на вирусоносительство *PPV*

Сортообразец	Число саженцев	ПЦР		Диагноз
		+	-	
Симптомированные				
Донецкая	10	+	0	<i>PPV</i>
Стенлей	10	+	0	<i>PPV</i>
Кабардинская ранняя	10	+	0	<i>PPV</i>
Бессимптомные				
Донецкая	10	+	0	<i>PPV</i>
Стенлей	10	+	0	<i>PPV</i>
Кабардинская ранняя	10	+	0	<i>PPV</i>

Тестирование подтвердило наличие вируса и в тканях 30 образцов, отобранных с саженцев, на листьях которых были четкие, характерные симптомы вируса шарки сливы, и в тканях 30 образцов, отобранных с бессимптомных растений.

Таким образом, одна часть вегетативного потомства одних и тех же сортов проявила признаки заражения вирусом шарки сливы (*PPV*) в форме специфической кольцевой пятнистости (рис. 1, 2, 3), а другая часть саженцев не проявила, что и является признаком различной восприимчивости (толерантности) в первом вегетативном поколении (у саженцев). Отсюда следует, что толерантность, как свойство растений, имеет способность изменяться в ходе вегетативного размножения.

Изучение глубины механизма этой изменчивости не входило в рамки нашего исследования, однако, можно предположить, что изменение толе-

рантности в форме проявления или не проявления симптоматики лежит в пределах нормы реакции растения. В противном случае вегетативное размножение растений существенно нарушало бы генетическую стабильность размножаемых растений. На практике же вегетативное размножение применяется для того, чтобы сохранить в поколениях полезные свойства растений.



Рис. 1. Симптомы вируса шарки (*PPV*) на листьях, сорт сливы Донецкая



Рис. 2. Симптомированные вирусом шарки (*PPV*) саженцы сливы сорта Кубанская ранняя



Рис. 3. Симптомированные вирусом шарки (*PPV*) саженцы сливы сорта Стенлей

Выводы. В ходе исследования критерием изучения степени толерантности сортов сливы к вирусу шарки (*PPV*) послужила симптоматика патогенеза. В результате изучения внешнего проявления инфекции (симптомов) и диагностики вирусоносительства методом ПЦР-анализа установлено, что часть вегетативного потомства одних и тех же маточных растений-вирусоносителей *PPV* проявила признаки заражения вирусом шарки сливы в форме специфической кольцевой пятнистости, а часть саженцев не проявила, что является признаком различного уровня толерантности вегетативных клонов (саженцев).

Литература

1. Atanassov, D. Plum pox. A new virus disease / D. Atanassov // Annals of the University of Sofia Faculty of Agriculture and Silviculture. - 1932. - №11. – P. 49-69.
2. . Вердеревская, Т.Д. Вирусные и микоплазменные заболевания плодовых культур и винограда / Т.Д. Вердеревская, В.Г. Маринеску // Кишинев: Штиинца, 1985. – 311 с.
3. Gottwald, T. R. Analysis of the spatial spread of sharka in apricot and peach orchards in eastern Spain / T. R. Gottwald, L. Avinent, G. Llacer, A. Hermosos de Mendoza, M. Cambra // Plant Disease. - 1995. – V. 79. – P. 266-278.
4. Бунцевич, Л.Л. Заболевания плодовых культур вирусной и микоплазменной этиологии в Краснодарском крае / Л.Л. Бунцевич, Н.В. Попова // Состояние и проблемы садоводства России: сборник научных трудов. – Ч. 2. – Новосибирск, 1997. – С. 124-127.
5. H. Kegler, S. Schwarz, E. Fuchs, M. Grüntzig. Screening of plum, peach and apricot cultivars for resistance to plum pox potyvirus. 1999. <http://www.actahort.org/>
6. EPPO Global Database. *Plum pox virus* (PPV000). Distribution details in Iran <https://gd.eppo.int/taxon/PPV000/distribution/IR>.
7. Бунцевич, Л.Л. Изучение вирусных и фитоплазменных инфекций плодовых культур в Иране / Л.Л. Бунцевич, А. Омидаллах, Б. Мутишер, А. Нанкали // Научное обеспечение агропромышленного комплекса: материалы науч.-практ. конф. молодых ученых (14-15 дек. 2000 г.). – Краснодар, КубГАУ, 2000. – С. 11-12.
8. Christoff, A. Izv. na Kamarata na narodnata kultura, serija / A. Christoff // Biologija, zemedelije i lesovodstvo. - 1947. – № 1 (2). - P. 261-296.
9. Blatny C., Heger M. Zast. Bilja. – 1965. - XYI (85-88). - P. 417-418.
10. Nemeth, M. Chance Für die Obstzüchtung und Virus / M. Nemeth, M. Köbler // Acta Hortic. 1982. – V.130. - P. 293 - 301.
11. EPPO Global Database. New data on quarantine pests and pests of the EPPO Alert List // EPPO Reporting Service no. 08 – 2003. Num. article: 2003/113.
12. Апробация посадочного материала плодовых, ягодных и орехоплодных культур в южной зоне плодоводства: методические рекомендации / Т.Г. Причко, Е.М. Алехина, И.Л. Ефимова, А.П. Луговской, Г.В. Еремин, Л.Л. Бунцевич [и др.]. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2007. – 117 с.

13. Ефимова И.Л. Адаптивный и продукционный потенциал подвоев плодовых культур в условиях южного садоводства / И.Л. Ефимова, Н.К. Шафоростова, А.П. Кузнецова // Плодоводство и ягодоводство России. – 2018. –Т. 18. – С. 135-141.
14. Реунов, А.В. Вирусный патогенез и защитные механизмы растений / А.В. Реунов. – Владивосток: Дальнаука, 1999. – 175 с.
15. Neumüller, M. Die Hypersensibilität der Europäischen Pflaume (*Prunus domestica* L.) gegenüber dem Scharkavirus (*Plum pox virus*). Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Agrarwissenschaften. – Universität Hohenheim, 2005. – 153 s.
16. Вавилов, Н.И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям / Н.И. Вавилов // Известия Академии наук СССР. Серия биологическая. – 1961. – № 1. – С. 111-157.
17. Kaplan, R.C. Virus infection and nutrient elemental content of the host plant / R.C. Kaplan, E.L. Bergman // A review Commun. Soil. Sci. Plant Anal. – 1985. – V. 16. – P. 439-465.
18. Hull, R. Virus resistant plants: potential and risks / R. Hull // London: Chem. Ind., 1990. – P. 543-546.
19. Плотникова, Л.Я. Иммунитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям / Л.Я. Плотникова; под ред. Дьякова Ю.Т. – М.: КолосС, 2007. – 359 с.
20. Малиновский, В.И. Механизмы устойчивости растений к вирусам / В.И. Малиновский. – Владивосток: Дальнаука, 2010. – 324 с.
21. Shafer, J.F. Tolerance to plant disease / J.F. Shafer // Annu Rev. Phytopathol. - 1971. – V.9. – P. 235-252.
22. Омский аграрный университет им. П.А. Столыпина. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://studfiles.net/preview/1837079/page:6/> (Дата обращения: 4.12.2017 г.)
23. Innis, M.A. PCR protocols, a guide to methods and applications / M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky [et al.]. – San Diego: Academic Press, 1990. – 45 p.
24. Real-Time PCR / [электронный ресурс]. – 2002. – Режим доступа: <http://www.lytech.ru/Inform/pcrmethod.htm>.
25. Диагностика ряда карантинных фитопатогенов методом полимеразной цепной реакции с флуоресцентной детекцией результатов при помощи диагностических наборов производства ООО «АгроДиагностика» (методические указания). – М.: ФГУ Всероссийский центр карантина растений, 2009. – 28 с.
26. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. – Орёл: ВНИИСПК, 1999. – 606 с.

References

1. Atanassov, D. Plum pox. A new virus disease / D. Atanassov // Annals of the University of Sofia Faculty of Agriculture and Silviculture. - 1932. - №11. – P. 49-69.
2. Verderevskaya, T.D. Virusnye i mikoplazmennye zabolevaniya plodovyh kul'tur i vinograda / T.D. Verderevskaya, V.G. Marinesku // Kishinev: Shtiinca, 1985. – 311 s.
3. Gottwald, T. R. Analysis of the spatial spread of sharka in apricot and peach orchards in eastern Spain / T. R. Gottwald, L. Avinent, G. Llacer, A. Hermosos de Mendoza, M. Cambra // Plant Disease. - 1995. – V. 79. – P. 266-278.
4. Bunceovich, L.L. Zabolevaniya plodovyh kul'tur virusnoj i mikoplazmennoj etiologii v Krasnodarskom krae / L.L. Bunceovich, N.V. Popova // Sostoyanie i problemy sadovodstva Rossii: sbornik nauchnyh trudov. – Ch. 2. – Novosibirsk, 1997. – S. 124-127.
5. H. Kegler, S. Schwarz, E. Fuchs, M. Grüntzig. Screening of plum, peach and apricot cultivars for resistance to plum pox potyvirus. 1999. <http://www.actahort.org/>

6. EPPO Global Database. Plum pox virus (PPV000). Distribution details in Iran <https://gd.eppo.int/taxon/PPV000/distribution/IR>.
7. Bunceovich, L.L. Izuchenie virusnyh i fitoplazmennyyh infekcij plodovyh kul'tur v Irane / L.L. Bunceovich, A. Omidallah, B. Mutisher, A. Nankali // Nauchnoe obespechenie agropromyshlennogo kompleksa: materialy nauch.-prakt. konf. molodyh uchenykh (14-15 dek. 2000 g.). – Krasnodar, KubGAU, 2000. – S. 11-12.
8. Christoff, A. Izv. na Kamarata na narodnata kultura, serija / A. Christoff // Biologija, zemedelije i lesovodstvo. - 1947. – № 1 (2). - P. 261-296.
9. Blattny C., Heger M. Zast. Bilja. – 1965. - XYI (85-88). - P. 417-418.
10. Nemeth, M. Chance Für die Obstzüchtung und Virus / M. Nemeth, M. Köbler // Acta Hortic. 1982. – V.130. - P. 293 - 301.
11. EPPO Global Database. New data on quarantine pests and pests of the EPPO Alert List // EPPO Reporting Service no. 08 – 2003. Num. article: 2003/113.
12. Aprobaciya posadochnogo materiala plodovyh, yagodnyh i orekhoplodnyh kul'tur v yuzhnoj zone plodovodstva: metodicheskie rekomendacii / T.G. Prichko, E.M. Alekhina, I.L. Efimova, A.P. Lugovskoj, G.V. Eremin, L.L. Bunceovich [i dr.]. – Krasnodar: SKZNIISiV, 2007. – 117 s.
13. Efimova I.L. Adaptivnyj i produkcionnyj potencial podvoev plodovyh kul'tur v usloviyah yuzhnogo sadovodstva / I.L. Efimova, N.K. Shaforostova, A.P. Kuznecova // Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii. – 2018. –T. 18. – S. 135-141.
14. Reunov, A.V. Virusnyj patogenez i zashchitnye mekhanizmy rastenij / A.V. Reunov. – Vladivostok: Dal'nauka, 1999. – 175 s.
15. Neumüller, M. Die Hypersensibilität der Europäischen Pflaume (*Prunus domestica* L.) gegenüber dem Scharkavirus (Plum pox virus). Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Agrarwissenschaften. – Universität Hohenheim, 2005. – 153 s.
16. Vavilov, N.I. Zakony estestvennogo immuniteta rastenij k infekcionnym zabolevaniyam / N.I. Vavilov // Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya. – 1961. – № 1. – S. 111-157.
17. Kaplan, R.C. Virus infection and nutrient elemental content of the host plant / R.C. Kaplan, E.L. Bergman // A review Commun. Soil. Sci. Plant Anal. – 1985. – V. 16. – P. 439-465.
18. Hull, R. Virus resistant plants: potential and risks / R. Hull // London: Chem. Ind., 1990. – P. 543-546.
19. Plotnikova, L.Ya. Immunitet rastenij i selekciya na ustojchivost' k boleznyam i vrediteljam / L.Ya. Plotnikova; pod red. D'yakova Yu.T. – M.: KolosS, 2007. – 359 s.
20. Malinovskij, V.I. Mekhanizmy ustojchivosti rastenij k virusam / V.I. Malinovskij. – Vladivostok: Dal'nauka, 2010. – 324 s.
21. Shafer, J.F. Tolerance to plant disease / J.F. Shafer // Annu Rev. Phytopathol. - 1971. – V.9. – P. 235-252.
22. Omskij agrarnyj universitet im. P.A. Stolypina. – [Elektronnyj resurs]. Rezhim dostupa: <https://studfiles.net/preview/1837079/page:6/> (Data obrashcheniya: 4.12.2017 g.)
23. Innis, M.A. PCR protocols, a guide to methods and applications / M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky [et al.]. – San Diego: Academic Press, 1990. – 45 p.
24. Real-Time PCR / [elektronnyj resurs]. – 2002. – Rezhim dostupa: <http://www.lytech.ru/Inform/pcrmethod.htm>.
25. Diagnostika ryada karantinnyh fitopatogenov metodom polimeraznoj cepnoj reakcii s fluorescentnoj detekciej rezul'tatov pri pomoshchi diagnosticheskikh naborov proizvodstva OOO «AgroDiagnostika» (metodicheskie ukazaniya). – M.: FGU Vserossijskij centr karantina rastenij, 2009. – 28 s.
26. Programma i metodika sortoizucheniya plodovyh, yagodnyh i orekhoplodnyh kul'tur. – Oryol: VNIISPK, 1999. – 606 s.