

Генетическая устойчивость томата к вирусу ToBRFV: преодоление патогеном известных генов устойчивости и перспективы селекции

Genetic resistance of tomato to the ToBRFV virus: overcoming of known resistance genes by the pathogen and prospects for breeding

Гавриш С.Ф., Редичкина Т.А., Буц А.В.,
Самойленко П.А.

Gavrish S.F., Redichkina T.A., Buts A.V.,
Samoilenko P.A.

Аннотация

Вирус коричневой морщинистости плодов томата ToBRFV – один из наиболее опасных патогенов, угрожающих мировому производству томатов. В данной обзорной статье представлены биологические особенности ToBRFV, его эволюционное происхождение, пути распространения (механический контакт, семена, опылители) и методы диагностики. Анализируются геномная организация вирусов, спектр растений-хозяев, характерные симптомы, эпидемиологические особенности. Обсуждаются комплексные стратегии контроля, включая фитосанитарные и химические методы. Эффективные методы обеззараживания семян и поверхностей. Проведен сравнительный анализ ToBRFV с родственными tobamовирусами: вирус табачной мозаики (TMV), вирус мозаики томатов (ToMV), вирус крапчатой мозаики томата (ToMMV), выявивший различия в патогенности, симптоматике и способности преодолевать гены устойчивости. Особое внимание уделено селекционно-генетическим стратегиям контроля. Детально проанализированы молекулярные механизмы преодоления вирусом известных генов устойчивости Tm-1, Tm-2 и Tm-2². Включая мутации в белке движения N82K, которая позволяет патогену обходить иммунный ответ, опосредованный геном Tm-2². Обобщены последние научные данные по идентификации и характеристике новых генетических источников устойчивости к ToBRFV в геномах дикорастущих видов рода *Solanum* (*S. pimpinellifolium*, *S. habrochaites*, *S. chilense*, *S. ochranthum*), перспективных для использования в селекционных программах. Рассматриваются как традиционные методы селекции, так и современные молекулярно-генетические подходы, включая модификацию R-генов и идентификацию QTL-локусов, ответственных за устойчивость. Подчеркивается, что эффективная и устойчивая защита от ToBRFV требует комплексного подхода, сочетающего строгие фитосанитарные меры, надежные системы мониторинга на основе высокочувствительных методов диагностики и внедрение в производство новых гибридов томата с долговременной, желателно полигенной устойчивостью.

Ключевые слова: ToBRFV, tobamовирусы, распространение, семенная передача, гены устойчивости, преодоление устойчивости, QTL, дикорастущие виды *Solanum*.

Для цитирования: Генетическая устойчивость томата к вирусу ToBRFV: преодоление патогеном известных генов устойчивости и перспективы селекции / С.Ф. Гавриш, Т.А. Редичкина, А.В. Буц, П.А. Самойленко // Картофель и овощи. 2025. №6. С. 47-53. <https://doi.org/10.25630/PAV.2025.80.17.005>

Abstract

Tomato brown wrinkle virus ToBRFV is one of the most dangerous pathogens threatening the global tomato production. This review article presents the biological characteristics of ToBRFV, its evolutionary origin, routes of dissemination (mechanical contact, seeds, pollinators) and diagnostic methods. The genomic organization of viruses, the range of host plants, characteristic symptoms, epidemiological features are analyzed. Integrated control strategies, including phytosanitary and chemical methods, are discussed. Effective methods for disinfection of seeds and surfaces. A comparative analysis of ToBRFV with related tobamoviruses was carried out: tobacco mosaic virus (TMV), tomato mosaic virus (ToMV), tomato mottled mosaic virus (ToMMV), revealing differences in pathogenicity, symptoms and the ability to overcome resistance genes. Particular attention is paid to breeding and genetic control strategies. The molecular mechanisms of the virus overcoming the known resistance genes Tm-1, Tm-2 and Tm-2² are analyzed in detail. Including mutations in the N82K movement protein, which allows the pathogen to bypass the immune response mediated by the Tm-2² gene. The latest scientific data on the identification and characterization of new genetic sources of resistance to ToBRFV in the genomes of wild species of the genus *Solanum* (*S. pimpinellifolium*, *S. habrochaites*, *S. chilense*, *S. ochranthum*), promising for use in breeding programs, are summarized. Both traditional breeding methods and modern molecular genetic approaches are considered, including modification of R genes and identification of QTL loci responsible for resistance. It is emphasized that effective and sustainable protection against ToBRFV requires an integrated approach combining strict phytosanitary measures, reliable monitoring systems based on highly sensitive diagnostic methods and the introduction into production of new tomato hybrids with long-term, preferably polygenic, resistance.

Key words: ToBRFV, tobamoviruses, spread, seed transmission, resistance genes, overcoming resistance, QTL, wild *Solanum* species.

For citing: Genetic resistance of tomato to the ToBRFV virus: overcoming of known resistance genes by the pathogen and prospects for breeding. S.F. Gavrish, T.A. Redichkina, A.V. Buts, P.A. Samoilenko. Potato and vegetables. 2025. No6. Pp. 47-53. <https://doi.org/10.25630/PAV.2025.80.17.005> (In Russ.).

Томат (*Solanum lycopersicum*), одна из ведущих овощных культур мирового масштаба, находится под нарастающей угрозой вирусных инфекций. Среди них выделяется вирус коричневой морщинистости плодов томата ToBRFV. Впервые зафиксированный в 2014–2015 годах в Израиле и Иордании, этот патоген стремительно распространился по всем континентам, приобретает статус карантинного объекта. Высокая патогенность и адаптивность вируса ToBRFV связаны с его эволюционным происхождением.

Эволюционная и молекулярная сложность ToBRFV, а также его значимость как патогена, делают целесообразным его рассмотрение в группе тобамовирусов. Такой подход способствует пониманию его биологических особенностей и выявлению общих закономерностей и различий в патогенезе на томате по сравнению с родственными вирусами.

Целью данной работы было изучение и анализ научной литературы на предмет генетической устойчивости томата к вирусу коричневой морщинистости плодов томата (ToBRFV), а также оценки перспективы селекции томата к данному патогену. Тобамовирусы — род вирусов растений в семействе *Virgaviridae*, объединяющий около 37 видов по последним данным ICTV. Генетическим материалом этих патогенов служит линейная одноцепочечная (+)РНК. Отличительными чертами семейства являются: специфическая тРНК-подобная структура на 3'-конце генома, репликаза, относящаяся к альфа-подобной супергруппе, а также форма вирусных частиц – безоболочечные палочки диаметром ~20 нм и род-специфичной длиной [1]. Среди наиболее опасных представителей этой группы – вирус табачной мозаики TMV, вирус мозаики томатов ToMV, вирус коричневой морщинистости плодов томата ToBRFV и вирус крапчатости томатов ToMMV. Эти патогены имеют как общие черты, так и важные различия в биологии, симптоматике и методах контроля.

Вирус табачной мозаики TMV первый изученный представитель рода *Tobamovirus*, обнаружен в 1882 году как возбудитель мозаичной болезни табака. Он стал ключевой моделью в вирусологии. В 1898 году М. Бейеринк ввел термин «*contagium vivum fluidum*» для описания его природы. TMV остается серьезной угрозой для с.-х. культур [2].

Вирус мозаики томатов ToMV, первоначально считавшийся разновидностью TMV, был признан отдельным видом в 1971 году. Филогеографические данные указывают на его возможное появление в Европе около 1750 года с последующим глобальным распространением [2]. Для защиты от TMV и ToMV используются гены устойчивости: Tm-1 из *Solanum habrochaites* кодирует белок, подавляющий репликацию вирусной РНК, а Tm-2 и его аллель Tm-2² из *S. peruvianum* продуцируют NB-LRR белки, распознающие вирусные белки движения и запускающие защитные реакции. Хотя Tm-2² обеспечивает долговременную устойчивость, некоторые новые штаммы вируса способны ее преодолевать [3].

В 2013 году в Мексике идентифицирован тобамовирус ToMMV, поражающий устойчивые сорта томатов. Вирус обнаружен на томатах и перце в ряде регионов, включая Флориду, Нью-Йорк, Китай и Израиль [2]. Показано, что ген Tm-2² эффективно подавляет репликацию ToMMV у гомо-

зиготных и некоторых гетерозиготных растений. Однако вирус способен инфицировать гетерозиготные генотипы с комбинацией Tm-2² и неактивного аллеля tm-2, что указывает на их частичную устойчивость [3].

В 2014 году в Израиле обнаружена крупная вспышка нового заболевания томата, быстро распространившегося по с.-х. регионам. У тепличных томатов, несущих ген устойчивости к тобамовирусам Tm-22, наблюдались симптомы мозаики, сужения листьев и желтых пятен на плодах. [2].

Исследования указывают на его возникновение в результате рекомбинации между тобамовирусами: TMV (штамм Ohio V) выступил основным родительским вирусом, а ToMMV — донором фрагмента гена Rep [2]. Филогенетические данные свидетельствуют об эволюции ToBRFV от общего предка с ToMV и TMV, где адаптация к томату достигнута минимальными мутациями [4]. Широкий круг хозяев (томат, перец, сорняки), высокая контагиозность, множественные пути передачи (механический, семена, опылители) и наносимые значительные экономические потери делают ToBRFV глобальной угрозой для защищенного грунта.

В 2015 году в долине реки Иордан у коммерческого гибрида томата F1 Candela были обнаружены растения с некрозами (коричневые вдавленные пятна) листьев и плодов, значительно снижавших товарное качество [5]. Предположение о вирусной этиологии подтвердилось при выделении патогена и его исследовании биологическими и молекулярными методами, международный комитет по таксономии вирусов (ICTV) классифицировал его как новый вид рода *Tobamovirus* — вирус коричневой морщинистости плодов томата [6]. Анализ генома израильского тобамовируса (TBRFV-IL) выявил высокое сходство с иорданским штаммом ToBRFV [2].

Кроме того, ToBRFV стремительно распространился по странам Средиземноморья, Северной Америки и Азии всего за несколько лет. Генетическая изменчивость между изолятами из различных регионов, где вирус был впервые обнаружен, остается крайне низкой: сходство нуклеотидных последовательностей превышает 99%. В работе Chanda B (2020) установлено, что нуклеотидная идентичность полногеномных изолятов ToBRFV из различных стран составляет 99,6–99,9%, что свидетельствует о недавнем эволюционном происхождении вируса. В то же время сходство с другими тобамовирусами, такими как ToMV, ToMMV, TMV значительно ниже менее 82,2% [7]. Исследование van de Vossen B. T (2020) дополнительно подтвердило высокую генетическую однородность ToBRFV. Результаты анализа 50 геномов вируса, выделенных в Нидерландах, показали сходство последовательностей на 99,3–100%, что подчеркивает ограниченное геномное разнообразие изолятов ToBRFV в очагах вспышек [8].

Согласно первым отчетам, опубликованным в научных рецензируемых журналах, на данный момент вирус обнаружен в 25 странах на четырех континентах Азия, Европа, Северная Америка и Африка согласно первым отчетам в ЕОКЗР [6].

На основе доступных данных, в России не зафиксировано широкомасштабных вспышек ToBRFV. Однако вирус был обнаружен в импортированных плодах томата. Такие зараженные плоды вполне могут стать способом распростране-

ния вирусной инфекции на территории страны. Например, в ноябре 2020 года Россия ввела запрет на импорт плодов томата и перца из Ферганской области Узбекистана после обнаружения вируса в поставках [9]. В феврале 2023 года специалисты Россельхознадзора выявили ToBRFV в двух партиях томата из Китая [10].

Симптомы заражения томатов вирусом ToBRFV варьируют в зависимости от сорта, стадии роста и условий. Характерные проявления включают хлоротичную мозаику, деформацию и сужение листьев, некрозы их верхушек, а также некрозы на цветках, черешках и стеблях. В тяжелых случаях наблюдается увядание и гибель растений. На плодах развиваются желтые и коричневые пятна, морщинистость, деформация и неравномерное созревание, что снижает их товарность [2] (табл.).

Вирус также может инфицировать ряд широко распространенных трав и сорных растений, которые становятся его резервуарами. Экспериментально подтверждена передача ToBRFV представителям рода *Nicotiana*, а также *Solanum nigrum*, *Physalis angulata*, *P. pubescens*, ряду сорных растений и *Petunia hybrida* [11].

Баклажан был идентифицирован как потенциальный хозяин ToBRFV, однако в Мексике был зафиксирован лишь один положительный случай [12]. Эксперименты по передаче вируса на баклажан дали противоречивые результаты: четыре исследовательские группы не смогли подтвердить его заражение [11]. Исследования также показали, что картофель не является хозяином ToBRFV [2].

Еще одной проблемой в изучении и контроле ToBRFV является сложность его диагностики. Визуальная диагностика заболевания затруднена из-за значительного сходства симптомов с другими тобамовирусами ToMV и TMV. Неспецифический характер симптомов, усугубляющийся при смешанных инфекциях к примеру, с вирусом Пегино PerMV [13], делает этот метод ненадежным.

Основным методом обнаружения РНК вируса коричневой морщинистости плодов томата на сегодняшний день является – Количественная ОТ-ПЦР (кОТ-ПЦР). Метод включает обратную транскрипцию РНК в кДНК с последующей амплификацией и количественным анализом. Разработаны специфические праймеры и зонды, повышающие эффективность детекции [14;15]. Важное преимущество возможность мультиплексирования, позволяющего одновременно выявлять ToBRFV и родственные тоба-

мовирусы (TMV, ToMV, ToMMV) в одной реакции, что эффективно для скрининга [16;17].

Иммуноферментный анализ (ИФА) и его модификации, включая иммунохроматографические полоски, применяются для быстрого выявления вирусных белков с помощью специфических антител [18]. Несмотря на риск перекрестных реакций с другими тобамовирусами, эти методы обеспечивают быстрое получение результатов в полевых условиях. Но данный метод неточен, т.к. требует определенной концентрации вируса в самом растении. На ранних стадиях заражения он бесполезен.

Расширяя возможности стандартной диагностики на основе ОТ-ПЦР и ИФА, исследователи активно разрабатывают новые методы детекции вируса ToBRFV, отличающиеся повышенной эффективностью. Так, капельная цифровая ПЦР (ddPCR) демонстрирует исключительную чувствительность и точность количественной оценки [19]. Принцип метода, основанный на дигитализации ПЦР-реакции путем ее фрагментации на множество независимых микрокомпартов (капель), обеспечивает прямой подсчет копий целевой РНК без необходимости использования калибровочных кривых. Другим прорывным подходом стала адаптация системы CRISPR-Cas12a для специфичного определения ToBRFV [20]. Комбинирование этих перспективных технологий открывает путь к созданию высокоточных инструментов для мониторинга и сдерживания популяций тобамовирусов, характеризующихся высокой скоростью эволюции.

Эффективная защита от ToBRFV требует понимания всех ключевых путей его передачи. Семена томатов, полученные из плодов, инфицированных ToBRFV, полностью 100% заражены вирусом, при этом вирус локализуется исключительно на внешней оболочке семян [21]. Однако, как и в случае с другими вирусами, передающимися через семена, вероятность заражения проростков от инфицированных семян ToBRFV остается низкой и варьируется от 0,08% до 2,8% [22;23]. Эти данные указывают на то, что зараженные семена могут служить источником первичных очагов инфекции, а дальнейшее распространение вируса происходит через различные виды механического контакта.

Передача ToBRFV через пыльцу не подтверждена, несмотря на обнаружение вируса в 3% пыльцевых зерен. Зараженные пыльцевые зерна не прорастают, а перекрестное опыление здоровых растений инфицированной пыльцой не приводит к передаче

Сравнение патогенности TMV, ToMV, ToMMV и ToBRFV на томате: симптомы, устойчивость, статус угрозы

Вирус	Основные симптомы	Устойчивость	Статус угрозы
TMV	Листья: яркая светлая/темная мозаика, пузырчатость, деформация. Плоды: мозаичная окраска, некротические пятна. Общее: задержка роста, курчавость верхушки.	Tm-1, Tm-2	Не является карантинным объектом
ToMV	Листья: мозаика (от слабой до сильной), деформация, сужение долей, пузырчатость. Плоды: мозаичная окраска, неравномерное созревание, некротические кольца/пятна. Общее: задержка роста.	Tm-2 ²	Не является карантинным объектом
ToMMV	Листья: мозаика, пузырчатость, деформация, сужение долей, нитевидность, пожелтение. Плоды: мозаичная окраска, желтые пятна, крапчатость, некротические кольца/пятна, деформация. Общее: задержка роста.	Tm-2 ² эффективно подавляет размножение вируса у гомозиготных растений.	Не является карантинным объектом
ToBRFV	Листья: сильная мозаика, деформация нитевидность, сужение долей, пожелтение жилок. Плоды: некротические (коричневые) пятна, морщинистость, деформация, неравномерное созревание, желтые/коричневые пятна. Общее: задержка роста.	Обходит гены Tm-1, Tm-2, Tm-22.	Карантинный объект

вируса в плоды или семена. Однако ToBRFV может передаваться механически опылителями (шмели, медоносные пчелы), вероятно, через зараженный сок или пыльцу во время опыления в теплицах [24]. Проникновение вируса в пыльцу, вероятно, связано с вызванными инфекцией дефектами зерен, приводящими к потере их жизнеспособности.

В обзорах Zhang S (2022) подчеркивается, что доминирующим путем распространения ToBRFV является механическая передача вируса человеком. Патоген эффективно переносится на руках, перчатках, одежде и инструментах во время выполнения таких работ, как обрезка, подвязывание и сбор урожая. При этом даже однократного контакта бывает достаточно для последующего заражения множества растений [1]. Дополнительными путями распространения служат прямой контакт между растениями, а также перенос вируса с водой в системах орошения. Критически важную роль в эффективном распространении патогена играет его чрезвычайная стабильность: вирусные частицы сохраняют инфекционность на поверхностях в течение многих недель и даже месяцев в условиях защищенного грунта [24].

Комплексный контроль вируса ToBRFV предполагает использование различных мер, при этом химические методы могут демонстрировать высокую эффективность, согласно ряду исследований. Обработка 0,5%-ным лактоферрином, 2%-ным Вироцидом, 10%-ным Хлороксом или 3%-ным Вирконом обеспечивает 90–100% защиту растений при механической инокуляции [25]. Диоксид хлора (ClO_2 , 760 мг/л) снижает передачу вируса на 60%, ограничивает распространение (на 48% в открытом грунте и 81% в теплицах), повышает устойчивость томатов к стрессам и сокращает потери урожая на 48% и 85% [26]. Препараты Tsunami, Bioxi, Bio-con, Incidin и соляная кислота (HCl) в высоких концентрациях эффективно подавляют ToBRFV [22]. Для дезинфекции семян эффективны: 2,5%-ный гипохлорит натрия (15 мин, 100% прорастание) или 10%-ный тринатрийфосфат (TSP, 3 часа), полностью инактивирующие вирус [22;27]. Однако 1%-ный HCl может деформировать семена при всхожести 80% [13]. Альтернативный нехимический метод постепенный нагрев семян ($20^\circ\text{C} \rightarrow 72^\circ\text{C}$ за 72 ч), снижающий контаминацию с 0,8% до 0,3% при всхожести 95,8% [28].

Генетическая устойчивость остается одним из наиболее экологически безопасных и экономически оправданных направлений в селекции растений. На данный момент в селекционной работе против тобамовирусов используются три основных гена: Tm-1, Tm-2 и Tm-22. Стратегия ученых заключается в изучении их эффективности как по отдельности, так и в комбинациях для преодоления ограничений моногенной устойчивости.

Ген Tm-1, полученный из дикорастущего вида *Solanum habrochaites* (PI126445) и локализованный на 2-й хромосоме. Проявляет неполную доминантность и кодирует белок, гомологичный триозофосфатизомеразе, который эффективно подавляет репликацию вирусной РНК [29;30].

Другим важным источником устойчивости стали гены Tm-2 и Tm-2², перенесенные из *Solanum peruvianum*. Они расположены в локусе на 9-й хромосоме, наследуются по полному доминантному типу и кодируют белки класса CC-NB-LRR, которые индуцируют гиперчувствительный ответ (HR),

блокируя перемещение вируса между клетками [29;30]. Ген Tm-22 долгое время обеспечивал высокую устойчивость к вирусам TMV и ToMV, но появление ToBRFV выявило его ограниченную эффективность [31].

Исследования механизмов преодоления устойчивости показали, что даже единичная мутация в геноме вируса может привести к потере устойчивости. Так, работа Zisi (2024) продемонстрировала, что замена аспарагина на лизин в положении 82 (N82K) белка движения (MP) ToBRFV позволяет вирусу избежать распознавания продуктом гена Tm-22 и инфицировать ранее устойчивые растения [32]. Это подчеркивает уязвимость стратегии, основанной на одном R-гене, особенно в условиях интенсивного земледелия и высокого инфекционного фона.

Согласно данным патентной заявки, поданной Ashkenazi V (2020) описывает растения томата, устойчивые к ToBRFV благодаря комбинации рецессивного гена Tm-1 (хромосома 2) и количественных локусов признака (QTL) на хромосомах 6 (QTL1), 9 (QTL2) и 11 (QTL3). Ген Tm-1 (SEQ ID No:19) ингибирует репликацию вирусной РНК, но его эффект усиливается QTL, обеспечивающими толерантность листьев и/или плодов. QTL1 и QTL2 снижают симптомы на плодах, а QTL3 — на листьях. Устойчивость подтверждена снижением титра вируса (RT-PCR, ELISA). Этот подход уникален комбинацией Tm-1 и QTL, что делает его перспективным для создания гибридов с комплексной устойчивостью. [33; 34].

Перспективным направлением стала модификация известных генов устойчивости с помощью методов молекулярной биологии. Группа ученых из Израиля модифицировали ген Tm-2², ответственный за распознавание белка движения вируса (MP-ToBRFV), и выявили три однонуклеотидных полиморфизма (SNP), существенно повышающих устойчивость к ToBRFV [35]. Lindbo J (2022) установил, что мутации в LRR-домене гена Tm-2² усиливают способность белка распознавать белки движения различных тобамовирусов, тем самым расширяя спектр устойчивости [36]. Rivera-Márquez K (2022) с соавторами используя молекулярный докинг, определили ключевые аминокислотные остатки (R350, N384, K385 и др.), которые увеличивают сродство Tm-2² к MP-ToBRFV, что способствует повышению устойчивости растений [37]. Эти результаты открывают путь к созданию генов с усиленной и широкой специфичностью.

Параллельно ведется активный поиск новых источников устойчивости к ToBRFV и особую ценность здесь представляют дикорастущие виды. Например, исследования дикорастущего вида *S. pimpinellifolium*, проведенные Hamelink (2019) и коллегами, выявили резистентные генотипы, ассоциированные с QTL на хромосомах 6, 11 и 12. Эти локусы были успешно интрогрессированы в геном культурного томата [38]. Другой пример — вид *S. habrochaites*, который продемонстрировал устойчивость, опосредованную локусом на 8-й хромосоме этот локус кодирует белок типа NBS-LRR, являющийся ключевым компонентом иммунитета растений [39]. Дополнительные исследования *S. pimpinellifolium* под руководством Zinger не только подтвердили наличие толерантных к ToBRFV генотипов, но и привели к разработке функционального ДНК-маркера, сцепленного с геном Tm-1, что значительно упрощает селекционную работу [40].

Масштабный скрининг 809 образцов дикорастущих томатов выявил толерантные и устойчивые линии. Среди них 26 образцов *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, *S. habrochaites*, *S. chilense* и *S. pimpinellifolium* проявили толерантность. А пять образцов *S. ochranthum* (LA2160, LA2162, LA2166 и др.) показали высокую устойчивость к ToBRFV, TMV и ToMV [41]. Однако межвидовая несовместимость *S. ochranthum* с *S. lycopersicum* затрудняет их использование в селекции.

Важной характеристикой, выявленной у дикорастущих видов устойчивости, является ее термозависимость. Исследования Jewehan показали, что у *S. habrochaites* и *S. peruvianum* резистентность, связанная с подавлением репликации и перемещения вируса, полностью утрачивается при температуре 33 °C, но восстанавливается при 24 °C [42]. Это указывает на сложный физиологический характер взаимодействия, при котором иммунный ответ зависит от условий окружающей среды. Кроме того, у линии *S. habrochaites* LA1739 наблюдалась потеря устойчивости при прививке на зараженный подвой, что исключает абсолютный иммунитет и подчеркивает роль системных сигналов в формировании защиты [42].

В свою очередь, Kopeliovitch и Gilan зарегистрировали выраженную устойчивость у гибридных форм, полученных от скрещивания культурного томата с видами *S. corneliomulleri*, *S. habrochaites* и *S. chilense*, ассоциируя этот признак с молекулярными маркерами на хромосомах 2 и 11 [13]. Эффективность стратегии интрогрессии подтверждена Kalisvaart с соавторами, которые верифицировали устойчивость, перенесенную из *S. pimpinellifolium* в *S. lycopersicum*, и идентифицировали новый перспективный QTL на 8-й хромосоме. В пределах этого локуса расположен ген-кандидат Tom2a, представляющий значительный интерес для дальнейшего изучения [43].

Выводы

Вирус коричневой морщинистости плодов томата (ToBRFV) представляет глобальную угрозу для защищенного грунта из-за исключительной контагиозности, множественных путей передачи (механический контакт, семена, опылители) и способности преодолевать гены устойчивости Tm-1, Tm-2, Tm-2². Его эволюционное происхождение связано с рекомбинацией вирусов TMV и ToMMV, что привело к появлению высокоадаптивного патогена.

На данный момент не существует коммерческих сортов томата со стабильной и полной устойчивостью к данному вирусу. Позиционирование большинства селекционных компаний, основано на концепции толерантности, при которой растение заражается, но демонстрирует существенно ослабленные симптомы и сохраняет приемлемую продуктивность. Первые гибриды компании Гавриш, сочетающие модифицированные аллели известных генов, такие как Tm-2², Tm-1 и Tm-3, с новыми QTL-локусами, уже созданы и проходят полевые испытания, а их массовое появление на рынке ожидается в течение ближайшего времени. Использование таких толерантных гибридов в комплексе со строгими фитосанитарными мерами и обязательным применением методов обнаружения вируса (например, ОТ-ПЦР) является ключевым элементом современной стратегии по сдерживанию патогена.

Библиографический список

- Zhang S. et al. Tomato brown rugose fruit virus: An emerging and rapidly spreading plant RNA virus that threatens tomato production worldwide. *Molecular Plant Pathology*. 2022. Vol. 23. No. 9. Pp. 1262–1277.
- Ishibashi, K., Kubota, K., Kano, A. et al. Tobamoviruses: old and new threats to tomato cultivation. *J Gen Plant Pathol*. 2023. Vol. 89. Pp. 305–321
- Shahriari Z, Su X, Zheng K, Zhang Z. Advances and Prospects of Virus-Resistant Breeding in Tomatoes. *Int J Mol Sci*. 2023 Oct 22
- Maayan Y. et al. Using genomic analysis to identify tomato Tm-2 resistance-breaking mutations and their underlying evolutionary path in a new and emerging tobamovirus. *Archives of virology*. 2018. Vol. 163. No. 7. Pp. 1863–1875.
- Salem. N, Mansour. A ,Ciuffo. M ,Turina. B.W. A new tobamovirus infecting tomato crops in Jordan. *Archives of Virology*. Falk & M. 2016. Vol. 161. Pp. 503–506
- Zhang S. et al. Tomato brown rugose fruit virus: An emerging and rapidly spreading plant RNA virus that threatens tomato production worldwide. *Molecular Plant Pathology*. 2022. Vol. 23. No. 9. Pp. 1262–1277.
- Chanda B. et al. Complete genome sequence of a tomato brown rugose fruit virus isolated in the United States // *Microbiology Resource Announcements*. 2020. Vol. 9. No 29. Pp. 10.1128/mra.00630-20.
- Van De Vossen B. T. L. H. et al. Real-time tracking of Tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) outbreaks in the Netherlands using Nextstrain. *PLoS One*. 2020. Vol. 15. No. 10. Pp. 234–240.
- Russia bans greenhouse tomatoes & peppers from Uzbekistan's Fergana region [Web resource] <https://www.freshplaza.com/north-america/article/9272394/russia-bans-greenhouse-tomatoes-peppers-from-uzbekistan-s-fergana-region/> Access date: 16.09.2025
- Russia: Two lots of cherry tomatoes coming from China were infected with ToBRFV [Web resource]. URL: <https://www.hortidaily.com/article/9505294/russia-two-lots-of-cherry-tomatoes-coming-from-china-were-infected-with-tobrfv>. Access date: 16.09.2025
- Chanda B. et al. Comparative analysis of host range, ability to infect tomato cultivars with Tm-22 gene, and real-time reverse transcription PCR detection of tomato brown rugose fruit virus. *Plant Disease*. 2021. Vol. 105. No 11. Pp. 3643–3652
- EPPO 2019. Update of the situation of tomato brown rugose fruit virus in Mexico EPPO Rep. Serv. 2019/192 Eur. Mediterr. Plant Prot. Organ. Paris: <https://gd.eppo.int/reporting/article-6622>.
- Kopeliovitch E, Gilan I. 2022. A tomato plant comprising dominant resistance genes to tomato brown rugose fruit virus WO Patent 2022/018734.
- Caruso A. G. et al. Tomato brown rugose fruit virus: A pathogen that is changing the tomato production worldwide. *Annals of Applied Biology*. 2022. Vol. 181. No 3. Pp. 258–274.
- Salem NM, Jewehan A, Aranda MA, Fox A (2023) Tomato brown rugose fruit virus pandemic. *Annu Rev Phytopathol*.
- Yan Z. et al. Biological and molecular characterization of tomato brown rugose fruit virus and development of quadruplex RT-PCR detection. *J. Integr Agric*. Vol. 20. Pp. 1871–1879
- Tiberini A. et al. Development and validation of a one-step reverse transcription real-time PCR assay for simultaneous detection and identification of tomato mottle mosaic virus and tomato brown rugose fruit virus. *Plants*. 2022. Vol. 11. No. 4. Pp. 489.
- Bernabé-Orts J. M., Hernando Y., Aranda M. A. Toward a CRISPR-based point-of-care test for tomato brown rugose fruit virus detection. *PhytoFrontiers™*. 2022. Vol. 2. No2. Pp. 92–100.
- Vargas-Hernández B. Y. et al. Development of a droplet digital polymerase chain reaction (ddPCR) assay for the detection of Tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) in tomato and pepper seeds. *Journal of virological methods*. 2022. Vol. 302. Pp. 114466.
- Alon D. M. et al. Differential detection of the tobamoviruses tomato mosaic virus (ToMV) and tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) using CRISPR-Cas12a. *Plants*. 2021. Vol. 10. No6. P. 1256.
- Klap C. et al. The potential risk of plant-virus disease initiation by infected tomatoes. *Plants*. 2020. Vol. 9. No. 5. Pp. 623.
- Davino S. et al. Tomato brown rugose fruit virus: Seed transmission rate and efficacy of different seed disinfection treatments. *Plants*. 2020. Vol. 9. No. 11. P. 1615.
- Salem N.M, Sulaiman. A, Samarah, M. Turina & M Localization and mechanical transmission of tomato brown rugose fruit virus in tomato seeds. *Plant Disease*. Vallino. 2022.106. Pp. 275–281.
- Levitzky N. et al. The bumblebee *Bombus terrestris* carries a primary inoculum of Tomato brown rugose fruit virus contributing to disease spread in tomatoes. *PLoS one*. 2019. Vol. 14. No. 1. Pp.

E0210871.

25.Chanda B. et al. Effectiveness of disinfectants against the spread of tobamoviruses: Tomato brown rugose fruit virus and Cucumber green mottle mosaic virus. *Virology journal*. 2021. Vol. 18. No1. P. 7.

26.Gutiérrez U. V. et al. Chlorine Dioxide: Antiviral That Reduces the Spread of ToBRFV in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Plants. *Viruses*. 2024. Vol. 16. No. 10. P. 1510.

27.Disinfection treatments eliminated tomato brown rugose fruit virus in tomato seeds. N. Samarah, A. Sulaiman, N. Salem & M. Turina. *European Journal of Plant Pathology*. 2021. 159(1). Pp. 153–162.

28.Fidan H., Ulusoy D., Albezirgan H. N. Exploring effective strategies for ToBRFV management in tomato production: insights into seed transmission dynamics and innovative control approaches. *Agriculture*. 2024. Vol. 14. No. 1. P. 108.

29.de Ronde D., Butterbach P., Kormelink R. Dominant resistance against plant viruses. *Frontiers in plant science*. 2014. Vol. 5. P. 307.

30.Pfützner A. J. P. Resistance to tobacco mosaic virus and tomato mosaic virus in tomato //Natural resistance mechanisms of plants to viruses. Dordrecht : Springer Netherlands, 2006. Pp. 399–413.

31.Salem N. M. et al. New weed hosts for tomato brown rugose fruit virus in wild Mediterranean vegetation. *Plants*. 2022. Vol. 11. No. 17. Pp. 2287

32.Zisi Z, L. Ghijssels, E. Vogel, C. Vos, J.Single amino acid change in tomato brown rugose fruit virus breaks virus-specific resistance in new resistant tomato cultivar. *Matthijnsens. Front Plant Sci*. 2024 May 7;15:1382862. doi:10.3389/fpls.2024.1382862. PMID: 38774217; PMCID: PMC11106371.

33.Ashkenazi V, Y. Rotem, R. Ecker, S. Nashilevitz, N. Barom. WO Patent 2020/249798 Resistance in plants of *Solanum lycopersicum* to the tobamovirus tomato brown rugose fruit virus.

34.Ashkenazi.V, Y. Rotem, R. Ecker, S. Nashilevitz, N. Barom. WO Patent 2018/219941. Tolerance in plants of *Solanum lycopersicum* to the tobamovirus tomato brown rugose fruit virus (TBRFV)

35.Spiegelman Z., Hak H., Loeb Ezra J., Sherman Y. Tobamovirus-resistant tomato plants WO Patent 2022/091104.

36.Lindbo J. 2022. Tomato plants resistant to ToBRFV, TMV, ToMV and ToMMV and corresponding resistance genes WO Patent 2022/117884

37.Rivera-Márquez K. et al. Bioinformatic-based approach for mutagenesis of plant immune Tm-22 receptor to confer resistance against tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV). *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Pp. 846–984

38.Hamelink R, Kalisvaart J, Rashidi H. 2019. TBRFV resistant tomato plant WO Patent 2019/110130.

39.Ykema M., Verweij C.W., de la Fuente van Bentem S. 2020. Tomato plant resistant to tomato brown rugose fruit virus WO Patent 2020/147921.

40.Zinger A. et al. Identification and mapping of tomato genome loci controlling tolerance and resistance to tomato brown rugose fruit virus. *Plants*. 2021. Vol. 10. No. 1. P. 179.

41.Jewehan A. et al. Screening of *Solanum* (sections *Lycopersicon* and *Juglandifolia*) germplasm for reactions to the tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV). *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2022. Vol. 129. No. 1. Pp. 117–123.

42.Jewehan A. et al. Evaluation of responses to tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) and selection of resistant lines in *Solanum habrochaites* and *Solanum peruvianum* germplasm //Journal of general plant pathology. 2022. Vol. 88. No 3. Pp. 187–196.

43.Kalisvaart J, Ludeking DJW, Roovers AJM. 2022. Gene leading to ToBRFV resistance in *S lycopersicum*. WO Patent 2022/013452.

References

1.Zhang S. et al. Tomato brown rugose fruit virus: An emerging and rapidly spreading plant RNA virus that threatens tomato production worldwide. *Molecular Plant Pathology*. 2022. Vol. 23. No. 9. Pp. 1262–1277.

2.Ishibashi, K., Kubota, K., Kano, A. et al. Tobamoviruses: old and new threats to tomato cultivation. *J Gen Plant Pathol*. 2023. Vol. 89. Pp. 305–321

3.Shahriari Z, Su X, Zheng K, Zhang Z. Advances and Prospects of Virus-Resistant Breeding in Tomatoes. *Int J Mol Sci*. 2023 Oct 22

4.Maayan Y. et al. Using genomic analysis to identify tomato Tm-2 resistance-breaking mutations and their underlying evolutionary path in a new and emerging tobamovirus. *Archives of virology*. 2018. Vol. 163. No. 7. Pp. 1863–1875.

5.Salem. N, Mansour. A ,Ciuffo. M ,Turina. B.W. A new tobamovirus infecting tomato crops in Jordan. *Archives of Virology*. Falk & M. 2016. Vol. 161. Pp. 503–506

6.Zhang S. et al. Tomato brown rugose fruit virus: An emerging and rapidly spreading plant RNA virus that threatens tomato production worldwide. *Molecular Plant Pathology*. 2022. Vol. 23. No. 9. Pp. 1262–1277.

7.Chanda B. et al. Complete genome sequence of a tomato brown rugose fruit virus isolated in the United States // Microbiology Resource Announcements. 2020. Vol. 9. No 29. Pp. 10.1128/mra.00630-20.

8.Van De Vossen B. T. L. H. et al. Real-time tracking of Tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) outbreaks in the Netherlands using Nextstrain. *PLoS One*. 2020. Vol. 15. No. 10. Pp. 234–240.

9.Russia bans greenhouse tomatoes & peppers from Uzbekistan's Fergana region [Web resource] <https://www.freshplaza.com/north-america/article/9272394/russia-bans-greenhouse-tomatoes-peppers-from-uzbekistan-s-fergana-region/> Access date: 16.09.2025

10.Russia: Two lots of cherry tomatoes coming from China were infected with ToBRFV [Web resource]. URL: <https://www.hortidaily.com/article/9505294/russia-two-lots-of-cherry-tomatoes-coming-from-china-were-infected-with-tobrfv>. Access date: 16.09.2025

11.Chanda B. et al. Comparative analysis of host range, ability to infect tomato cultivars with Tm-22 gene, and real-time reverse transcription PCR detection of tomato brown rugose fruit virus. *Plant Disease*. 2021. Vol. 105. No 11. Pp. 3643–3652

12.EPPO 2019. Update of the situation of tomato brown rugose fruit virus in Mexico EPPO Rep. Serv. 2019/192 Eur. Mediterr. Plant Prot. Organ. Paris: <https://gd.eppo.int/reporting/article-6622>.

13.Kopeliovitch E, Gilan I. 2022. A tomato plant comprising dominant resistance genes to tomato brown rugose fruit virus WO Patent 2022/018734.

14.Caruso A. G. et al. Tomato brown rugose fruit virus: A pathogen that is changing the tomato production worldwide. *Annals of Applied Biology*. 2022. Vol. 181. No 3. Pp. 258–274.

15.Salem NM, Jewehan A, Aranda MA, Fox A (2023) Tomato brown rugose fruit virus pandemic. *Annu Rev Phytopathol*.

16.Yan Z. et al. Biological and molecular characterization of tomato brown rugose fruit virus and development of quadruplex RT-PCR detection. *J. Integr Agric*. Vol. 20. Pp. 1871–1879

17.Tiberini A. et al. Development and validation of a one-step reverse transcription real-time PCR assay for simultaneous detection and identification of tomato mottle mosaic virus and tomato brown rugose fruit virus. *Plants*. 2022. Vol. 11. No. 4. Pp. 489.

18.Bernabé-Orts J. M., Hernando Y., Aranda M. A. Toward a CRISPR-based point-of-care test for tomato brown rugose fruit virus detection. *PhytoFrontiers*™. 2022. Vol. 2. No2. Pp. 92–100.

19.Vargas-Hernández B. Y. et al. Development of a droplet digital polymerase chain reaction (ddPCR) assay for the detection of Tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) in tomato and pepper seeds. *Journal of virological methods*. 2022. Vol. 302. Pp. 114466.

20.Alon D. M. et al. Differential detection of the tobamoviruses tomato mosaic virus (ToMV) and tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) using CRISPR-Cas12a. *Plants*. 2021. Vol. 10. No6. P. 1256.

21.Klap C. et al. The potential risk of plant-virus disease initiation by infected tomatoes. *Plants*. 2020. Vol. 9. No. 5. Pp. 623.

22.Davino S. et al. Tomato brown rugose fruit virus: Seed transmission rate and efficacy of different seed disinfection treatments. *Plants*. 2020. Vol. 9. No. 11. P. 1615.

23.Salem N.M, Sulaiman. A, Samarah, M. Turina & M Localization and mechanical transmission of tomato brown rugose fruit virus in tomato seeds. *Plant Disease*.. Vallino. 2022106. Pp. 275–281.

24.Levitzky N. et al. The bumblebee *Bombus terrestris* carries a primary inoculum of Tomato brown rugose fruit virus contributing to disease spread in tomatoes. *PLoS one*. 2019. Vol. 14. No. 1. Pp. E0210871.

25.Chanda B. et al. Effectiveness of disinfectants against the spread of tobamoviruses: Tomato brown rugose fruit virus and Cucumber green mottle mosaic virus. *Virology journal*. 2021. Vol. 18. No1. P. 7.

26.Gutiérrez U. V. et al. Chlorine Dioxide: Antiviral That Reduces the Spread of ToBRFV in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Plants. *Viruses*. 2024. Vol. 16. No. 10. P. 1510.

27.Disinfection treatments eliminated tomato brown rugose fruit virus in tomato seeds. N. Samarah, A. Sulaiman, N. Salem & M. Turina. *European Journal of Plant Pathology*. 2021. 159(1). Pp. 153–162.

28.Fidan H., Ulusoy D., Albezirgan H. N. Exploring effective strategies for ToBRFV management in tomato production:

- insights into seed transmission dynamics and innovative control approaches. *Agriculture*. 2024. Vol. 14. No. 1. P. 108.
29. de Ronde D., Butterbach P., Kormelink R. Dominant resistance against plant viruses. *Frontiers in plant science*. 2014. Vol. 5. P. 307.
30. Pfitzner A. J. P. Resistance to tobacco mosaic virus and tomato mosaic virus in tomato // Natural resistance mechanisms of plants to viruses. Dordrecht : Springer Netherlands, 2006. Pp. 399–413.
31. Salem N. M. et al. New weed hosts for tomato brown rugose fruit virus in wild Mediterranean vegetation. *Plants*. 2022. Vol. 11. No. 17. Pp. 2287
32. Zisi Z, L. Ghijssels, E. Vogel, C. Vos, J. Single amino acid change in tomato brown rugose fruit virus breaks virus-specific resistance in new resistant tomato cultivar. *Matthijnsens. Front Plant Sci*. 2024 May 7;15:1382862. doi:10.3389/fpls.2024.1382862. PMID: 38774217; PMCID: PMC11106371.
33. Ashkenazi V, Y. Rotem, R. Ecker, S. Nashilevitz, N. Barom. WO Patent 2020/249798 Resistance in plants of *Solanum lycopersicum* to the tobamovirus tomato brown rugose fruit virus.
34. Ashkenazi V, Y. Rotem, R. Ecker, S. Nashilevitz, N. Barom. WO Patent 2018/219941. Tolerance in plants of *Solanum lycopersicum* to the tobamovirus tomato brown rugose fruit virus (TBRFV)
35. Spiegelman Z., Hak H., Loeb Ezra J., Sherman Y. Tobamovirus-resistant tomato plants WO Patent 2022/091104.
36. Lindbo J. 2022. Tomato plants resistant to ToBRFV, TMV, ToMV and ToMMV and corresponding resistance genes WO Patent 2022/117884
37. Rivera-Márquez K. et al. Bioinformatic-based approach for mutagenesis of plant immune Tm-22 receptor to confer resistance against tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV). *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Pp. 846–984
38. Hamelink R, Kalisvaart J, Rashidi H. 2019. TBRFV resistant tomato plant WO Patent 2019/110130.
39. Ykema M., Verweij C.W., de la Fuente van Bentem S. 2020. Tomato plant resistant to tomato brown rugose fruit virus WO Patent 2020/147921.
40. Zinger A. et al. Identification and mapping of tomato genome loci controlling tolerance and resistance to tomato brown rugose fruit virus. *Plants*. 2021. Vol. 10. No. 1. P. 179.
41. Jewehan A. et al. Screening of *Solanum* (sections *Lycopersicon* and *Juglandifolia*) germplasm for reactions to the tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV). *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2022. Vol. 129. No. 1. Pp. 117–123.
42. Jewehan A. et al. Evaluation of responses to tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) and selection of resistant lines in *Solanum habrochaites* and *Solanum peruvianum* germplasm // *Journal of general plant pathology*. 2022. Vol. 88. No 3. Pp. 187–196.
43. Kalisvaart J, Ludeking DJW, Roovers AJM. 2022. Gene leading to ToBRFV resistance in *Solanum lycopersicum*. WO Patent 2022/013452.
44. *lycopersicum*. WO Patent 2022/013452. *lycopersicum*. WO Patent 2022/013452

Об авторах

Гавриш Сергей Федорович, доктор с.-х. наук, профессор, председатель совета директоров группы компаний «Гавриш»
Редичкина Татьяна Александровна, канд. с.-х. наук, директор ООО «НИИСОК»

Буц Алексей Валерьевич, канд. биол. наук, зав. лабораторией пасленовых культур Крымского селекционного центра «Гавриш»

Самойленко Павел Анатольевич (ответственный за переписку), н.с. ООО «НПО «Гавриш», соискатель КубГАУ. E-mail: SamoilenkoPavel.A@yandex.ru

Author details

Gavrish S.F., DSci (Agr.), professor, Chairman of the Board of Directors of Gavrish group of company
Redichkina T.A., Cand. Sci. (Agr.), Director of NIISOK LLC
Buts A.V., Cand. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Solanaceous Crops of the Crimean Breeding Center Gavrish
Samoilenko P.A. (author for correspondence), research fellow at NPO Gavrish, KubSAU applicant. E-mail: SamoilenkoPavel.A@yandex.ru

По законам рынка

Глава Минсельхоза выступила против законодательной фиксации цены на картофель.

В отношении цены на картофель нужна формула, привязанная к рыночной ситуации, заявила министр сельского хозяйства Оксана Лут на расширенном заседании комитета по аграрно-продовольственной политике и природопользованию Совета Федерации.

– Мер господдержки (проекта по развитию картофелеводства и овощеводства – ИФ) денежных у нас в достаточном объеме и хватает. Но чего не хватает? Вы сказали о доле в законе о торговле по определенным видам продукции, где должна быть зафиксирована цена. Мы против фиксации цены – это нерыночное регулирование. Мы останемся без картофеля, – заявила Лут, комментируя прозвучавшее на заседании предложение о внесении в закон о торговле предложений о фиксации цен на некоторые виды продукции.

По ее словам, выход может быть в создании формулы цены, которая бы учитывала рыночную ситуацию. «Мы бы попросили комитет поддержать нас с идеей внесения изменений в закон о торговле – не с фиксированной ценой, а с формулой цены в привязке к рыночной ситуации. По крайней мере, все будут понимать правила игры», – считает она.

Как пояснила Лут, в последнее время на цены на картофель в рознице влияет не только объем урожая, но и изменение его структуры. «Если посмотреть на структуру посевных площадей по картофелю, то у нас увеличивается доля, которая выращивается под промышленную переработку, промышленные сорта, не товарный картофель. И каждый год эта доля увеличивается», – обратила внимание она.

Причина не только в том, что увеличивается спрос на переработанную продукцию, но и в том, что «промышленный бизнес дает четкие условия – зачастую все переходят на трехлетние условия с понятной стоимостью картофеля», отметила она. «Если ты понимаешь, что у тебя будет формула цены в течение трех лет привязана к инфляции, ты будешь сажать картофель и овощи для переработчика, – уверена она. – К сожалению, с розницей пока так не получается... Нужно подтянуть регулятору», – добавила министр.

По словам Лут, сбор картофеля в организованном секторе в этом году может составить 7,6 млн т против 7,3 млн т в прошлом году, когда цены резко повысились. Самым урожайным был 2023 год – 8,6 млн т.

Источник: www.interfax.ru