

## Епіфітотіологічна модель вірусу бронзовості томатів, який уражає соняшник

А. Л. Бойко, Н. А. Князева, О. А. Кондратюк, С. О. Смирнова

Київський університет імені Тараса Шевченка  
Вул. Володимирська, 64, Київ, 01033, Україна

---

*Запропоновано принципову нову епіфітотіологічну модель вірусу бронзовості томатів (ВБТ). Встановлено шляхи циркуляції ВБТ у природі. Вперше показано можливість передачі патогену бур'янами, насінням та пилом, що має суттєве значення у виникненні вірусних епіфітотій, які викликаються ВБТ і можуть бути першоджерелом його розповсюдження. Пропонуються заходи боротьби з насінневою вірусною інфекцією соняшнику.*

---

Вступ. Значний економічний збиток сільському господарству наносять вірусні хвороби сільськогосподарських культур, зокрема соняшнику, який може уражатися вірусними інфекціями від 23 до 90 %, що знижує врожайність на 30 % та зелену масу — на 18—24 % [1, 2].

Встановлено, що найрозповсюдженішим збудником вірусних інфекцій соняшнику в Україні є поліморфний вірус, ідентифікований нами як вірус бронзовості томатів (ВБТ) родини *Bunyaviridae* [3]. Можливість інфікування соняшнику в природних умовах ВБТ показано вперше також вченими України [3, 4].

Економічне значення виявлення шляхів розповсюдження ВБТ неможливо недооцінити, оскільки патоген, маючи широке коло рослин-хазяїв, уражує більш 500 видів рослин [5].

Для розробки заходів боротьби з ВБТ — найбільш контагіозного для стратегічно важливої олійної культури (соняшнику) — необхідно розробити епіфітотіологічну модель патогену. З цією метою вивчено циркуляцію та збереження в природі патогену, що уражає соняшник.

Матеріали і методи. У ході роботи здійснювали аналіз епіфітотичних компонентів природного осередку ВБТ, основними нормативами обліку якого були: вибір експериментальної ділянки, пошук та

облік рослин — резерваторів інфекції і комах-переносників.

Насіння, пилок, проростки та листя детектували на вірусносійство за допомогою електронної мікроскопії [6], непрямого імуноферментного аналізу (ІФА) — Dot- та Das-ELISA [7], тесту Ухтерлоні [8], рослин-індикаторів (біологічне тестування). У досліді використано рослини (соняшник, бур'яни) з вірусоспецифічними симптомами, а також безсимптомні, зібрані безпосередньо на плантаціях соняшнику, узбіччях доріг, лісонасаджених.

Детекцію на ВБТ здійснювали за допомогою рослин-індикаторів на рослинах, які давали місцеву реакцію (томати, петунія гібридна).

На листі соняшнику та деяких бур'янів (*Sisymbrium officinale* L., *Chenopodium album* L., *Datura stramonium* L.) виявлено популяції трипсів, які були зібрані в спеціальні контейнери для визначення їхнього виду та вірофорності. Трипсів у кількості 40 екземплярів (личинки та імаго) розтирали в лунці планшета скляною паличкою в 100 мкл К-Na-фосфатного буфера (рН 9,6) з подальшим дворазовим розведенням. Одержану суспензію (гомогенат) використовували для постановки імунологічних реакцій.

Електронно-мікроскопічні дослідження проводили, використовуючи методи негативного і позитивного контрастування [9, 10], а також косоного відтінення металом [11].

Перебіг імуноферментної реакції оцінювали фотометрично на приладі ІФКО-2 або на вертикальному абсорбціометрі («Dynamech», Швейцарія) при довжині хвилі 492 нм. Позитивними вважали значення, які розраховували за формулою

$$P \geq \bar{\chi} + 3E,$$

де  $P$  — поріг розділення негативних та позитивних результатів;  $\bar{\chi}$  — середнє значення негативних контролів за  $A_{492}$ ;  $3E$  — потрійне значення максимального позитивного відхилення від середнього негативного контролю за  $A_{492}$  у позитивний бік (поріг його вірогідності визначили як  $HSP_{05}$ ). Кількісні результати піддавали дисперсійному аналізу для виявлення достовірності відмінностей між ураженими та здоровими (контрольними) зразками.

Результати і обговорення. Виходячи з теорії природної осередковості ВБТ нами продовжено визначення нових рослин — резерваторів вірусу.

На наявність ВБТ аналізували різні види рослин, що росли в осередках ураження. Для виявлення природних резерваторів ВБТ в агроценозах у 1995—2000 рр. проведено дослідження із з'ясування видового складу бур'янів, що ростуть на плантаціях соняшнику та поряд з ними (Запорізька, Миколаївська, Херсонська області, Крим, Краснодарський край Росії), з подальшою детекцією їх на вірусоносійство методами ІФА та електронної мікроскопії.

Електронно-мікроскопічні дослідження соку листків уражених рослин соняшнику та бур'янів із вірусоспецифічними симптомами показали наявність гетерогенної популяції сферичних вірусних часток діаметром 50—120 нм, що характерно для ВБТ, властивості якого викладено раніше [12—14].

Відібрано проби 48 видів бур'янів із 19 родин, ВБТ знайдено в 38 видах із 16 родин [15]. Встановлено, що ВБТ викликає різноманітні симптоми на рослинах-хазяях, прояв яких значно варіює на одній і тій же рослині. Найтипівішими вірусоспецифічними симптомами для ВБТ були: наявність на листі мозаїки, некротичних плям, здуття, гофрування, енації та скручування листової пластинки, а також карликовість рослини.

ВБТ-носійство виявлено не лише у дикоростучих культур з явними вірусоспецифічними симптомами, а також у бур'янів без ознак ураження.

Слід відмітити, що значно уражуються ВБТ бур'яни, які належать до родин *Asteraceae*, *Amarantaceae*, *Fabaceae*, *Solanaceae*. Встановлено, що бур'яни, особливо *S. officinale* L., *Solanum nigrum* L., *D. stramonium* L., *Hyoscyamus niger* L., *Gomphrena globosa* L., *Galinsoga parviflora* Cav., *Ama-*

*ranthus retroflexus* L., мають суттєве значення в епіфітотіології вірусних інфекцій, що викликаються ВБТ.

Найбільше значення в розповсюдженні інфекцій мали адвентивні бур'яни, особливо ті, на яких симптоми хвороби не проявлялися або були слабо виражені: *G. parviflora* Cav., *Chenopodium ambrosioides* L., *G. globosa* L., *Salvia lanceifolia* Poir. Із зимуючих бур'янів визначено природно інфіковані ВБТ — *Erigeron canadensis* L. (злінка канадська), *Senesio vulgaris* L. (жовтозілля звичайне), *S. officinale* L. (сухоребрик лікарський), *Stellaria media* L. Vill. (зірочник середній), які зберігали патоген до нового вегетаційного періоду.

На полях соняшнику виявлено й бур'яни-космополіти (*Polygonum convolvulus* L.), а також поодинокі карантинні рослини (*S. lanceifolia* Poir., *G. parviflora* Cav., *E. canadensis* L., *Sisymbrium Sophia* L., *Solanum carolinense* L.). Роль бур'янів у переміщенні, накопиченні ВБТ і розвитку вірусної епіфітотії в країнах СНД вивчалася рядом дослідників, які вважали, що бур'яни не мають суттєвого значення у розповсюдженні ВБТ [16—23].

Існували лише поодинокі відомості щодо наявності в природі серед бур'янів резерваторів ВБТ. Так, встановлено, що в районах махорківництва України [17, 24] і тютюну у Вірменії [20] резерватором ВБТ є дворічний бур'ян сухоребрик (*Sisymbrium* spp.), у коріннях якого може зимувати вірус. У західних регіонах України сприйнятливими до цього патогену виявилися також дурман (*Datura* spp.), паслін чорний (*S. nigrum* L.), блекота (*Hyoscyamus* spp.) і сухоребрик (*Sisymbrium* spp.) [16, 25]. В умовах вологих субтропіків СНД (південь Краснодарського краю і Абхазія) на посадках томатів серед бур'янів ВБТ виявлено тільки на дурмані [26].

Не знайдено ВБТ на рослинах дикої флори в осередках масових епіфітотій тютюну в західних областях України [18, 19], Криму [21] і Молдові [27, 28], томату — в Краснодарському краї [23].

Таким чином, дослідники країн СНД прийшли до спільної думки стосовно того, що бур'яни в Україні (Західна Україна і Крим), Молдові й Краснодарському краї (Росія) не мають вирішального значення у виникненні епіфітотій.

Узагальнені експериментальні дані авторів з виявлення природних резерваторів ВБТ в агроценозах у порівнянні з відомостями закордонних вчених представлені раніше [15].

В останній час накопичується все більше інформації про те, що бур'яни можуть бути природними осередками вірусної інфекції. Останні, згідно з даними закордонних авторів, можуть бути резер-

ваторами ВБТ — *Amaranthus* spp., *Chenopodium* spp., *Cirsium lanceolatum* L. scop., *D. stramonium* L., *Galinsoga* spp., *Lamium amplexicaule* L. [29—32].

Таким чином, за нашими даними, бур'яни є важливими проміжними господарями ВБТ, відіграють суттєву роль в епіфітотіології вірусних інфекцій соняшнику, оскільки наявність уражених бур'янів у полі значно збільшує ступінь його інфекційності, створює загрозу вторинного реінфікування при вітрі, механічній обробці та інших агротехнічних заходах.

У польових умовах на природному інфекційному фоні на листках соняшнику, а також бур'янах, частіше за все, на *D. stramonium* L., *C. album* L. і *S. officinale* L. з вірусоспецифічними симптомами (некрози, хлороз) у значній кількості виявлено популяції трипсів, ідентифікованих як *Thrips tabaci* Lind. Можливість трансмісії вірусу (ВБТ) *Thrips tabaci* Lind. визначали за допомогою непрямого ІФА (Das-ELISA). При постановці ІФА гомогенатів із трипсів з антисироваткою до ВБТ одержано позитивну реакцію, що свідчила про вірофорність досліджуваної комахи-вектора [15].

Загальновідомо, що головним (а за ствердженням деяких авторів і єдиним шляхом передачі ВБТ) є перенесення його комахою-трипсом. У різних географічних зонах вектором ВБТ можуть бути *Frankliniella occidentalis* Perg., *F. insularis* Frank., *F. fusca* Hinds, *F. palmi* Karney, *F. schultzei* Tryb., *F. setosus* Moul., *Thrips tabaci* Lind., *Scirtothrips dorsalis* Shull. [19, 27, 31, 33—35]. Найрозповсюдженішими векторами патогену в польових умовах є *Thrips tabaci* Lind. та *F. schultzei* Tryb., які передають усі штами ВБТ, що зареєстровані в світі [36], у країнах Європи основним є *Thrips tabaci* Lind. [34].

За нашими даними, ВБТ, уражуючий соняшник, може бути асоційований із своїм вектором — *Thrips tabaci* Lind. Слід відмітити, що наявність бур'янів на полях соняшнику створює сприятливі умови для живлення та розмноження вектора ВБТ — *Thrips tabaci* Lind.

Важливе значення в епіфітотіології ВБТ має сухоребрик (*Sisymbrium* spp.), особливістю біології якого є рання схожість і довгий період вегетації, що дозволяє здійснити додаткове живлення, а також зараження вірусом трипсів, які вийшли із зимування, та генерацій цієї комахи, що залишаються після збирання врожаю.

Інфіковані бур'яни є небезпечним джерелом вірусних інфекцій ВБТ у посівах наступного року (рослинні залишки, насіння, зимуючі на корінні вірофорні трипси) [15].

Епіфітотіологічно важливе значення має також

і той факт, що трипси переважно розселяються, відкладають яйця та живляться на ВБТ-інфікованих рослинах. Проявом первинної інфекції є характерні осередки, з яких трипси, що мігрують під час льоту, розносять вірусну інфекцію. Така модель розповсюдження ВБТ трипсами була представлена раніше.

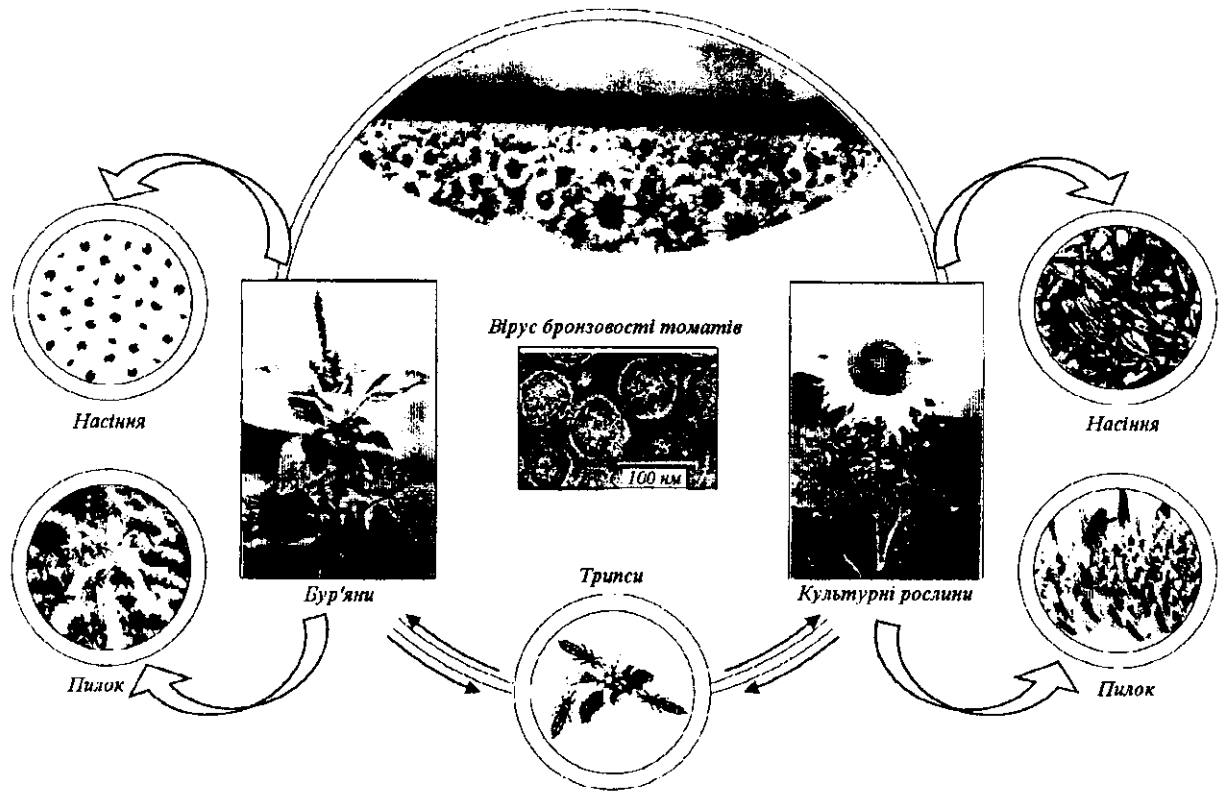
Нами вперше встановлено, що основним осередком первинної інфекції ВБТ є уражене насіння [3, 37], що потім було підтверджено вченими Франції [31], Іспанії [38] та Ізраїлю [39]. За нашими даними, відсоток насінневої трансмісії складає від 23 до 90 % залежно від сорту чи гібриду вирощуваного соняшнику, фази розвитку рослини в момент попадання інфекції, а також від зовнішніх факторів [2, 3]. В той же час відомо, що навіть 0,1 % вихідної насінневої передачі збудника достатньо для того, щоб призвести до виникнення епіфітотій та значних втрат врожаю наступного року [40]. Тому оцінка якості елітного та товарного насінневого матеріалу на наявність вірусосійства є необхідним й найбільш раціональним засобом її захисту.

Подальшу загрозу в розповсюдженні ВБТ в природних умовах складає їхнє тривале зберігання в насінні соняшнику. При насінневих вірусних інфекціях соняшнику симптоми хвороби рослин найбільш виражені на пізніх стадіях її розвитку [41]. Слід врахувати також, що ураженість вірусними інфекціями може уповільнити поширення конкретного виду рослин у природі взагалі, оскільки пилок і насіння вірозних рослин менш життєздатні [41—43].

Таким чином, крім векторного, встановлено новий, раніше невідомий шлях передачі ВБТ — вертикальний, що дозволило відкрити широкі можливості в розробці заходів боротьби з вірусними інфекціями, які викликаються цим патогеном. З'ясування ж передачі ВБТ насінням відкриває великі перспективи в створенні нових технологій та практичних заходів щодо оздоровлення насінневого матеріалу соняшнику.

За нашими даними, передпосівна термообробка насіння звільняла соняшник від патогенів, стимулювала схожість насіння, дозволяла на 7—10 днів прискорити визрівання культури, підвищуючи врожайність на 3,5 ц/га [44]. Крім термо-, нами запропоновано використання і хемотерапії. Показано, що передпосівна обробка насіння стероїдними глікозидами (0,1 %-й томатыд і 0,01 %-й капсикозид) сприяє звільненню соняшнику від вірусних інфекцій [45].

Таким чином, ми вважаємо, що новий агроприйом — передпосівна термо- або хемообробка на-



Епіфітотіологічна модель вірусу бронзовості томатів

сіння соняшнику є важливим ланцюгом у комплексній системі заходів боротьби з вірусною інфекцією, створенні безвірусного насінництва [48].

При обстеженні фітовірусологічної ситуації полів соняшнику України та Краснодарського краю (Росія) виявлено, що ВБТ є найрозповсюдженішим збудником вірусних захворювань цієї культури в даних регіонах [46].

У зв'язку з посиленням ураженості посівів соняшнику ВБТ набуває актуальності селекція стійких до вірусних інфекцій сортів та гібридів, впровадження яких є основою інтегрованого захисту, що особливо важливо в період застосування нових технологій сільськогосподарського виробництва. Слід відмітити, що наявність великого різноманіття рослин і переносника для ВБТ, який характеризується природною осередковістю, значно ускладнює заходи боротьби з вірусом. Найрадикальнішим є створення вірусостійких сортів соняшнику, при

цьому селекцію необхідно вести не лише на стійкість до вірусних інфекцій, а й до переносника.

Вирощування таких культур дозволить не тільки збільшити їхню продуктивність, але й скоротити застосування хімічних засобів захисту рослин (пестицидів та гербіцидів), що сприятиме зменшенню потенційного росту забруднення біосфери.

У створенні високопродуктивних вірусостійких сортів і гібридів велике значення має також науково обґрунтований вибір вихідного матеріалу. З урахуванням цього запропоновано експертизу насіння соняшнику на вірусносієвість за допомогою розробленого нами оригінального експрес-методу детекції за візуальними ознаками та модифікованого непрямого Dot- та Das-ELISA [47]. Встановлено, що чутливість ІФА підвищується при використанні не сухого, а набряклого насіння або його семиденних проростків. Використання семиденних проростків соняшнику дозволило значно підвищити

чутливість ІФА при виявленні насінневої трансмісії вірусів порівняно з сухим насінням [41].

Застосування запропонованих нами експрес-методів діагностики на всіх етапах селекційного процесу в батьківських лініях при створенні нових вірусостійких сортів та гібридів або природному доборі дозволить значно скоротити час, який необхідно витратити на селекцію культури.

Оцінка різних сортозразків соняшнику на вірусоносійство показала їхню різноякісність у фітосанітарному відношенні в залежності не лише від сорту, а й від місця вирощування [46, 48, 49]. За нашими даними, найбільш вірусостійкими є сорти соняшнику Лідер та ВНІМК-8883У, такими, що сильно уражуються ВБТ, — сорти Солдор-220, Санбред-246, Санбред-254, Салют, Березанський і менше — Одеський-96, Ювілейний-60 [46, 49].

Спостереження вітчизняних та закордонних дослідників на інших культурах також підтвердили, що розвиток та шкідливість вірусних інфекцій залежать від сорту рослин і свідчать про їхню різну вірусостійкість [50—52].

Як уже згадувалося вище, раніше вважалося, що основним епіфітотійним фактором є міграція переносника вірусу — трипсів. Зараз же, базуючись на отриманих експериментальних даних, ми пропонуємо нову епіфітотіологічну модель ВБТ (рисунок), яка дозволяє розробити заходи боротьби з ВБТ (передпосівна термо- і хемотерапія), а також агротехнічні заходи, спрямовані на оздоровлення генофонду соняшнику від вірусних інфекцій. Створення епіфітотіологічної моделі для ВБТ робить певний внесок у теорію природної осередковості трансмісивних хвороб рослин.

Згідно з представленою моделлю ВБТ, пропонуємо здійснювати заходи, спрямовані на попередження вірусної інфекції, що сприятиме підвищенню врожаю соняшнику, а також поліпшенню фітосанітарного стану навколишнього середовища.

До них слід віднести:

— запобігання розповсюдження патогену в нових районах (карантин та сертифікація насінневого матеріалу);

— передпосівна обробка насіння (термо- та хемотерапія);

— боротьба з бур'янами;

— вибраковка хворих рослин;

— боротьба з переносниками вірусів (трипсами);

— селекція та вирощування вірусостійких сортів та гібридів соняшнику.

Разом з вищенаведеним велике значення мають наукове обґрунтування розміщення соняшнику у сівозміні, використання раціональних систем ос-

новної та передпосівної обробок ґрунту з урахуванням його фізичних властивостей та засміченості; формування необхідної густини посіву рослин з урахуванням вологозабезпеченості, а також інтегрована система захисту рослин від бур'янів та шкідників. Для насінневих посівів соняшнику повернення його на те ж саме поле не раніше, ніж через 5—8 років, є однією з важливих умов захисту рослин від ураження фітовірусами та шкідників. Дотримуючись вказаних рекомендацій з інтенсивної технології вирощування соняшнику можна забезпечити підтримання популяцій збудників хвороб нижче економічного порогу їхньої шкідливості.

A. L. Boyko, N. A. Knyazeva, H. A. Kondratyuk, S. A. Smirnova

Epiphytotic model of the tomato spotted wilt virus infecting sunflower plants

Summary

*A new epiphytotic model of the tomato spotted wilt virus (TSWV) has been offered. The ways of TSWV circulation in nature have been established. For the first time a possibility of the pathogene transmission by weeds, seed and pollen has been shown, which is significant for the appearance of the viral epiphytosis caused by TSWV and can be the source of its expansion. The methods of control of the seed viral infection of sunflower have been offered.*

A. Л. Бойко, Н. А. Князева, Е. А. Кондратьюк, С. А. Смирнова

Эпифитотическая модель вируса бронзовости томатов, поражающего подсолнечник

Резюме

*Предложена принципиально новая эпифитотическая модель вируса бронзовости томатов (ВБТ). Установлены пути циркуляции ВБТ в природе. Впервые показана возможность передачи патогена сорняками, семенами и пыльцой, что имеет существенное значение в возникновении вирусных эпифитотий, которые вызываются ВБТ и могут быть первоисточником его распространения. Предлагаются меры борьбы с семенной вирусной инфекцией подсолнечника.*

#### ПЕРЕЛІК ЛІТЕРАТУРИ

1. Бойко А. Л., Литвинов Г. С., Сенчугова Н. А. О болезнях подсолнечника, вызываемых вирусами // С.-х. биология.—1985.—№ 8.—С. 72—74.
2. Бойко А. Л., Князева Н. А., Смирнова С. А., Кондратьюк Е. А., Литвинов Г. С., Закусило А. О. Диагностика вирусных болезней подсолнечника // Сб. тез. конф. «Микробиологические и биотехнологические основы интенсификации растениеводства и кормопроизводства».—Алма-Ата, 1990.—С. 15.
3. Бойко А. Л., Литвинов Г. С., Князева Н. А. Болезни подсолнечника, вызываемые вирусами в фитоценозах Украинской ССР // Тез. докл. науч.-практ. совещ. «Вирусология — народному хозяйству».—Киев: Изд-во КГУ, 1987.—С. 11.

4. Князева Н. А., Чаплинская С. М., Литвинов Г. С., Бойко А. Л. Биологические свойства вирусных изолятов, выделенных с пораженных листьев сояшника // Респ. міжвід. наук. зб. «Охорона, вивчення і збагачення рослинного світу».—Київ: Либідь, 1990.—Вип. 17.—С. 87—92.
5. Goldbach R., Kormelink R., van Polwijk Wijkamp, Prins M., Peters D. Expression of the genome of tomato spotted wilt virus, a bunya virus invading the plant Kingdom // IX-th Int. Congr. Virol.—Glasgow, 1993.—P. 7.
6. Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих.—М., 1975.—324 с.
7. Clark M. F., Adams A. N. Characteristics of the microplate methods of enzyme-linked immunosorbent assay for the detection of plant viruses // J. Gen. Virol.—1977.—34.—P. 475—483.
8. Ouchterlony O. Diffusion-in-gel methods for immunological analysis // Progr. Allergy.—1948.—5.—P. 1—78.
9. Brenner S., Horne R. W. A negative staining method for high resolution electron microscopy of virus // Biochim. Acta.—1959.—34.—P. 103—110.
10. Проценко А. Е. Применение электронной микроскопии для определения титра фитопатогенных вирусов // Микробиология.—1961.—30, № 4.—С. 722—724.
11. Kleinschmidt A. K., Dunnebacke T. H., Spendlove R. S. Electron microscopy of RNA from reo virus and wound tumor virus // J. Mol. Biol.—1964, N 10.—P. 282—288.
12. Закусило А. О., Діденко Л. Ф., Князева Н. А., Бойко А. Л. Виділення та очистка вірусу, що уражує сояшник // Укр. біохім. журн.—1994.—66, № 5.—С. 87—92.
13. Zakusilo A., Knyazeva N., Didenko L., Boyko A. Identification of an ukrainien virus isolate from *Helianthus annuus* L. with yellow spot mosaic symptoms // Arch. Phytopath. Pflanz.—1994.—29.—P. 13—19.
14. Князева Н. А., Закусило А. О., Діденко Л. Ф., Бойко А. Л. Некоторые свойства вируса, изолированного из подсолнечника // Биополимеры и клетка.—1996.—12, № 5,—С. 1—7.
15. Князева Н. А., Бойко А. Л., Смирнова С. О. Резерватори вірусу бронзовості томатів в агроценозах // Тов-во «Міжнар. фін. агенція».—Київ, 1998.—30 с.
16. Буцевич Л. А. Инфекционный верхушечный хлороз махорки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—Киев, 1955.—12 с.
17. Сухов К. С., Развязкина Г. М. Биология вирусов и вирусные болезни растений.—М.: Сов. наука, 1955.—227 с.
18. Грушевой С. Е. Вирусные заболевания табака и меры борьбы с ними // Вирусные болезни сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ними.—М., 1960.—С. 127—135.
19. Гончарова М. П. Суrowая бронзовость томатов на табаке в Западных областях УССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук.—Киев, 1963.—20 с.
20. Асатрян Э. В. Бронзовость табака в Армении и разработка мер борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—Ереван, 1965.—20 с.
21. Стреляева Н. И. Бронзовость томатов на табаке в Крымской области и меры борьбы с ней: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—Ереван, 1973.—20 с.
22. Власов Ю. И. Закономерности развития вирусных эпифитотий // Науч. тр. ВАСХНИЛ.—М.: Колос, 1974.—159 с.
23. Беседина В. А. Бронзовость томатов в предгорной зоне Краснодарского края // Науч.-техн. бюл. ВНИИ раст.—1986.—162.—С. 5—6.
24. Развязкина Г. М. Выяснение резервации вируса верхушечного хлороза // Табак.—1953.—14, № 5.—С. 46—48.
25. Грушевой С. Е., Сигал Л. А. Вирусное заболевание табака в Западных областях Украины // Табак.—1955.—16, № 1.—С. 18—19.
26. Власов Ю. И. Профилактика вирусных болезней растений.—Л.: Колос, 1967.—92 с.
27. Молдаван М. Я. Табак // Кишинев: Штиинца, 1973.—С. 159—165.
28. Ткач М. Т., Гросу А. П. Защита табака от вредителей и болезней.—Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1987.—153 с.
29. Best R. J. Tomato spotted wilt virus // Adv. Virus Res.—1968.—13.—P. 65—146.
30. Bond W. P., Whitam H. K., Black L. L. Indigenous weeds as reservoirs of tomato spotted wilt virus in Louisiana (Abstr.) // Phytopathology.—1983.—73.—P. 499.
31. Marchoux G., Gebre-Selassie K., Villevielle M. Detection of tomato spotted wilt virus and transmission by *Frankliniella occidentalis* in France // Plant Pathol.—1991.—40, N 3.—P. 347—351.
32. Johnson R. R., Black L. L., Hobbs H. A., Valverde R. A., Story R. N., Bond W. P. Association of *Frankliniella fusca* and three winter weeds with tomato spotted wilt virus in Louisiana // Plant Dis.—1995.—79, N 6.—P. 572—576.
33. Смит К. Вирусные болезни растений.—М.: Изд-во Иностран. лит-ры, 1960.—591 с.
34. Francki R. I. B., Hatta T. Tomato spotted wilt virus // Handbook of Plant virus infections comparative diagnosis / Ed. Kurstak.—Amsterdam: Elsevier, 1981.—943 p.
35. Ieh S. D., Lin J. H., Lin G. C., Cheng G. H., Yih C. L., Chen C. S. Identification of tomato spotted wilt-like virus on watermelon in Taiwan // Plant Dis.—1992.—76, N 8.—P. 843—847.
36. Vaira A. M., Roggero P., Luisoni E., Mastnga V., Milne R. G., Lisa V. Characterization of two Tospoviruses in Italy: tomato spotted wilt and impatiens necrotic spot // Plant Pathol.—1993.—42.—P. 530—542.
37. Литвинов Г. С., Князева Н. А., Кондратюк Е. А., Смирнова С. А., Полищук В. П., Бойко А. Л. Вирусологические аспекты ускоренной биотехнологии получения высокопродуктивных сортов и гибридов подсолнечника // Сб. тр. Всесоюз. межвуниверситет. конф. «Биология клетки».—Тбилиси, 1987.—Т. 2.—С. 669—671.
38. Jorda C. El virus del brohceado del tomate (TSWV): un enemigo de nuestrag cultivos // Actual. sanid. veg.—1992.—2, N 4.—P. 21—23.
39. Antignus Y., Gera A., Perlman M. Tomato spotted wilt a new disease of flowers and vegetables in Israel // Phytoparasitica.—1994.—22, N 1.—P. 86—87.
40. Zink F. W., Grogen R. G., Welch J. E. The effect of the percentage of seed transmission upon subsequent spread of lettuce mosaic virus // Phytopathology.—1956.—46.—P. 662—664.
41. Князева Н. А., Бойко А. Л., Смирнова С. О. Насіннєві вірусні інфекції сояшника та методи їх діагностики.—К.: Знання, 1999.—93 с.
42. Fagbenle H. H., Ford R. E. Tobacco streak virus isolated from soybeans, *Glycine max* // Phytopathology.—1970.—60, N 5.—P. 815—820.
43. Giri B. K., Mishra M. D. Effect of tomato mosaic causing viruses on pollen viability and yield of tomatoes // Ind. Phytopathol.—1990.—43, N 4.—P. 487—490.
44. Бойко А. Л., Князева Н. А., Кондратюк Е. А. Рекомендации по выявлению вирусной инфекции в семенах подсолнечника и их оздоровление предпосевной термообработкой.—Краснодар, 1991.—21 с.
45. Бойко А. Л., Князева Н. А., Кондратюк О. А., Литвинов Г. С., Кинтя П. К. Вплив стероїдних глікозидів на прояв вірусної інфекції сояшнику, яка передається насінням //

- Респ. міжвід. наук. зб. «Охорона, вивчення і збагачення рослинного світу.—К.: Либідь, 1990.—Вип. 17.—С. 85—87.
46. Князева Н. А., Бойко А. Л., Закусило А. О., Постоечко О. М., Косян А. М. Фітосанітарний контроль промислових плантацій соняшнику на наявність вірусних інфекцій // Биополимеры и клетка.—1995.—11, № 6.—С. 81—88.
47. Князева Н. А., Бойко А. Л., Кондратюк О. А., Смирнова С. О., Постоечко О. М., Свиридовська Л. В. Фітопатологічна експертиза насіння соняшника на вірусоносійство за візуальними ознаками // Вісн. Київ. ун-ту імені Тараса Шевченка (Біологія).—2000.—31.—С. 63—65.
48. Бойко А. Л., Князева Н. А., Литвинов Г. С., Кондратюк О. А., Смирнова С. А., Ромашев С. А. Рекомендации по методам оценки перспективных сортов и гибридов подсолнечника на вирусоустойчивость.—Краснодар, 1990.—25 с.
49. Князева Н. А., Кондратюк Е. А., Смирнова С. А., Литвинов Г. С., Бойко А. Л. Вирусы подсолнечника в агроценозах юга Украинской ССР // Сб. тр. «Пробл. общ. и молекуляр. биологии».—К.: Выща школа, 1989.—С. 87—90.
50. Vojnansky V. Virusove choroby rastlin.— Bratislava, 1963.—37 p.
51. Chod I., Skaloud V., Jokez M. Nalez Y viru v souvislostic priznaky mozaiky slunecnice // Ochr. rozil.—1990.—26, N 1.—P. 11—16.
52. Johansen E., Edwards M., Hampton R. Seed transmission of viruses: current perspectives // Ann. Rev. Phytopathol.—1994.—32.—P. 363—386.

УДК 578.85/86

Надійшла до редакції 19.10.2000