

ПОШИРЕННЯ ТА БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ВІРУСНИХ ХВОРОБ ТОМАТІВ У АГРОЦЕНОЗАХ УКРАЇНИ

В.О. Цвігун, Н.П. Сус, С.О. Мазур, О.П. Мельничук, А.Л. Бойко

*Інститут агроєкології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)
e-mail: vika-natsevich@ukr.net; ORCID: 0000-0002-9517-9810
e-mail: nazar.sus@gmail.com; ORCID: 0000-0001-6919-0920
e-mail: mazurlanalana@gmail.com; ORCID: 0000-0002-5577-9600
e-mail: mesa80@ukr.net*

*У статті авторами проаналізовано сучасний стан поширення вірусів, що уражують томат, із визначенням їх видового складу в умовах відкритого ґрунту на території України, а також перевірено комерційне насіння різних сортів томатів на можливість вірусної контамінації. У роботі використаний спектр методів, який включає візуальну діагностику, імуноферментний аналіз непрямий і сендвіч модифікації, метод електронної мікроскопії та метод статистичної обробки даних. Візуальна діагностика виявила низку симптомів вірусної етіології. Симптоми вірусної етіології проявлялися на рослинах у вигляді некрозів, хлорозів, жовто-зеленої мозаїки, темно-зеленої прижилкової мозаїки, а на плодах — кільцеподібні плями та різні деформації плодів. Морфологічні властивості досліджуваних вірусів було вивчено методом електронної мікроскопії. Як результат, два типи віріонів було виявлено. Віріони першого типу були сферичними з діаметром у середньому 29 нм. За літературними даними, така форма і діаметр віріонів характерні для представників роду *Sisimovirus*, зокрема для вірусу огіркової мозаїки. Другий тип віріонів був паличкоподібним із середньою довжиною 300 нм і середнім діаметром 15 нм. За даними інших дослідників, такі морфологічні ознаки характерні для вірусу тютюнової мозаїки. У результаті п'ятирічного моніторингу агроценозів України встановлено, що на культурі томату останнім часом циркулює 5 видів вірусів, а саме: вірус плямистого в'янення томатів, вірус огіркової мозаїки, вірус тютюнової мозаїки, X-вірус картоплі та вірус мозаїки томатів. Авторами також перевірено імуноферментний аналіз насіння 25 сортів томатів на наявність вірусної контамінації. Тестування показало, що 37% перевіреного насіння томатів було контамінованим вірусними антигенами. Останні, виявлені в дослідженому насінні томатів, були антигенами трьох видів вірусів, зокрема вірусу тютюнової мозаїки, вірусу огіркової мозаїки, вірусу мозаїки томатів. Загалом насіння томатів було контаміновано моноінфекціями, за винятком змішаної інфекції вірусу огіркової мозаїки та вірусу мозаїки томатів, яку було виявлено одноразово.*

Ключові слова: вірус плямистого в'янення томатів, вірус огіркової мозаїки, вірус тютюнової мозаїки, X-вірус картоплі, вірус мозаїки томату, сільськогосподарські культури, ІФА, моніторинг, діагностика.

ВСТУП

Вірусні захворювання є одним з основних обмежуючих чинників у вирощуванні якісної сільськогосподарської продукції. Кількість вірусів, які інфікують культурні рослини, невинно зростає через адаптацію нових сільськогосподарських практик, глобальне потепління та поширення векторів, а також глобалізацію, що супроводжується масовим і швидким обміном насіння та посадковим матеріалом між різними регіо-

нами земної кулі. Згідно з останнім звітом комітету з таксономії вірусів, наразі відомо понад 1000 вірусів рослин, до того ж, більше 300 вірусів уражують овочеві культури. На культурах томатів зареєстровано близько 106 вірусів, більшість з яких передається попелицями. Інші віруси, що уражують томат, передається трипсами, цикадками, білокрилками, жуками, грибами, насінням, а також за контакту рослини та через ґрунт. Втрати врожаю томатів від вірусних хвороб у тепличних господарствах та на полях є доволі великими. Віруси, що інфікують

томати індукують різноманітні симптоми: мозаїку, хлорози, некрози та деформацію листків. З економічного погляду врожаї томатів часто є низькими і нестабільними, і причиною цього є саме вірусні хвороби, що зумовлюють до низької врожайності і погіршення якості плодів. Часто на листових пластинках рослин симптоми проявляються слабо, а тому хвороба залишається непомітною впродовж тривалого часу [1–3].

Метою цієї роботи було проаналізувати сучасний стан поширення вірусів, що уражують томат, із визначенням їх видового складу в умовах відкритого ґрунту на території України, а також перевірити комерційне насіння різних сортів томатів на можливість вірусної контамінації для вчасного запобігання поширення вірусних хвороб на території України.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

Тенденція переорієнтування на європейського споживача та конкурентоспроможність продукції потребує отримання високоякісної сільськогосподарської продукції. Питання мінімізації ризиків, які зумовлюються вірусними інфекціями рослин, завжди привертало увагу вчених, оскільки вірусні хвороби не лише є причиною значних втрат урожаю, але й слугують чи не єдиним прикладом захворювань, які не можна вилікувати або ж лікування яких не є рентабельним. Інтенсифікація виробництва призвела до сильних екологічних зрушень в агроценозах, у т. ч. до змін у видовому та штамовому різноманітті вірусів рослин. Своєю чергою, це спричинило появу в Україні нових захворювань вірусної природи та збільшення агресивності вже присутніх видів [4–6].

Викликаючи масові епіфітотії, особливо в районах із теплим та помірним кліматом, віруси як хвороботворні агенти за шкідливістю часто посідають перше місце, випереджаючи інші патогени. Останнім часом найнебезпечнішими збудниками захворювань овочевих культур, зокрема томатів, стають віруси, які викликають пригнічення

розвитку і загибель рослин. Вірусні хвороби зумовлюють 45–80% втрат урожаю та є істотною проблемою для сільськогосподарського виробництва [7–9].

В уражених рослинах у процесі їхнього онтогенезу віруси викликають порушення обміну речовин, які здебільшого спричиняють розвиток таких симптомів, як різні мозаїки, пригнічення росту, опадання квітконоса та зав'язі, деформації органів у вигляді гофрування листових пластинок, а також деформації та пухирчасті здуття на плодах. Окрім цього, впродовж останніх кількох років у господарствах різної форми власності, які розташовані в лісостеповій зоні України, на поматах реєстрували симптоми скручування листя «човник вгору» [10–12].

Відомо, що в Україні дослідження вірусів томатів здійснювалися, однак, слід наголосити, що на рослинах не було відзначено симптомів скручування листя вгору. Авторами було зареєстровано лише інфікування томатів вірусом огіркової мозаїки (ВОМ), вірусом тютюнової мозаїки (ВТМ), вірусом помірної строкатості перцю (ВПСП), вірусом брязкальця тютюну (ВБТ), вірусом мозаїки томату (ВМТ) та вірусом мозаїки турнепсу (ВМТ) [13].

Загалом, віруси поширені повсюдно, де вирощують томати. Деякі віруси, такі як вірус мозаїки томатів і вірус тютюнової мозаїки, є одними із найконтагіозніших фітовірусів: достатньо пошкодити епідерміс зараженими предметами при догляді за рослинами, щоб інфекція потрапила в нову рослину. Віріон повільно пересувається з клітини в клітину в межах листка за допомогою транспортних білків, до того ж, вірусна РНК захищена від ферментів, що її руйнують. Без транспортних білків переміщенню віріону допомагають вірусомічники, якими можуть виступати вірус огіркової мозаїки (ВОМ) і Х-вірус картоплі (ХВК). У межах листка швидкість переміщення віріону сягає 14 мкм/год (за 25°C), за підвищеної температури характер руху змінюється, а за 33°C – транспортний білок втрачає свою функцію, що зумовлює до руйнування віріону. За досягнення ві-

ріоном флоєми швидкість його переміщення стеблом томату зростає до 6–7 см/год. Більшість вірусів, що уражують томатні культури, доволі ефективно передаються насінням [14–17].

Таким чином, вчасна діагностика вірусних інфекцій дасть можливість провести обробку як інфікованого насіння, так і рослин і, як наслідок, запобігти втраті врожаю.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктами досліджень слугували рослини томату з симптомами вірусної етіології, відібрані з різних агроценозів України, та комерційне насіння томатів. Рослинні зразки відбирали з агроценозів таких регіонів України: Київської, Одеської, Вінницької, Черкаської і Херсонської обл. Для детекції вірусу рослинний матеріал гомогенізували у 0,1 М фосфатно-сольовому буфері, рН 7,4 у співвідношенні 1:2. Очистку від рослинних компонентів здійснювали центрифугуванням у режимі 5000 об./хв упродовж 20 хв за +4°C на центрифугі РС-6 [18].

Надосад відбирали для подальшого використання в імуноферментному аналізі (ІФА). Постановку ІФА проводили згідно з рекомендаціями виробника тест-систем для сендвіч-ІФА у 96-лункових полістиролових планшетах «Labsystem» [19]. Результати реєстрували на рідері Termo Lab-systems Opsis MR (США) із програмним забезпеченням Dynex Revelation Quicklink за довжини хвиль 405/630 нм. Для детекції вірусних антигенів у ІФА використовували тест-системи виробництва Loewe (Німеччина). Зразки на наявність вірусних антигенів аналізували імуноферментним аналізом (ІФА) у модифікаціях сендвіч та непрямий. Зразки насіння для ІФА готували так: спочатку пророщували 7 діб за +25°C. Надалі пророщене насіння гомогенізували у 0,1М фосфатно-сольовому буфері, рН 7,4 у співвідношенні 1:2. Для очистки матеріалу від рослинних компонентів отриманий гомогенат центрифугували у режимі 5000 об./хв упродовж 20 хв за +4°C на центрифугі РС-6 [20].

Відібраний надосад використовували для діагностики вірусних патогенів ІФА. Воду, в якій замочували насіння для пророщування, також аналізували ІФА на наявність вірусних антигенів, оскільки віруси, що уражують томати локалізуються саме на насінневих покривах і значний відсоток їх змивається у рідину за тривалою обробки. Очищення та концентрацію вірусного препарату здійснювали методом дифузного центрифугування з освітленням хлороформом та тритоном X-100 [21]. Чистоту отриманого препарату визначали спектрофотометрично за співвідношенням E260/E280. Морфологію віріонів досліджували на електронному мікроскопі Jeol (JEM 1400), як контрастер використовували 2%-й ураніл ацетат [22].

Рослинні зразки аналізували на наявність антигенів таких вірусів: вірусу огіркової мозаїки (ВОМ), вірусу мозаїки люцерни (ВМЛ), вірусу плямистого в'янення томатів (ВПВТ), X-вірусу картоплі (ХВК), Y-вірусу картоплі (YBK), вірусу мозаїки томатів (ВМТо) та вірусу кільцевої плямистості томатів (ВКПТо).

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Рослини томату відбирали впродовж п'яти років з агроценозів Вінницької, Київської, Полтавської, Одеської, Херсонської та Черкаської обл. Найпоширенішими симптомами на рослинах томату були системна жовто-зелена і темно-зелена мозаїка листкової пластинки, жовта мозаїка у вигляді кілець, деформація та викривлення молодих верхівкових листків, біла плямистість та локальні некротичні ураження листкової пластинки, а також локальні некротичні ураження й антоціанове забарвлення шкірки плоду і деформація плодів (рис. 1).

X-вірус картоплі виявляли в умовах відкритого ґрунту Полтавської обл. на рослинах із симптомами деформації листкової пластинки. Що стосується вірусу мозаїки томату, то його було виявлено в умовах відкритого ґрунту Вінницької обл. на рослинах із симптомами жовтої мозаїки

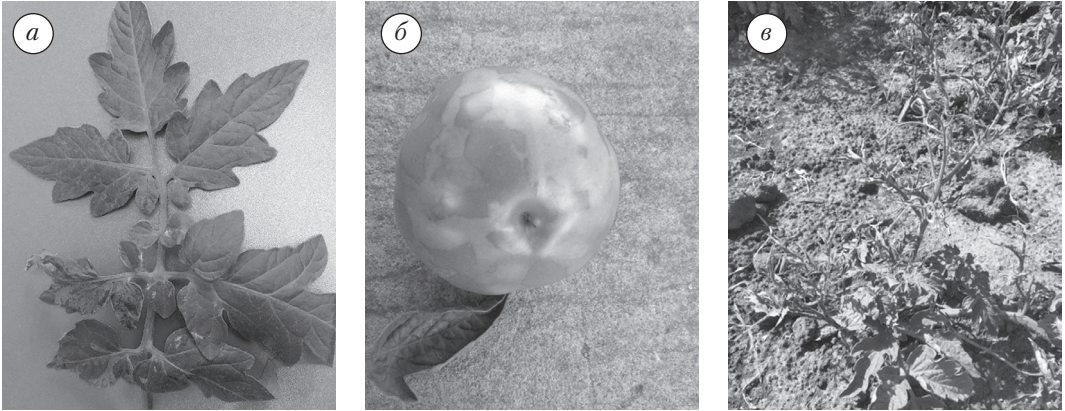


Рис. 1. Вірусоподібні симптоми на рослинах томату: *a* – жовто-зелена мозаїка на листовій пластинці; *б* – жовта мозаїка на шкірці плоду; *в* – ниткуватість листової пластинки

у вигляді кілець і деформації плодів (див. *рис. 1, б*). Вірус плямистого в'янення томатів на культурі томату діагностували у Херсонській та Вінницькій обл. на рослинах, що мали симптоми локального некротичного ураження листової пластинки. Вірус огіркової мозаїки – у Київській, Полтавській та Херсонській обл. з симптомами жовто-зеленої мозаїки листової пластинки та локальних некротичних уражень шкірки плоду (див. *рис. 1, а*). Вірус тютюнової мозаїки детектували на рослинах томату у Київській, Вінницькій та Черкаській обл.

На прояв симптомів, окрім того, впливають умови вирощування рослин і наявність супутньої інфекції. Отже, подальші дослідження були спрямовані на встановлення виду вірусів, використовуючи сучасні методи ідентифікації. Для встановлення виду вірусу, використовували метод ідентифікації вірусів такий, як імуноферментний аналіз.

Для ідентифікації вірусних антигенів відібраних зразків використовували імуноферментний аналіз непрямий та у модифікації «сендвіч-ІФА» (*рис. 2*).

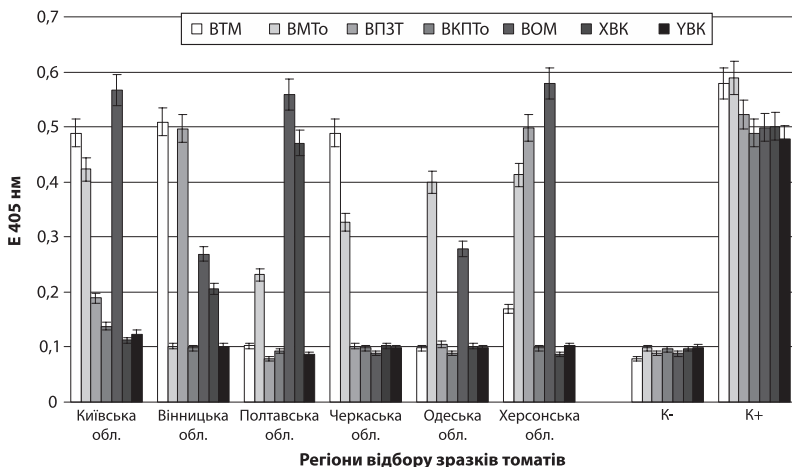


Рис. 2. Результати тестування рослинних зразків томатів методом ІФА на наявність вірусних антигенів

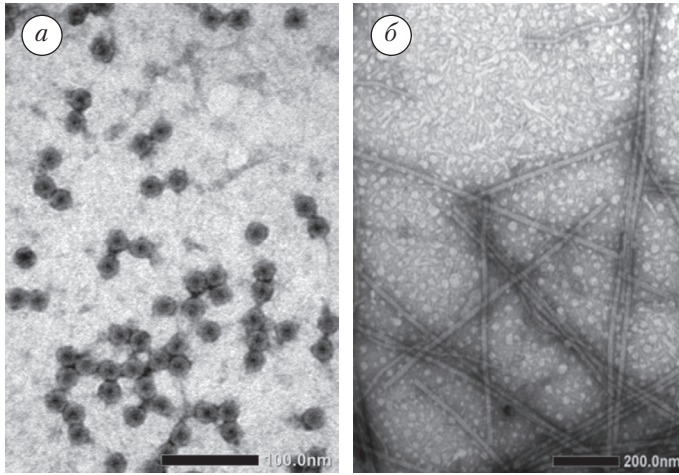


Рис. 3. Електронно-мікроскопічне зображення вірусу:
а – електронно-мікроскопічне зображення вірусу огіркової мозаїки; *б* – електронно-мікроскопічне зображення вірусу тютюнової мозаїки

Зразки аналізувалися на наявність антигенів таких вірусів: вірусу плямистого в'янення томатів, вірусу огіркової мозаїки, вірусу тютюнової мозаїки, Х-вірусу картоплі та вірусу мозаїки томату.

Отже, у результаті перевірки відібраних зразків на наявність вірусних антигенів здійснювали методом ІФА з комерційними антисироватками. Результати досліджень показали наявність п'яти вірусів на рослинах томату, а саме: вірусу плямистого в'янення томатів, вірусу огіркової мозаїки, вірусу тютюнової мозаїки, Х-вірусу картоплі та вірусу мозаїки томату.

Наступним етапом роботи було виділення вірусу огіркової мозаїки з інфікованих рослин для подальшого вивчення його властивостей. Для прямого виявлення вірусів та визначення морфології, розміру вірусних часток, а також підтвердження результатів імуноферментного аналізу було застосовано метод електронної мікроскопії.

У результаті електронно-мікроскопічних досліджень високоочищеного, концентрованого препарату було виявлено сферичні вірусні частки розміром 29 нм, які за літературними даними характерні для вірусів роду *Cuscutovirus*, зокрема для вірусу

огіркової мозаїки. Вірусні частки паличкоподібної форми, розмір яких становив 300 ± 15 нм характерні для вірусу тютюнової мозаїки (рис. 3).

Таким чином, у результаті електронно-мікроскопічних досліджень було підтверджено наявність вірусу огіркової мозаїки, вірусу тютюнової мозаїки у рослинних зразках томатів.

Шкодочинні вірусні хвороби завдають значних збитків виробникам сільськогосподарської продукції, зменшуючи врожайність від 11,0 до 50,0%. Серед детектованих нами вірусів деякі з них можуть переда-

ватися насінням і таким чином потрапляти в агроценози України. Саме тому наступним етапом нашої роботи була перевірка комерційного насіння різних виробників на наявність вірусних антигенів. На предмет контамінації вірусними патогенами, типовими для цієї культури, проаналізовано 25 сортів насіння томатів (табл.).

Загалом, у комерційному насінні томату було виявлено антигени трьох вірусів: вірусу тютюнової мозаїки, вірусу огіркової мозаїки, вірусу мозаїки томату. Серед вірусінфікованого насіння переважали моноінфекції, однак було виявлено єдиний випадок змішаної вірусної інфекції, який викликано вірусом огіркової мозаїки і вірусом мозаїки томату. Результати досліджень показали, що 37% серед асортименту перевіреного насіння томатів виявилось контамінованим вірусними антигенами (рис. 4).

Таким чином, підсумовуючи результати досліджень можна зробити висновок щодо серйозної ситуації з контамінацією вірусними антигенами комерційного насіння на ринку України. З огляду на це, особливу увагу потрібно приділити передпосівній обробці насіння різними термічними та хімічними методами.

Результати перевірки різних сортів томатів на наявність вірусних антигенів методом ІФА

№	Рослина	Сорт	Е 405 нм, ВОМ	Е 405 нм, ВТМ	Е 405 нм, ВМТо
1	Томат	«Сонька»	+	—	—
2	Томат	«Ріо Фуего»	—	—	+
3	Томат	«Андреевский сюрприз»	—	—	—
4	Томат	«Новичок»	—	—	+
5	Томат	«Де-Барао красний»	+	+	—
6	Томат	«Кобзар Тарасенко»	—	+	—
7	Томат	«Ефимер»	+	—	—
8	Томат	«Груша красная»	—	—	—
9	Томат	«Лагідний»	—	—	—
10	Томат	«Джина»	—	—	—
11	Томат	«Андреевский сюрприз»	—	—	—
12	Томат	«Санька»	—	—	—
13	Томат	«Помідор черрі»	—	+	—

Узагальнюючи отримані дані, можна стверджувати, що впродовж останніх п'яти років на культурі томату в агроценозах вищезгаданих областей України, головним чином, циркулювало п'ять видів вірусів, зокрема: вірус плямистого в'янення томатів, вірус огіркової мозаїки, вірус тютюнової мозаїки, Х-вірус картоплі та вірус мозаїки томатів. Оскільки для цих вірусів найефективнішими є насінневий та векторний (за допомогою комах) шляхи передачі, то комплекс заходів повинен бути спрямований, насамперед, на боротьбу з комахами-переносниками вірусів, особливо до початку їх міграції на поля, на знищення бур'янів-резерваторів вірусів, а також використання сертифікованого неконтамінованого вірусами насіння.

Вищенаведені результати слугують підтвердженням необхідності комплексного підходу до захисту сільськогосподарських культур від вірусних інфекцій, починаючи з передпосівного тестування насіння до контролю стану посівів на різних стадіях вегетації.

ВИСНОВКИ

За характерними симптомами, з використанням електронної мікроскопії та імуноферментного аналізу доведено наявність п'ятиох актуальних для Європи вірусів, що уражують рослини томатів, а

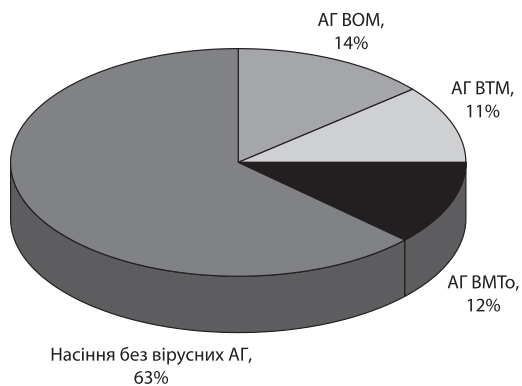


Рис. 4. Результати перевірки різних сортів насіння томатів на наявність вірусних антигенів

саме: вірус плямистого в'янення томатів, вірус огіркової мозаїки, вірус тютюнової мозаїки, Х-вірус картоплі та вірус мозаїки томатів. Українські ізоляти ВОМ, ВПВТ, ВТМ, ХВК та ВМТо, виділені з рослин томату в Україні, за своїми морфологічними і біологічними властивостями є тотожними їх типовим представникам. Результати аналізу насінневого матеріалу рослин томатів за допомогою ІФА показали, що 37% серед асортименту перевіреного насіння томатів виявилися контамінованими вірусами. Спостерігали наявність антигенів трьох вірусів: вірусу тютюнової мозаїки, вірусу огіркової мозаїки, вірусу мозаїки томату.

ЛІТЕРАТУРА

1. Бойко А.Л., Патика В.П.. Фітовіруси: екологія, діагностика, профілактика. *Агроекологічний журнал. Спецвипуск*. 2002. № 3. С. 23–26.
2. Holmes F.O. Local Lesions in Tobacco Mosaic. *Botanical Gazette*. 1929. Vol. 87. № 1. P. 39–55. DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/333923>
3. Holmes F.O. Handbook of phytopathogenic viruses. Minneapolis: Burgess Publishing Company, 1939. 221 p.
4. Garcia-Arenal F, Fraile A. and Malpica J.M. Variation and evolution of plant virus populations. *International Microbiology*. 2003. Vol. 6. № 4. P. 225–232. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10123-003-0142-z>
5. Siegel A., Hari V. and Kolacz K. The effect of tobacco mosaic virus infection on host and virus-specific protein synthesis in protoplasts. *Virology*. 1978. Vol. 85. № 2. P. 494–503. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6822\(78\)90456-7](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6822(78)90456-7)
6. *Plant Virus Evolution* / Ed. by M.J. Roossinck. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2008. 223 p. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-75763-4>
7. Gilbert G.S. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*. 2002. Vol. 40. № 1. P. 13–43. DOI: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.021202.110417>
8. Osman T.A. and Buck K.W. Complete replication in vitro of tobacco mosaic virus RNA by a template-dependent, membrane-bound RNA polymerase. *Journal of Virology*. 1996. Vol. 70. № 9. P. 6227–6234. DOI: <http://dx.doi.org/10.1128/jvi.70.9.6227-6234.1996>
9. Pozhylov I. et al. Phylogenetic analysis of coat protein gene of tomato mosaic virus isolates circulating in Ukraine. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*. 2019. Vol. 77. № 1. P. 44–50. DOI: http://dx.doi.org/10.17721/1728_2748.2019.77.44-50
10. Furdychko O., Bojko A., Dem'ianiuk O. and Tsvigun V. Virus diseases of plants in agrocenosis and forest ecosystems: diagnostics and prevention. *Visnyk agrarnoi nauky*. 2020. Vol. 98. № 2. P. 5–11. DOI: <http://dx.doi.org/10.31073/agrovisnyk202002-01>
11. Tsvigun V., Sus N., Shevchenko T. and Bojko A. Biological properties of cucumber mosaic virus of vegetables. *Visnyk agrarnoi nauky*. 2020. Vol. 98. № 12. P. 26–31. DOI: <http://dx.doi.org/10.31073/agrovisnyk202012-04>
12. Rudneva T.O. et al. (2006). Virus diseases of *Cucurbitaceae* plants on the territory of Ukraine. *Rastenyevadny nauki*. Vol. 43. № 6. P. 508–510.
13. Virus Taxonomy: VIIIth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses / C.M. Fauquet et al. (Eds.). London: Academic Press, 2005. 1162 p. URL: <https://books.google.com.ua/books?id=9WY7Jgy5RWYC>
14. Dijkstra J. and de Jager C.P. Practical Plant Virology. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1998. 459 p. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-72030-7>
15. Molecular Methods for Virus Detection / D.L. Wiedbrauk and D.H. Farkas (Eds.). Elsevier, 1995. 405 p. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-748920-9.x5000-6>
16. Поліщук В.П., Будзанівська І.Г., Шевченко Т.П. Посібник з практичних занять до курсу «Загальна вірусологія». Київ: Фітосоціоцентр, 2005. С. 129–133.
17. Практикум з загальної вірусології / за ред. А.Л. Бойко. Київ: ВЦ «Київський університет», 2000. 269 с.
18. Crowther J.R. ELISA. Theory and practice. New Jersey: Humana Press, 1995. 223 p. DOI: <http://dx.doi.org/10.1385/0896032795>
19. Caglayan K., Ulubas Serçe C., Gazel M. and Jelkmann W. Detection of Four Apple Viruses by ELISA and RT-PCR Assays in Turkey. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2006. Vol. 30. № 2. P. 241–246. URL: <https://journals.tubitak.gov.tr/agriculture/issues/tar-06-30-4/tar-30-4-1-0507-13.pdf>
20. Основы вирусологии растений / за ред. А. Гиббс, Б. Харрисон. Москва: Мир, 1978. 429 с.
21. Curry A., Appleton H. and Dowsett B. Application of transmission electron microscopy to the clinical study of viral and bacterial infections: Present and future. *Micron*. 2006. Vol. 37. № 2. P. 91–106. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.micron.2005.10.001>
22. Finetti Sialer M.M., Cillo F., Barbarossa L. and Galitelli D. Differentiation of Cucurbit mosaic virus subgroups by RT-PCR. *Journal of Plant Pathology*. 1999. Vol. 81. № 2. P. 145–148. DOI: <http://dx.doi.org/10.4454/jpp.v81i2.1059>

REFERENCES

1. Boiko, A.L. & Patyka, V.P. (2002). Fitovirusy: ekolohiia, diahnostryka, profilaktyka [Phytoviruses: ecology, diagnosis, prevention]. *Ahroekolohichnyi zhurnal – Agroecological journal*, 3, 23–26 [in Ukrainian].
2. Holmes, F.O. (1929). Local Lesions in Tobacco Mosaic. *Botanical Gazette*, 87 (1), 39–55. DOI: <https://doi.org/10.1086/333923> [in English].
3. Holmes, F.O. (1939). *Handbook of phytopathogenic viruses*. Minneapolis: Burgess Publishing Company [in English].
4. Garcia-Arenal, F., Fraile, A. & Malpica, J.M. (2003). Variation and evolution of plant virus populations. *International Microbiology*, 6 (4), 225–232. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10123-003-0142-z> [in English].
5. Siegel, A., Hari, V. & Kolacz, K. (1978). The effect of tobacco mosaic virus infection on host and virus-specific protein synthesis in protoplasts. *Virology*, 85 (2), 494–503. DOI: [https://doi.org/10.1016/0042-6822\(78\)90456-7](https://doi.org/10.1016/0042-6822(78)90456-7) [in English].
6. Roossinck, M.J. (Ed.). (2008). *Plant Virus Evolution*.

- DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-540-75763-4> [in English].
7. Gilbert, G.S. (2002). Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, 40 (1), 13–43. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.021202.110417> [in English].
 8. Osman, T.A. & Buck, K.W. (1996). Complete replication *in vitro* of tobacco mosaic virus RNA by a template-dependent, membrane-bound RNA polymerase. *Journal of Virology*, 70 (9), 6227–6234. DOI: <https://doi.org/10.1128/jvi.70.9.6227-6234.1996> [in English].
 9. Pozhylov, I. et al. (2019). Phylogenetic analysis of coat protein gene of tomato mosaic virus isolates circulating in Ukraine. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*, 77 (1), 44–50. DOI: https://doi.org/10.17721/1728_2748.2019.77.44-50 [in English].
 10. Furdychko, O., Bojko, A., Dem'ianiuk, O. & Tsvigun, V. (2020). Virus diseases of plants in agroecosystem and forest ecosystems: diagnostics and prevention. *Visnyk Agrarnoi Nauky*, 98 (2), 5–11. DOI: <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202002-01> [in English].
 11. Tsvigun, V., Sus, N., Shevchenko, T. & Bojko, A. (2020). Biological properties of cucumber mosaic virus of vegetables. *Visnyk Agrarnoi Nauky*, 98 (12), 26–31. DOI: <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202012-04> [in English].
 12. Rudneva, T.O. et al. (2006). Virus diseases of *Cucurbitaceae* plants on the territory of Ukraine. *Rasteniєvadni nauki*, 43 (6), 508–510 [in English].
 13. Fauquet, C.M. (Eds.). (2005). Virus Taxonomy: VIIIth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. London: Academic Press. URL: <https://books.google.com.ua/books?id=9WY7Jgy5RWYC> [in English].
 14. Dijkstra, J. & de Jager, C.P. (1998). *Practical Plant Virology*. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-72030-7> [in English].
 15. Wiedbrauk, D.L. & Farkas, D.H. (Eds.). (1995). *Molecular Methods for Virus Detection*. Elsevier. DOI: <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-748920-9.x5000-6> [in English].
 16. Polishchuk, V.P., Budzanivska, I.G. & Shevchenko, T.P. (2005). *Posibnyk z praktychnykh zaniat do kursu «Zahalna virusolohiia» [Handbook on practical training for the course «General virology»]*. Kyiv [in Ukrainian].
 17. Boyko, A.L. (Ed.). (2000). *Praktykum z zahalnoi virusolohii [General Virology Practicum]*. Kyiv [in Ukrainian].
 18. Crowther, J.R. (1995). ELISA. Theory and practice. DOI: <https://doi.org/10.1385/0896032795> [in English].
 19. Çağlayan, K., Ulubas Serçe, C., Gazel, M. & Jelkmann, W. (2006). Detection of Four Apple Viruses by ELISA and RT-PCR Assays in Turkey. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 30 (2), 241–246. URL: <https://journals.tubitak.gov.tr/agriculture/issues/tar-06-30-4/tar-30-4-1-0507-13.pdf> [in English].
 20. Gibbs, A. & Harrison, B. (Eds.). (1978). *Osnovy virusologii rastenij [Plant Virology: The Principles]*. Moscow [in Russian].
 21. Curry, A., Appleton, H. & Dowsett, B. (2006). Application of transmission electron microscopy to the clinical study of viral and bacterial infections: Present and future. *Micron*, 37 (2), 91–106. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micron.2005.10.001> [in English].
 22. Finetti Sialer, M.M., Cillo, F., Barbarossa, L. & Galitelli, D. (1999). Differentiation of Cucumber mosaic virus subgroups by RT-PCR. *Journal of Plant Pathology*, 81 (2), 145–148. DOI: <http://dx.doi.org/10.4454/jpp.v81i2.1059> [in English].

Стаття надійшла до редакції журналу 15.09.2021