

БУР'ЯНИ – РЕЗЕРВАТОРИ ВІРУСІВ В АГРОБІОЦЕНОЗАХ ЗЕРНОБОБОВИХ В УКРАЇНІ

А.М. Кириченко, М.М. Богдан, І.С. Щербатенко

*Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України,
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ, 03143, Україна
e-mail: kirangel.07@meta.ua*

В огляді наведено аналіз літературних даних щодо поширеності в агроєкосистемах України бур'янів – можливих резерваторів вірусів. Представлена інформація щодо найбільш поширених бур'янів-резерваторів шкодоцинних вірусів рослин буде корисною для розуміння екології збудників, аналізу епідеміології вірусних захворювань та розробки засобів захисту рослин. Позаяк основними культурами, що вирощуються в Україні, є зернобобові, основна увага зосереджена на бур'янах, поширених саме в агросистемах цих культур. Розглянуто первинні джерела головних збудників вірусних захворювань сої (вірус мозаїки сої, вірус огіркової мозаїки, вірус мозаїки люцерни, вірус кільцевої плямистості тютюну) та квасолі (вірус жовтої мозаїки квасолі, вірус звичайної мозаїки квасолі), а також основні фактори, що сприяють розповсюдженню вірусів в агроценозах.

Ключові слова: віруси рослин, бур'яни-резерватори шкодоцинних вірусів рослин, джерела збудників вірусних захворювань зернобобових культур, вектори вірусів зернобобових культур.

Бур'яни – загальна назва рослин місцевої флори або інвазивних видів, які є небажаними в сільськогосподарських угіддях, посівах, насадженнях культурних рослин і конкурують з ними за світло, воду, поживні речовини, а також сприяють поширенню шкідників і хвороб. За систематичним положенням майже всі бур'яни відносяться до відділу *Magnoliophyta* і лише дуже незначна їх частина знаходиться у відділах *Equisetophyta* і *Polypodiophyta* [115]. Із 250 000 відомих видів рослин 3 % вважаються бур'янами [69]. За рахунок високої екологічної пластичності бур'яни широко розповсюджені в усьому світі. Найбільшою шкодою бур'янів сегетальної рослинності вважається засмічення насіння культурних рослин, зменшення інтенсивності фотосинтезу, зниження врожайності і якості врожаю культурних рослин, що відбувається, в основному, за рахунок конкуренції за поживні елементи, вологу і світло [104]. Бур'яни можуть потенційно змінити функціонування екосистем шкідників, які безпосередньо шкодять насадженням культурних рослин або ж є векторами різних захворювань. Окрім бур'янів, можливими джерелами вірусної інфекції можуть бути культурні рослини, рослинний дебрис, падалиця чи рослинні рештки, насіння та інфікований посадковий матеріал, а також (для вірусів, які передаються механічно)

сільськогосподарський інвентар. Саме тому одним із способів обмеження вірусної інфекції є усунення джерела вірусів [96]. Так, з огляду на те, що коло рослин-хазяїв деяких вірусів рослин можуть складати як рослини в межах однієї родини, так і таксономічно віддалені види, одним із засобів обмеження вірусних інфекцій є просторова ізоляція насаджень чи посівів культурних рослин. Картоплю рекомендується висаджувати на відстані не ближче, ніж на 50 м від насаджень картоплі, сої та люцерни; цукровий буряк – віддалено від насаджень буряків та мангольду; бобові не рекомендується вирощувати поруч або без сівозміни впродовж кількох років поспіль [96]. Якщо просторова ізоляція посівів не є можливою, використовують інший підхід, а саме – так звані бар'єрні культури (barrier crops). Наприклад, ячмінь, посіяний навколо посівів цукрових буряків значно знижує ймовірність інфікування культури вірусом жовтяниці (*Beet yellows closterovirus*, BYCV); сорго слугує бар'єром для захисту картоплі та перцю від Y-вірусу картоплі (*Potato virus Y*, PVY) і вірусу огіркової мозаїки (ВОМ, *Cucumber mosaic virus*, CMV), а в посівах сої – для захисту від вірусу мозаїки сої (ВМС, *Soybean mosaic virus*, SMV). Для захисту бобових від вірусу жовтої мозаїки квасолі (ВЖМК, *Bean yellow mosaic virus*, BYMV) використовують пшеницю та овес

[39, 96]. Звичайно, ефективність використання бар'єрних культур залежить від епідеміології вірусу, проте за використання даного підходу спостерігали суттєве зниження захворюваності (на 43 – 60 %) для окремих комбінацій вірус-рослина [39].

Невід'ємною частиною епідеміології вірусних інфекцій рослин є з'ясування ролі бур'янів у виникненні та поширенні фітопатогенних вірусів [85]. Незважаючи на окремі публікації щодо важливого значення рослин дикої флори в епідеміології вірусних захворювань селери, перцю, картоплі та салату, які з'являлись ще в 70-х роках минулого століття, дослідженню впливу бур'янів на екологію вірусів впродовж тривалого часу не приділялось достатньої уваги [102]. В останні роки вірусологічні дослідження змістилися на з'ясування ролі бур'янів у вірусній епідеміології та екології. У зв'язку зі значною шкодочинністю вірусних інфекцій, питання видового складу і поширеності бур'янів сегетальної рослинності, здатних слугувати резерваторами вірусів, викликає увагу значної кількості дослідників. Незважаючи на зростаючу в усьому світі кількість повідомлень про віруси, виявлені на бур'янах, в Україні такі дані дуже фрагментарні і несистематизовані. Саме тому написання цього огляду було в основному мотивовано тим, щоб проаналізувати поширеність бур'янів – можливих резерваторів вірусів в агрокосистемах України та надати систематизовану інформацію, яка буде корисною для вивчення екології збудників, аналізу епідеміологічної ситуації вірусних захворювань, прогнозування розвитку вірусних хвороб і розробки заходів захисту рослин. Оскільки основними культурами, що вирощуються в Україні є зернобобові, основна увага буде зосереджена на бур'янах, поширених саме в агросистемах цих культур.

Рослини – резерватори вірусів в посівах сої

Соя – головна зернобобова культура світового землеробства в XXI столітті. Починаючи з 2000-х років в Україні спостерігається стійка тенденція і високі темпи збільшення посівних площ та валових зборів сої, що свідчить про її надзвичайно важливу роль в аграрному комплексі України. За площами вирощування сої Україна посідає перше місце в Європі і колишніх країнах СНД і увійшла до топ-10 світових виробників (8 позиція) [13]. Вирощуванню сої значної шкоди завдають бур'яни, шкідники та хвороби – комахи, патогенні гриби, нематоди і

віруси. Останні є основними шкідниками сої. Принаймні 145 вірусів із 27 родин та 31 не-класифікований вірус здатні інфікувати сою в природних умовах, а для 67 вірусів соя слугує природним хазяїном [35, 99]. В Україні вірусні хвороби сої зафіксовано у всіх районах її вирощування [90].

Вірус мозаїки сої (ВМС, *Soybean mosaic virus*, SMV) – головний збудник вірусних захворювань сої, спричинює значні втрати врожаю, які, зазвичай, становлять від 8 до 35 %, а за розвитку епіфітотій – до 94 % [47].

Діапазон рослин-хазяїв ВМС обмежений здебільшого двома видами рослин одного роду – *Glycine max* і *G. soja*. Окрім сої, природними хазяями можуть бути деякі рослини родин *Fabaceae*, *Amarantaceae*, *Chenopodiaceae*, *Passifloraceae*, *Schropulariaceae* і *Solanaceae* [111], зокрема вірусна інфекція була зафіксована у *Passiflora spp.*, *Pinellia ternate*, *Senna occidentalis* та *Vigna angularis* [3, 12, 21, 97, 112].

Згадані природні хазяї вірусу поширені в основному в країнах Китаю, Японії, Кореї, тропічних країнах Південної Америки та Старого Світу, а також як інвазивні бур'яни у деяких частинах Європи та Північної Америки. Це не дивно, якщо брати до уваги, що *Glycine max* була одомашнена саме в Китаї 6000–9000 років тому [87]. В Україні дані рослини не зустрічаються, а ценоз бур'янів у посівах сої представлений однодольними та дводольними рослинами, серед яких є багаторічні бур'яни: *Solanum nigrum*, *Avena fatua*, *Setaria glauca*, *Polygonum maculosa*, *Polygonum convolvulus*, *Chenopodium hybridum*, *Chenopodium album*, *Amarantus retroflexus*, *Capsela bursa pastoris*, *Sinapis arvensis*, *Thlaspi arvense*. Змішана засміченість різними видами бур'янів відмічається у всіх регіонах країни. Всі ці рослини потенційно небезпечні як можливі резерватори вірусів, проте в літературі відсутні дані щодо здатності ВМС інфікувати згадані рослини в природних умовах (табл. 1).

Яким же чином відбувається поширення вірусу в біоценозі? ВМС передається попелицями в неперсистентний спосіб і насінням. Передавання через насіння є важливим фактором розповсюдження ВМС [43, 44, 46, 113]. Рівень насінневої передачі варіює від 0 % до 64 % залежно від генотипу вірусу і сої [33].

Розподіл по полю мозаїчних рослин, що вирости з інфікованого насіння носить випадковий характер. Первинне ураження здорових рослин відбувається в момент перельоту попелиць (переважно *Aulacorthum solani*) на посіви

Таблиця 1

Найбільш поширені бур'яни – резерватори вірусів бобових

| С/г культура | Бур'ян | Вірус | Література | | |
|--------------------------------------|---|---|------------------|--|------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | | |
| Соя, квасоля | Паслін чорний <i>Solanum nigrum</i> L. | <i>Pepino mosaic virus</i> (PepMV) | [56, 60, 99, 82] | | |
| | | <i>Obuda pepper virus</i> (ObPV) | [60] | | |
| | | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [59] | | |
| | | <i>Potato virus Y</i> (PVY) | [20, 26, 37, 60] | | |
| | | <i>Potato virus Y-necrotic strain</i> (PVY-n) | [59] | | |
| | | <i>Alfalfa mosaic virus</i> (AMV) | [114] | | |
| | | <i>Tobacco etch virus</i> (TEV) | | | |
| | | <i>Turnip mosaic virus</i> (TurMV) | | | |
| | | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSVW) | | | |
| | | | | <i>Watermelon mosaic virus</i> (WMV) | |
| | | | | <i>Solanum leaf curl lakshmangarh virus</i> (SoLCLV) | [84] |
| | | <i>Tomato brown rugose fruit virus</i> (ToBRFV) | [36] | | |
| Соя | Вівсюг звичайний <i>Avena fatua</i> L. | <i>Barley yellow dwarf viruses</i> (BYDVs) | [71] | | |
| | | <i>Barley yellow dwarf virus-PAV</i> (BYDV-PAV) | [52] | | |
| | | <i>Cereal yellow dwarf virus-RPV</i> (CYDV-RPV) | [52] | | |
| | | <i>Oat pseudorosetter rhabdovirus</i> (OPV) | [91] | | |
| Соя, квасоля | Мишій сизий <i>Setaria glauca</i> L. | <i>Iris yellow spot virus</i> (IYSV) | [38] | | |
| | | <i>Barley yellow dwarf viruses</i> (BYDVs) | [72] | | |
| | | <i>Panicum mosaic virus</i> (PMV) | [38] | | |
| | | <i>Satellite panicum mosaic virus</i> (SPMV) | [38] | | |
| | | <i>Brome mosaic virus</i> (BMV) | [38] | | |
| | | <i>Barley stripe mosaic virus</i> (BSMV) | [38] | | |
| | | <i>Barley yellow dwarf viruses</i> (BYDVs) | [38] | | |
| | | <i>Sorghum yellow banding virus</i> (SrYBV) | [38] | | |
| | | <i>Wheat streak mosaic virus</i> (WSMV) | [38, 63, 103] | | |
| | | <i>Foxtail mosaic virus</i> (FoMV) | [38] | | |
| | | <i>Cereal chlorotic mottle virus</i> (CCMoV) | [34] | | |
| Соя, квасоля | Гірчак почечуйний <i>Polygonum persicaria</i> L. | <i>Arabis mosaic nepovirus</i> (ArMV) | [16] | | |
| | | <i>Carnation vein mottle potyvirus</i> (CVMV) | [16] | | |
| | | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV) | [114] | | |
| Соя | Гірчак березковидний <i>Polygonum convolvulus</i> L. | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV) | [114] | | |
| | | <i>Polygonum ringspot virus</i> (PRV) | [22] | | |
| | | <i>Tobacco rattle virus</i> (TRV) | [54] | | |
| | | <i>Beet yellows virus</i> (BYV) | [51] | | |
| | | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [51] | | |
| Соя, квасоля | Лобода гібридна <i>Chenopodium hybridum</i> L. Лобода біла <i>Chenopodium album</i> L. | <i>Alfalfa mosaic virus</i> (AMV) | [114] | | |
| | | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [114] | | |
| | | <i>Bean yellow mosaic virus</i> (BYMV) | [4, 114] | | |
| | | <i>Clover yellow vein virus</i> (CIYVV) | [114] | | |
| | | <i>Potato virus Y</i> (PVY) | [114] | | |
| | | <i>Soybean mosaic virus</i> (SoyMV) | [114] | | |
| | | <i>Tobacco etch virus</i> (TEV) | [114] | | |
| | | <i>Turnip mosaic virus</i> (TuMV) | [114] | | |
| <i>Watermelon mosaic virus</i> (WMV) | [114] | | | | |

Продовження табл. 1

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|--------------|---|---|--------------|
| Соя, квасоля | Щириця звичайна <i>Amarantus retroflexus</i> L. | <i>Alfalfa mosaic virus</i> (AMV) | [114] |
| | | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [6, 114] |
| | | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV) | [114] |
| | | <i>Turnip mosaic virus</i> (TuMV) | [114] |
| | | <i>Cucurbit yellow stunting disorder virus</i> (CYSDV) | [67] |
| | | <i>Cucumber green mottle mosaic virus</i> (CGMMV) | [108] |
| | | <i>Potato virus Y</i> (PVY) | [6] |
| | | <i>Tomato mosaic virus</i> (ToMV) | [6] |
| | | <i>Tomato chlorosis virus</i> (ToCV) | [40] |
| | | <i>Tobacco mosaic virus</i> (TMV) | [6] |
| | | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV) | [6] |
| | | <i>Tobacco rattle virus</i> (TRV) | [70] |
| Соя, квасоля | Грицики звичайні <i>Capsela bursa-pastoris</i> L. | <i>Beet yellows virus</i> (BYV) | [81] |
| | | <i>Beet western yellows virus</i> (BWYV) | [81] |
| | | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [23, 41, 48] |
| | | <i>Alfalfa mosaic virus</i> (AMV) | [41, 114] |
| | | <i>Potato virus Y</i> (PVY) | [41] |
| | | <i>Soybean dwarf virus</i> (SbDV) | [41] |
| | | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV) | [41, 114] |
| | | <i>Turnip mosaic virus</i> (TMV), <i>Turnip yellow mosaic virus</i> (TYMV) | [41, 114] |
| Соя, квасоля | Гірчиця польова <i>Sinapis arvensis</i> L. | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [114] |
| | | <i>Turnip mosaic virus</i> (TurMV) | [114] |
| | | <i>Tomato yellow leaf curl virus</i> (TYLCV) | [5] |
| | | <i>Tomato yellow leaf curl Sardinia virus</i> (TYLCSV) | [5] |
| | | <i>Squash leaf curl virus</i> (SLCV) | [5] |
| | | <i>Watermelon chlorotic stunt virus</i> (WmCSV) | [5] |
| | | <i>Cauliflower mosaic virus</i> (CaMV) | [29] |
| | | <i>Turnip mosaic virus</i> (TuMV) | [29] |
| Соя | Талабан польовий <i>Thlaspi arvense</i> L. | <i>Turnip mosaic virus</i> (TuMV) | [114] |
| | | <i>Beet western yellows virus</i> (BWYV) | [28, 31] |
| | | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [86, 114] |
| | | <i>Broad bean wilt virus</i> (BBWV) | [86] |
| | | <i>Beet necrotic yellow vein virus</i> (BNYVV) | [68] |
| Соя, квасоля | Осот рожевий <i>Cirsium arvense</i> L. | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [30] |
| | | <i>Alfalfa mosaic virus</i> (AMV) | [41] |
| | | <i>Beet necrotic yellow vein virus</i> (BNYVV) | [65] |
| | | <i>Tomato chlorosis virus</i> (ToCV) | [79] |
| Квасоля | Плоскуха звичайна <i>Echinochloa crus-gali</i> L. | <i>Wheat streak mosaic virus</i> (WSMV) | [19] |
| | | <i>Barley yellow dwarf virus</i> (BYDV-MAV, BYDV-PAV) | [45, 66] |
| | | <i>Cereal yellow dwarf virus</i> (CYVD)-RPV | [66] |
| | | <i>Soil-borne cereal mosaic potyvirus</i> (SBCMV) | [45] |
| Квасоля | Свинорий пальчастий <i>Cynodon dactylon</i> L. | <i>Wheat dwarf virus</i> (WDV) | [42] |
| | | <i>Cynodon mosaic virus</i> (CynMV) | [45] |
| | | <i>Barley yellow dwarf viruses</i> (BYDVs) | [55] |
| | | <i>Bermuda grass latent virus</i> (BGLV) | [98] |
| | | <i>Maize rough dwarf virus</i> (MRDV) | [92] |
| Квасоля | Пальчатка кровоспиняюча <i>Digitaria ischaetum</i> Schreb. | <i>Maize rough dwarf virus</i> (MRDV) | [92] |
| | | <i>Rice black-streaked dwarf virus</i> (RBSDV) | [17] |

Продовження табл. 1

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|---------|---|--|------------------|
| Квасоля | Берізка польова <i>Convolvulus arvensis</i> L. | <i>Potato virus X</i> (PVX), <i>Potato virus Y</i> (PVY) | [17] |
| | | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV) | [18, 114] |
| | | <i>Alfalfa mosaic virus</i> (AMV) | [4, 114] |
| | | <i>Bean common mosaic virus</i> (BCMV) | [4] |
| | | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [114] |
| Квасоля | Незбутниця дрібноквіткова <i>Galinsoga parviflora</i> Cav. | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [11] |
| | | <i>Galinsoga mosaic virus</i> (GMV) | [11] |
| | | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV) | [74] |
| | | <i>Sunflower mosaic virus</i> (SuMV) | [76] |
| | | <i>Alfalfa mosaic virus</i> (AMV) | [114] |
| | | <i>Turnip mosaic virus</i> (TurMV) | [114] |
| | | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV) | [106] |
| | Портулак городній <i>Portulaca oleracea</i> L. | <i>Alternanthera mosaic virus</i> (AltMV) | [9] |
| | | <i>Potato virus Y</i> (PVY) | [83] |
| | | <i>Tobacco rattle virus</i> (TRV) | [70] |
| | | <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV) | [30, 32, 77, 78] |
| | | <i>Tomato spotted wilt virus</i> (TSWV) | [2, 80] |
| | | <i>Beet yellows closterovirus</i> (BYV) | [95] |

сої. З первинного джерела (поодинокі рослини, що виростили з інфікованого насіння) попелиці розповсюджують вірус, шукаючи найбільш сприятливі кормові рослини шляхом пробних уколів. Наступне інфікування сої відбувається в момент масового льоту на поля літніх мігрантів *Aphis glycines* та масового окрилення попелиць, що колонізують сою і протягом розльоту їх на інші рослини [107].

Таким чином, первинним джерелом ВМС в Україні є саме інфіковане насіння, а основним фактором виникнення епідемічної ситуації – перенесення вірусу попелицями та колонізація векторами рослин сої і бур'янів.

Вірус огіркової мозаїки (ВОМ, *Cucumber mosaic virus*, CMV) – це вірус космополіт, який має найширший діапазон хазяїв серед усіх відомих вірусів рослин (>1000), велику кількість векторів і значний географічний ареал [50]. На сої ВОМ викликає мозаїку, плямистість та деформацію листків [7, 89, 111]. Можливий і безсимптомний перебіг інфекції [93]. На насінній оболонці сої, інфікованої ВМС або «соєвим» штамом ВОМ, з'являється пігментація, штрихуватість та плямистість. Обидва віруси в процесі вегетації досягають насінневої оболонки і передаються насінням з високою частотою (>50 %) [88]. Вперше штам ВОМ, виділений із сої, було описано в 1958 році [62]. З того часу були отримані та описані інші «соєві» штами ВОМ [49, 88, 100]. На думку Hong et al. [48] впродовж тривалої еволюції відбулась адап-

тація ВОМ до нового хазяїна – рослин сої. На Далекому Сході Росії ВОМ знаходиться на другому місці після ВМС за значимістю та поширеністю [14]. В Україні поширеність ВОМ на сої не досліджувалась, однак зважаючи на велику кількість бур'янів – резерваторів цього вірусу (див. табл. 1), можливо передбачити циркуляцію ВОМ в посівах цієї культури.

Вірус мозаїки люцерни (ВМЛ, *Alfalfa mosaic virus*, AMV) є іншим представником родини *Bromoviridae*, що передається попелицями (більше ніж 15 видів) в неперсистентний спосіб. До ВМЛ чутливі понад 600 видів рослин, переважна більшість яких відноситься до родини *Fabaceae* [15].

ВМЛ на сої, зазвичай, викликає характерне жовте та яскраво-зелене «мозаїчне» забарвлення листя, затримку росту, зумовлену вкороченням міжвузлів, розростання аксіальних пагонів, карликовість, деформацію бобів [53, 57]. Сою вважають рослиною-хазяїном ВМЛ, яка реагує на вірус системними симптомами, а *Phaseolus vulgaris* та *Vigna unguiculata* – індикаторами локального некротичного враження [8, 24, 27, 90]. Альтернативними рослинами-хазяями ВМЛ є люцерна (*Medicago sativa*), а також інші бобові і пасльонові культури (табл. 1). В Україні було визначено досить високу концентрацію антигену ВМЛ в рослинах люцерни [90]. Дані щодо інших джерел природного інфекційного фону ВМЛ в агроценозах країни відсутні.

Хоча вірус передається насінням і соком інфікованих рослин, збільшення ВМЛ інфекції в посівах сої, що фіксується останнім часом в усьому світі, пов'язують зі спалахами розмноження соєвої попелиці (*Aphis glycines*) [57]. Більшість видів попелиць мають вузьке коло хазяїв, однак вони часто стають вірофорними в процесі апробацій («куштування») інфікованих рослин-нехазяїв. Випадкова апробація рослин призводить до передавання вірусу в неперсисентний спосіб [61]. Саме тому інфіковані сусідні культури і альтернативні хазяї вірусу – бур'яни та багаторічні бобові трави слугують як первинним джерелом вірусів (ВМЛ, ВОМ), так і причиною їх розповсюдження попелицями в посівах сої і квасолі. Оскільки рослини *Solanum nigrum*, *Polygonum convolvulus* L., *Chenopodium hybridum* L., *Chenopodium album* L., *Amarantus retroflexus* L., *Capsella bursa-pastoris* L., *Cirsium arvense* L., *Convolvulus arvensis* L. і *Galinsogapa parviflora* Cav. є найбільш поширеними бур'янами агрофітоценозів та необроблюваних земель України і нерідко виступають домінантами рослинних угруповань, можна припустити, що саме ці рослини можуть відігравати значну роль в епідеміології ВМЛ [64].

Вірус кільцевої плямистості тютюну (ВКПТ, *Tabacco ringspot virus*, TRSV) входить до списку А1 (карантинні організми, відсутні в Україні) переліку регульованих шкідливих організмів. В Україні вірус вперше виявили на сої влітку 2015 року в Житомирській, Львівській та Рівненській областях на загальній площі 520,18 га та в посівах кукурудзи в Хмельницькій області (за даними Державної служби України з питань безпечності харчових продуктів та захисту споживачів, www.consumer.gov.ua). ВКПТ викликає вірусне ураження бруньок сої, що призводить до зниження врожайності на 25–100 % за рахунок зменшення кількості бобів та насінин [58].

ВКПТ, як і інші неповіруси, досить добре пристосований до циркуляції в фітоценозах помірних широт, має природний резервуар в популяції диких рослин і вважається серйозною загрозою для сільськогосподарських культур [58]. В природі вірус зустрічається як на однорічних, так і на багаторічних культурах, плодкових деревах, декоративних рослинах та різних бур'янах [94]. Рослинами-хазяями цього вірусу можуть слугувати яблуня, черешня, кизил, баклажан, томат, перець, огірок, квасоля, анемона, гладіолус, ірис, пеларгонія, петунія. Вірус перезимовує в рослинах *Viola arvensis* та

Stellaria media [25]. Саме багаторічні рослини (в тому числі і деревні) утворюють і підтримують постійно діючі осередки інфекції. Позаяк неповіруси поширюються нематодами, які не призводять до зниження врожайності, боротьба з цими переносниками, зазвичай, не ведеться. Неповіруси легко охоплюють значні площі агроценозів, ампліфікуються в них і повертаються в природні фітоценози, тому боротьба із захворюваннями рослин неповірусної етіології повинна вестися шляхом видалення хворих рослин та бур'янів [58].

Бур'яни – резерватори вірусів у посівах квасолі

В Україні основний склад флори бур'янів на полях квасолі відносно постійний і обмежений, хоча щорічно може змінюватись залежно від погодних умов. Зазвичай, у посівах квасолі спостерігається змішана забур'яненість із перевагою дводольних видів бур'янів (50–60 % від загальної кількості). Переважаючими бур'янами є: *Echinochloa crus-galli* L., *Setaria glauca* L., *Cynodon dactylon* L., *Digitaria ischaetum* Schreb., *Chenopodium album* L., *Amarantus retroflexus* L., *Solanum nigrum* L., *Sinapis arvensis* L., *Capsella bursa-pastoris* L., *Polygonum persicaria* L., *Convolvulus arvensis* L., *Galinsoga parviflora* L., *Portulaca oleracea* L. (табл. 1).

До найбільш шкідливих бур'янів на посівах квасолі відносяться *Solanum nigrum* L., *Lactuca scariola* L., *Echinochloa crus-galli* L., *Convolvulus arvensis* L., *Cyperus rotundus* L. [10]. Окрім того, що згадані бур'яни є серйозними конкурентами культури за світло, воду і елементи живлення, більшість з них є резерваторами вірусних інфекцій квасолі. Так, рослинами-хазяями (часто безсимптомними) ВОМ та ВМЛ в посівах квасолі слугують *Solanum nigrum* L., *Chenopodium hybridum* L., *Chenopodium album* L., *Amarantus retroflexus* L., *Capsella bursa-pastoris* L., *Cirsium arvense* L., *Convolvulus arvensis* L. і *Galinsoga parviflora* Cav. (табл. 1). Іншими шкодочинними вірусами, поширеними в усіх регіонах вирощування квасолі є вірус звичайної мозаїки квасолі (ВЗМК) та вірус жовтої мозаїки квасолі (ВЖМК). Коло хазяїв ВЗМК, зазвичай, досить вузьке і обмежується рослинами *Phaseolus vulgaris* та деякими видами *Phaseolus* spp. В природних умовах вірус уражує дикорослі, культурні бобові і різні види пасифлори, тоді як ВЖМК, окрім квасолі, уражує горох, конюшину, вику, робінію, гладіолуси. Саме наявність альтернативних хазяїв та векторів цих вірусів є основними факторами, що визначають рівень

інфікування рослин в окремому агроценозі [109]. Досить часто в рослинах діагностують наявність змішаної інфекції, викликаній двома вірусами (ВЗМК та ВЖМК), які можуть одночасно циркулювати в одному агроценозі. Симптоми ураження зазначеними вірусами проявляються у вигляді пожовтіння, мозаїки, хлоротичної плямистості листкової пластинки, посвітління жилок, відставання в рості та квалості рослин. Віруси переносяться неперсистентно деякими видами попелиць (*Acyrtosiphon pisum*, *Aphis fabae*, *Myzus persicae*), які, зазвичай, не колонізують *P. vulgaris*. Основним джерелом ВЗМК в посівах квасолі є інфіковане насіння. Виявлено також можливість передавання вірусу пилюком. В насадженнях квасолі джерелом ВЗМК може слугувати *Convolvulus arvensis* L., яка засмічує посіви всіх польових культур і росте повсюдно – в садах, на городах та неорних землях (табл. 1).

ВЖМК не передається насінням квасолі, проте 3–6 % насіння інших бобових можуть бути інфіковані вірусом. Перезимовує ВЖМК на багатьох видах багаторічних культурних рослин та бур'янах, які і слугують резервуарами вірусу. Контролювати поширення ВЖМК надзвичайно складно, оскільки вірус має велике коло рослин-резервуарів: *Cirsium arvense*, *Heliánthus ánnuus*, *Stellaria media*, *Chenopodium album*, *Medicago lupulina*, *Medicago sativa*, *Trifolium arvense*, *Trifolium repens*, *Trifolium hybridum*, *Vigna unguiculata*, тощо [1, 105].

Позаяк більшість диких бобових є багаторічними, вони можуть накопичувати вірус впродовж досить тривалого часу. Вірусна інфекція у більшості диких бобових часто не викликає виражених симптомів ураження або протікає безсимптомно, через що знаходиться поза увагою аграріїв. Тому подібні «осередки інфекції» сприяють поширенню вірусу з дикої природи на культивовані бобові [75].

Таким чином, джерелом вірусної інфекції в посівах бобових можуть слугувати: багаторічні бур'яни, однорічні бур'яни та трави в яких вірус може передаватись насінням; однорічні бур'яни, які за сезон продукують кілька генерацій, самосійні рослини або ті, що залишились на полі після вирощування попередньої культури; насінні культури дворічних рослин, дозрівання яких збігається з часом появи проростків культури, тощо. Теоретично видалити джерело інфекції в агроценозі цілком можливо, а от практично (навіть у межах невеликих приватних господарств) – ні. Перш за все це залежить від того,

наскільки широким є коло рослин-хазяїв у природі. Так, вірус жовтої карликовості цибулі в природних умовах інфікує обмежене число видів, тоді як ВОМ та ВБТ – досить значне. Повністю елімінувати ці віруси з поля часто неможливо. Звичайно, екологія вірусів і вірусних хвороб рослин є багатофакторною, а значення рослин-резервуарів у розповсюдженні вірусів широко варіює. Необхідно зазначити, що дослідження, які б переконливо доводили головну роль тієї чи іншої культури (виду бур'янів чи дикорослих трав) в епідеміології вірусів дотепер не проводились, позаяк екологія вірусів та їх епідеміологічний статус визначаються багатьма чинниками: біологією збудника, його патогенністю та способами розповсюдження; рівнем вразливості (чутливості) культури; екологією вірусних векторів; наявністю інших джерел інфекції чи їх віддаленості від посівів, а також умовами вирощування культури. Так, для вірусів, що передаються насінням (ВЗМК і ВМС) чи бульбами (У вірус картоплі) більш критичним є використання безвірусного посівного чи садивного матеріалу, а не наявність бур'янів-резервуарів цих вірусів. За наявністю диких трав та бур'янів, які є єдиним хазяїном для зимівлі переносників визначають вірогідність поширення вірусів наступного сезону. Так, *Myzus persicae* та *Aphis fabae* повністю залежать від своїх деревних хазяїв. ВМС передається з насінням із низькою частотою і має обмежений діапазон культурних рослин-хазяїв (лише два види), тоді як в природі вірус зустрічається в резервуарах, що належать до різних родин. Отже, саме колонізація векторами рослин сої і бур'янів є основним фактором виникнення епідемічної ситуації [107]. В епідеміології ВОМ та ВМЛ, які мають досить широке коло сприйнятливих хазяїв порівняно з іншими вірусами рослин, важливе значення мають осередки вірусної інфекції як у посівах культурних рослин, так і рослин сегетальної спільноти [15, 64, 89, 107, 110]. Зважаючи на велику кількість резервуарів цих вірусів серед рослин дикорослої флори та бур'янів, контролювати поширення ВОМ та ВМЛ в посівах культурних рослин досить складно. Позаяк альтернативні хазяї вірусів – бур'яни та багаторічні бобові трави слугують первинним джерелом вірусної інфекції з наступним поширенням в посівах сої і квасолі, найбільш дієвими протиепідемічними заходами щодо ВОМ та ВМЛ є фітосанітарне обстеження полів і прилеглих територій, своєчасне видалення бур'янів і контролювання чисельності переносників. Хоча

ВКПТ зустрічається в Україні лише в посівах сої та кукурудзи, вірус добре пристосований до циркуляції в природних фітоценозах з численними хазяями в популяції диких рослин та має постійно діючі осередки інфекції серед багаторічних рослин, в яких перезимовує [25, 93]. Саме тому поширення цього вірусу в рослинах сеgetальної та дикої флори вважається серйозною загрозою для сільськогосподарських культур [58]. Коло хазяїв ВЗМК обмежується лише рослинами *Phaseolus vulgaris*, тоді як джерелом ВЖМК можуть бути і інші культурні бобові. Дослідники вважають, що рівень інфікування рослин в агроценозах визначається саме наявністю альтернативних хазяїв, які зберігають та можуть накопичувати віруси впродовж всього періоду вегетації, і векторів цих вірусів [109]. Оскільки бур'яни та дикі трави можуть бути безпосереднім джерелом вірусів у природі, боротьба з альтернативними хазяями вірусів вважається одним із методів комплексного захисту культурних рослин від вірусних інвазій [73].

WEEDS AS RESERVOIRS OF VIRUSES IN AGROBIOCENOSSES OF LEGUMES IN UKRAINE

A.N. Kyrychenko, M.M. Bohdan,
I.S. Shcherbatenko

Zabolotny Institute of Microbiology and Virology,
NAS of Ukraine,
154 Acad. Zabolotny Str., Kyiv, 03143, Ukraine

Summary

This paper is the review of literature data on the prevalence of weeds as possible reservoirs of plant viruses in agroecosystems of Ukraine. The information presented here about the most distributed weeds as reservoirs of harmful plant viruses will be useful for understanding the pathogens ecology, analyzing the virus epidemiology and for disease management. Since legumes are the main crops grown in Ukraine, the paper focuses on weeds spreading in the agrosystems of cultivated plant. The paper provides information about the primary sources of soybean viruses (*Soybean mosaic virus*, *Cucumber mosaic virus*, *Alfalfa mosaic virus*, *Tomato ringspot virus*) and bean viruses (*Bean yellow mosaic virus*, *Bean common mosaic virus*) as well as the main factors contributing the virus transmission in agrocenosis.

Keywords: plant viruses, weeds as reservoirs of harmful plant viruses, sources of virus pathogens, vectors of legume viruses.

1. Agrios GN. Plant Pathology. Academic Press. 2005; p. 952.
2. Allen TC, McMorran JP, Locatelli EA. Isolation of tomato spotted wilt virus from hydrangea and four weed species. Plant Dis. 1983; 67(4):429–31. doi: 10.1094/PD-67-429.
3. Almeida AMR, Sakai J, Souto ER, Kitajima EW, Fukuji TS and Hanada K. Mosaic in *Senna occidentalis* in Southern Brazil induced by a new strain of Soybean mosaic virus. Fitopatol. Bras. 2002; 27:151–56.
4. Al-Shahwan OA, Abdalla MA, Al-Saleh MA. Amer Detection of new viruses in alfalfa, weeds and cultivated plants growing adjacent to alfalfa fields in Saudi Arabia Saudi J Biol Sci. 2017; 24(6):1336–43. doi: 10.1016/j.sjbs.2016.02.022.
5. Anfoka G, Altaleb M, Haj F, Mohammad A, Obaida A. Charlock mustard (*Sinapis arvensis*): a weed reservoir for begomoviruses and associated betasatellite in Jordan. Can J Plant Pathol. 2017; 39(3):325–33. doi: 10.1080/07060661.2017.1354332.
6. Arli-Sokmen M, Mennan H, Sevik MA, Ecevit O. Occurrence of viruses in field-grown pepper crops and some of their reservoir weed hosts in Samsun. Phytoparasitica. 2005; 33:347–58. doi: 10.1007/BF02981301.
7. Arogundade O, Balogun OS, Sholaku O, Aliyu TH. Influence of Cowpea mottle virus and Cucumber mosaic virus on the growth and yield of six lines of soybean (*Glycine max* L.). J Agric Sci. 2010; 2(1):72–8.
8. Atabekov JG. Host specificity of plant viruses. Annu Rev Phytopathol. 1975; 13:127–45.
9. Baker CA, Breman L, Jones L. Alternanthera mosaic virus found in *Scutellaria*, *Crossandra*, and *Portulaca* in Florida. Plant Dis. 2006; 90(6):833. doi: 10.1094/PD-90-0833C.
10. Bazhyna NO. [Osoblyvosti zaburianennia posiviv kvasoli zvychainoi ta efektyvnist kontroliuvannia burianiv herbitydamy kombinovanoi dii]. Tsukrovi buriaky 2015; 6:16–8. Ukrainian.
11. Behncken GM. Some properties of a virus from *Galinsoga patviilora*, Aust J Biol Sci. 1970; 23:497.
12. Benscher D, Pappu SS, Niblett CL, Varon de Agudelo V, Morales F, Hodson E, Alvarez E,

- Acosta O., Lee RF. A strain of soybean mosaic virus infecting *Passiflora* spp. in Colombia. *Plant Dis.* 1996; 80:258–62.
13. Berbenets OV. [World-wide production of soya as an inexhaustible source of vegetable proteins and Ukraine's place in the global trading market]. *Agrosvit.* 2019; 10:41–45. Ukrainian.
 14. [Biologicheskoye resursy Dalnego Vostoka Rossii: kompleksnyy regionalnyy proyekt DVO RAN]. Kollektiv avtorov. Redaktor Yu. Zhuravlev. Vidavets Litres. 2018. Russian.
 15. Bol JF. Alfalfa mosaic virus: coat protein-dependent initiation of infection. *Mol Plant Pathol.* 2003; 4:1–8.
 16. Brunt AA, Crabtree K, Dallwitz MJ, Gibbs AJ, Watson L. In: Zurcher EJ, editor. *Plant viruses.* 2003. [Online] Available: <http://image.fs.uidaho.edu/vide/refs.htm>.
 17. CABI. *Invasive Species Compendium*, www.cabi.org/isc [2016, May 30].
 18. CABI. *Invasive Species Compendium*, www.cabi.org/isc [2019, November 25]. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/15101>
 19. Chalupníková J, Kundu JK, Singh K, Bartaková P, Beoni E. Wheat streak mosaic virus: incidence in field crops, potential reservoir within grass species and uptake in winter wheat cultivars. *J Integr Agric.* 2017; 16(3):523–31. doi: 10.1016/S2095-3119(16)61486-7.
 20. Chaudhary P, Kumari R, Singh B, Hallan V, Nagpal AK. First report of potato virus M, potato virus Y and cucumber mosaic virus infection in *Solanum nigrum* in India. *J Plant Pathol.* 2019; 101:419. doi: 10.1007/s42161-018-0194-8.
 21. Chen J, Zhang H-Y, Lin L, Adams MJ, Antoniw JF, Zhao M-F, Shang Y-F, Chen J-P. A virus related to Soybean mosaic virus from *Pinellia ternata* in China and its comparison with local soybean SMV isolates. *Arch Virol.* 2004; 149:349–63.
 22. Ciuffo M, Tavella L, Pacifico D, Masenga V, Turina M. A member of a new Tospovirus species isolated in Italy from wild buckwheat (*Polygonum convolvulus*). *Arch Virol.* 2008; 153(11):2059–68. doi: 10.1007/s00705-008-0228-1.
 23. Conti M, Caciagli P, Casetta A. Infection sources and aphid vectors in relation to the spread of cucumber mosaic virus in pepper crops. *Phytopathol Mediterr.* 1979; 18:123–28.
 24. Cooper I, Jones R. Wild plants and viruses: under-investigated ecosystems. *Adv Virus Res.* 2006; 67:1–47.
 25. Cooper JI, Harrison BD. The role of weed hosts and the distribution and activity of vector nematodes in the ecology of tobacco rattle virus. *Ann Appl Biol.* 1973; 73:53–66.
 26. Coutts BA, Jones RAC. Potato Virus Y: Contact Transmission, Stability, Inactivation and Infection Sources. *Plant Dis.* 2015; 99:387–94. doi: 10.1094/PDIS-07-14-0674-RE.
 27. Crill P, Hagedorn DJ, Hanson EW. Alfalfa mosaic, the disease and its virus incitant: a literature review. *Univ Wisc Agric Exp Stn Res Bull.* 1970; 280.
 28. D'Arcy CJ, De Zoeten GA. Beet Western Yellows Virus in Phloem Tissue of *Thlaspi arvense*. *Phytopathology.* 1979; 69(11):1194–98. doi: 10.1094/phyto-69-1194.
 29. Dikova B. *Sinapis arvensis* L. as a source of viruses — Cauliflower mosaic virus (CaMV) and Turnip mosaic virus (TuMV) infecting oilseed rape. *Acta Phytopathol Entomol Hung.* 2008; 43(1):93–9. doi: 10.1556/APhyt.43.2008.1.11.
 30. Dikova B. Wild-growing hosts of the cucumber mosaic virus. *Rasteniyev'dni Nauki.* 1989; 26(7):57–64.
 31. Dinesh-Kumar SP, Brault V, Miller WA. Precise mapping and in vitro translation of a bifunctional subgenomic RNA of barley yellow dwarf virus. *Virology.* 1992; 187:711–22.
 32. Dodds JA, Taylor GS. Cucumber mosaic virus infection of tobacco transplants and purslane (*Portulaca oleracea*). *Plant Dis.* 1980; 64(3):294–96. doi: 10.1094/PD-64-294.
 33. Domier LL, Latorre IJ, Steinlage TA, McCoppin N, Hartman GL. Variability and transmission by *Aphis glycines* of North American and Asian Soybean mosaic virus isolates. *Arch. Virol.* 2003; 148:1925–41.
 34. Dragoljub DS, Richard EF, Malisa TT. *Handbook of Plant Virus Diseases.* CRC Press. 1999; 584.
 35. Edwardson JR, Christie RG. *CRC Handbook of Viruses Infecting Legumes.* CRC Press. 1991; 680.

36. EPPO https://www.eppo.int/ACTIVITIES/plant_quarantine/alert_list_viruses/tomato_brown_rugose_fruit_virus. 2019.
37. Eskarous JK, Habib HM, Kishtah AA, Ismail MH. A strain of Potato virus Y isolated from *Solanum nigrum* var. Judaicum in Egypt. *Phytopathol Mediterr*. 1983; 22(1/2):53–8.
38. Evans CK, Bag S, Frank E, Reeve J, Ransom C, Drost D, Pappu HR. Green Foxtail (*Setaria viridis*), a naturally infected grass host of iris yellow spot virus in Utah. *Plant Dis*. 2009; 93(6):670–71. doi: 10.1094/PDIS-93-6-0670C.
39. Fereres A. Barrier crops as a cultural control measure of non-persistently transmitted aphid-borne viruses. *Virus Research*. 2000; 71(1–2):221–231. doi:10.1016/s0168-1702(00)00200-8
40. Fiallo-Olivé E, Navas-Castillo J. Tomato chlorosis virus, an emergent plant virus still expanding its geographical and host ranges. *Mol Plant Pathol*. 2019; 20:1307–20. doi: 10.1111/mpp.12847.
41. Fletcher JD. New hosts of Alfalfa mosaic virus, Cucumber mosaic virus, Potato virus Y, Soybean dwarf virus, and Tomato spotted wilt virus in New Zealand. *N.Z. J Crop Hortic Sci*. 2001; 29:213–17. doi: 10.1080/01140671.2001.9514180.
42. Ghodoum Parizipour MH, Behjatnia SAA, Afsharifar A, Izadpanah K. Natural hosts and efficiency of leafhopper vector in transmission of wheat dwarf virus. *J Plant Pathol*. 2016; 98(3):483–92. doi: 10.4454/JPP.V98I3.022.
43. Goodman RM, Bowers GR, Paschal EH. Identification of soybean germplasm lines and cultivars with low incidence of soybean mosaic virus transmission through seed. *Crop Sci*. 1979; 19:264–67.
44. Goodman RM, Oard JH. Seed transmission and yield losses in tropical soybeans infected by soybean mosaic virus. *Plant Dis*. 1980; 64:913–14.
45. Hervé Lapierre, Pierre-A. Signoret. *Viruses and Virus Diseases of Poaceae (Gramineae)*. Editions Quae. 2004; p. 857.
46. Hill JH, Lucas BS, Benner HI, Tachibana H, Hammond RB, Pedigo LP. Factors associated with the epidemiology of soybean mosaic virus in Iowa. *Phytopathology*. 1980; 70:536–40.
47. Hill JH. Soybean mosaic virus. In: Hartman GL, Sinclair JB, Ruge JC, Compendium of soybean diseases. American Phytopathological Society, St. Paul, MN. 1999:70–71.
48. Holm LG, Plucknett DL, Pancho JV, Herberger JP. *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. Honolulu, Hawaii, USA: University Press of Hawaii. 1977; p. 609.
49. Hong JS, Masuta C, Nakano M, Abe J, Uyeda I. Adaptation of Cucumber mosaic virus soybean strains (SSVs) to cultivated and wild soybeans. *Theor Appl Genet*. 2003; 107:49–53.
50. Hosseinzadeh H, Nasrollanejad S, Khateri H. First report of cucumber mosaic virus subgroups i and ii on soybean, pea, and eggplant in Iran. *Acta Virol*. 2012; 56(2):145–8.
51. Hume L, Martinez J, Best K. The biology of Canadian weeds. 60. *Polygonum convolvulus* L. *Can J Plant Sci*. 1983; 63:959–71.
52. Ilbagi H, Citir A, Kara A, Uysal M. Poaceae Weed Hosts of Yellow dwarf viruses (YDVs) in the Trakya Region of Turkey. *Ekin Journal of Crop Breeding and Genetics*. 2018; 4(2):8–19.
53. Jaspars EM, Bos L. Alfalfa mosaic virus. No. 229. In: *Descriptions of Plant Viruses*. Commonwealth Mycological Institute, Association of Applied Biologists. 1980.
54. Jerković-Mujkić A, Bešta R, Smajević A. Transmission of tobacco rattle virus by *Saponaria officinalis* L. seeds. XXI Naučno-stručna konferencija poljoprivrede i prehrambene industrije. Zbornik radova, 2010 Sep 29 – Okt 2; Neum, Bosnia i Hercegovina, 2010. p. 237–42.
55. Jones RAC, McKirdy SJ, Shivas RG. Occurrence of barley yellow dwarf viruses in over-summering grasses and cereal crops in Western Australia. *Australas Plant Pathol*. 1990; 19(3):90–96.
56. Jordá C, Pérez AL, Martínez Culebras PV, Lacasa A. First Report of Pepino mosaic virus on Natural Hosts. *Plant Dis*. 2001; 85(12):1292. doi: 10.1094/PDIS.2001.85.12.1292D.
57. Kaiser WJ, Hannan RM. Alfalfa mosaic. In: *Compendium of Bean Diseases*, 2nd ed. HF Schwartz, JR Steadman, R Hall, RL Forster, editors. American Phytopathological Society, St. Paul, MN. 2005; 58–59.

58. Kakareka NN, Kozlovskaya ZN, Volkov YuG, Pleshakova TI, Sapotskiy MV, Shchelkanov MYu. [Nepovirusy (Picornavirales. Secoviridae. Nepovirus) na yuge Dalnego Vostoka: rezultaty mnogoletnego monitoringa. Yug Rossii: ekologiya. Razvitiye]. South of Russia: Ecology, Development. 2017; 12(4):105–19. Russian.
59. Kazinczi G, Horvath J, Takacs A, Gaborjanyi R, Beres I. Experimental and natural weed host–virus relations. *Commun Agric Appl Biol Sci*. 2004; 69(3):53–60.
60. Kazinczi G, Lukacs D, Takacs A, Horvath J, Gaborjanyi R, Nadasy M, et al. Biological decline of *Solanum nigrum* due to virus infections. *J Plant Dis Protect*. 2006; 325–30.
61. Kennedy JS, Booth CO, Kershaw WJS. Host finding by aphids in the field: *Gynoparae* of *Myzus persicae* (Sulzer). *Ann Appl Biol*. 1959; 47:310–423.
62. Koshimizu Y, Iizuka N. Soybean stunt disease. *Ann Phytopathol Soc Jpn*. 1958; 23:27.
63. Kumssa TT, Rupp JS, Fellers MC, Fellers JP, Zhang G. An isolate of Wheat streak mosaic virus from foxtail overcomes *Wsm2* resistance in wheat. *Plant Pathol*. 2019; 68(4):783–89. doi: 10.1111/ppa.12989.
64. Kurdiukova OM, Tyshchuk OP. [Desiat naishkidlyvishykh burianiv Ctepiu Ukrainy ta yikh control]. *Karantyn i zakhyst Roslyn*. 2018; 6/7:8–10. Ukrainian.
65. Kutluk ND, Erkan S, Bicken S. Weeds as hosts for *Rhizomania*'s agent. *Zeitschrift fuumlautr Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, Sonderh*. 2000; 17:167–71.
66. Lamptey JNL, Plumb RT, Shaw MW. Interactions between the grasses *Phalaris arundinacea*, *Miscanthus sinensis* and *Echinochloa crus-galli*, and Barley and Cereal yellow dwarf viruses. *J Phytopathol*. 2003; 151(7–8):463–68. doi: 10.1046/j.1439-0434.2003.00752.x.
67. Lecoq H, Desbiez C. *Viruses and Virus Diseases of the Vegetables in the Mediterranean Basin*. London: Academic Press, 2012; 84:592.
68. Legreve A, Schmit JF, Bragard C, Maraite H. The role of climate and alternative hosts in the epidemiology of *rhizomania*. In: Rush CM, editor. *Proceedings of the Sixth Symposium of the International Working Group on Plant Viruses with Fungal Vectors*, 2005 Sep 5–7; Bologna, Italy. Zurich, Switzerland: IWGPVFFV, 2005. p. 125–28.
69. Lingenfelter DD, Hartwig NL. *Introduction to weeds and herbicides*. Produced by Ag Communications and Marketing, The Pennsylvania State University. 2013:4.
70. Locatelli EA, Allen TC, Koepsell PA, Appleby AP. Diagnosis of tobacco rattle virus (TRV) and other viruses in weed and rotation crops in potato fields. *Am Potato J*. 1978; 55(5):249–57. doi: 10.1007/BF02852133.
71. Malmstrom CM, Shu R, Linton EW, Newton LA, Cook MA. Barley yellow dwarf viruses (BYDVs) preserved in herbarium specimens illuminate historical disease ecology of invasive and native grasses. *J Ecol*. 2007; 95:1153–66. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01307.x.
72. Mandadi KK, Pyle JD, Scholthof KB. Comparative analysis of antiviral responses in *Brachypodium distachyon* and *Setaria viridis* reveal conserved and unique outcomes among C3 and C4 plant defenses. *Mol Plant Microbe Interact*. 2014; 27:1277–90. doi: 10.1094/MPMI-05-14-0152-R.
73. Maramorosch K. *Plant Diseases and Vectors: Ecology and Epidemiology*. Academic Press. 1981; p. 380.
74. Mertelik J, Mokra V. Tomato spotted wilt virus in ornamental plants, vegetables and weeds in the Czech Republic. *Acta Virologica*. 1998; 42(5):347–51.
75. Mih AM. *Germplasm health management: identification, characterization and elimination of viruses*. Postdoctoral Associate Terminal Report. Addis Ababa: International Livestock Research Institute. 1996.
76. Nagaraju V, Muniyappa V, Singh SJ, Virupahshappa K. Occurrence of a mosaic virus disease on sunflower in Karnataka. *Indian Phytopath*. 1997; 50:277–81.
77. Nasser MAK, Basky Zs. Research on some weeds as reservoirs of cucumber mosaic virus. *Zoldsegetermesztes Kutato Intezet Bulletinje*. 1988; 21:83–8.

78. Navas ML, Friess N, Maillet J. Influence of cucumber mosaic virus infection on the growth response of *Portulaca oleracea* (purslane) and *Stellaria media* (chickweed) to nitrogen availability. *New Phytologist*. 1998; 139:301–9.
79. Orfanidou CG, Dimitriou C, Papayiannis LC, Maliogka VI, Katis NI. Epidemiology and genetic diversity of criniviruses associated with tomato yellows disease in Greece. *Virus Res*. 2014; 186:120–129. doi: 10.1016/j.virusres.2013.12.013.
80. Os B van, Stancanelli G, Mela L, Lisa V. Role of wild plants and weeds in the epidemiology of tospovirus in Liguria. *Inf Fitopatol*. 1993; 43(10):40–4.
81. Paczuski R, Blachowska E. The role of perennial weeds in the transfer of beet yellows virus. *Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roslin*. 1992; 183:195–201.
82. Papayiannis LC, Kokkinos CD, Alfaro-Fernández A. Detection, characterization and host range studies of Pepino mosaic virus in Cyprus. *Eur J Plant Pathol*. 2012; 132(1): 1–7. doi: 10.1007/s10658-011-9854-7.
83. Pochard E. Study of resistance to European strains of potato virus Y (PVY) in Capsicum. In: Pochard E, editor. *Capsicum 77. Proceedings of the 3rd Congress of EUCARPIA on genetics and selection of pepper, 1977 July 5–8, Avignon-Montfavet France INRA, 1977*, p. 109–18.
84. Prajapat R, Marwal A, Gaur RK. Evidence of the Association of Solanum leaf curl lakshman-garh virus with a Weed Plant *Solanum nigrum* in Rajasthan, India. *Sci Int*. 2013; 11:379–83. doi: 10.17311/sciintl.2013.379.383.
85. Prajapat R, Marwal A, Gaur RK. Begomovirus associated with alternative host weeds: a critical appraisal. *Arch Phytopathology Plant Protect*. 2014; 47(2):157–70. doi: 10.1080/03235408.2013.805497.
86. Rist DL, Lorbeer JW. Occurrence and overwintering of cucumber mosaic virus and Broad bean wilt virus in weeds growing near commercial lettuce fields in New York. *Phytopathology*. 1989; 79:65–9. doi: 10.1094/Phyto-79-65.
87. Sedivy EJ, Wu F, Hanzawa Y. Soybean domestication: The origin, genetic architecture and molecular bases. *New Phytol*. 2017; 214:539–553.
88. Senda M, Masuta C, Ohnishi S, Goto K, Kasai A, Sano T, Hong JS, MacFarlane S. Patterning of virus-infected *Glycine max* seed coat is associated with suppression of endogenous silencing of chalcone synthase genes. *Plant Cell*. 2004; 16:807–18.
89. Sharma P, Sharma S, Gautam I, Baranwal VK. Natural infection of *Glycine max* by seven viruses belonging to different genera in India. *J Plant Pathol*. 2016; 98(3):569–75.
90. Sherepitko D, Boiko A, Sherepitko V. [Proiav infektsii ta identyfikatsiia virusu mozaiky liutserny na roslynakh soi (*Glycine max* (L.) Marril) za hruntovo-klimatychnykh umov Vinnychny]. *Visnyk KNU. Serii Bioloheia*. 2011; 58:9–12. Ukrainian.
91. Shkalikov VA, Beloshapkina OO, Bukreyev DD. [Zashchita rasteniy ot bolezney]. 2-e izd. ispr. i dop. M.: Kolos. 2003; 255. Russian.
92. Shpaar D, Ordon F, Rabenshteyn F, Khabekus A, Shlipkhake E, Shubert I. Ekonomicheskoye znacheniyе, rasprostraneniye i borba s virusami zernovykh i kormovykh zlakov, perenosimykh kleshchami i nasekomymi v Germanii. *Vestn. zashchity rasteniy*. Spb Pushkin. 2008; 1:14–26.
93. Smith KM. A text book of plant viral Disease. 3rd edition. Academic press New York.1992.
94. Stace-Smith R. Tobacco ringspot virus. CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses No. 309. Wellesbourne, Association of Applied Biologists. 1985.
95. Stevens M, Smith HG, Hallsworth PB. The host range of beet yellowing viruses among common arable weed species. *Plant Pathology*. 1994; 43(3):579–88.
96. Stevens WA. Plant Virus Disease Control. In: *Virology of Flowering Plants. Tertiary Level Biology*. Springer, Boston, MA. 1983.
97. Sun H, Tu SS, Xue F, Duns G, Che J. Molecular characterization and evolutionary analysis of soybean mosaic virus infecting *Pinellia ternata* in China. *Virus Genes*. 2008; 36:177–90.
98. Tahir MN, Lockhart B, Grinstead S, Mollov D. Characterization and complete genome sequence of a panicovirus from Bermuda grass by high-throughput sequencing. *Arch Virol*. 2017;

- 162(4):1099–102. doi: 10.1007/s00705-016-3165-4.
99. Takács A, Horváth J, Gáborjányi R, Kazinczi G, Mikulás J. Hosts and non-hosts in plant virology and the effect of plant viruses on host plants. In: R K Gaur, Thomas Hohn, Pradeep Sharma (szerk.) *Plant Virus–Host Interaction: Molecular Approaches and Viral Evolution*. Amsterdam; Boston; Heidelberg: Elsevier Academic Press. 2014; p. 105–24.
 100. Takahashi K, Tanaka T, Iida W, Tsuda Y. Studies on virus diseases and causal viruses of soybean in Japan. *Bull Tohoku Nat Agric Exp Stn*. 1980; 62:1–130.
 101. Tolin SA, Lacy GH. Viral, bacterial, and phytoplasmal diseases of soybean. *Soybeans: Improvement, Production and Uses* In: Boerma HR, Specht JE, editors. American Society of Agronomy Inc, Madison, WI, USA. 2004; p. 765–819.
 102. Thresh JM. Gradients of plant virus diseases. *Ann appl Biol*. 1976; 82:381–406.
 103. Truol G, Sagadin M, Rodriguez M. Fox tail millet (*Setaria italica* L.): a new reservoir species of the Wheat streak mosaic virus (WSMV) in the province of Buenos Aires. *Biocell*. 2010; 34:A135.
 104. Tsvei YaP, Bondar SO. [Zaburianenist pshenytsi ozymoi v riznorotatsiinykh sivozminakh]. *Nauk pr In-tu bioenerhet kultur i tsukr buriakiv*. 2017; 25:101–7. Ukrainian.
 105. Udayashankar AC, Chandra NS, Niranjana SR, Lund OS, Prakash HS. First report of Bean Common Mosaic Virus infecting *Lablab purpureus* in India. *Plant Dis*. 2011; 95(7):881–952. doi: 10.1094 / PDIS-01-11-0009.
 106. Verhoyen M, Gofflot A. New outbreak in Belgium of tomato spotted wilt virus transmitted by thrips: Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent. 1990; 55(3a):1059–68.
 107. Volkov YuG, Kakareka NN, Tolkach VF, Diakonov KP, Moskvina TV, Shchelkanov MYu. [Tli (*Homoptera: Aphididae*) – perenoschiki virusnykh bolezney bobovykh na Dalnem Vostoke]. *Chteniya pamyati Alekseye Ivanovicha Kurentsova*. 2019; 30: 211–22. Russian.
 108. Wang J, Li W, Zhang J, Xu Y, Chen X. Alarm on the Rapid Increase in Distribution of Cucumber Green Mottle Mosaic Virus in China, *J Plant Sci*. 2019; 7(2):48–53. doi: 10.11648/j.jps.20190702.13.
 109. Worrall EA, Wamombe FO, Mukeshimana G, Harvey JJW, Carr JP, Mitter N. Bean common mosaic virus and Bean common mosaic necrosis virus: Relationships, biology and prospects for control. *Adv Virus Res*. 2015; 93: 1–46.
 110. Xu H, Nie J. Identification, characterization and molecular detection of Alfalfa mosaic virus in potato. *Phytopathology*. 2006; 96:1237–1242.
 111. Yadav MK, Aravindan S, Mukherjee AK, Bag MK, Lenka S, Ghritlahre SK. Viral Diseases of Soybean. *Popular Kheti*. 2015; 3(3):124–27.
 112. Yoon Y, Lim S, Jang YW, Kim B-S, Bao DH, Maharjan R, Yi H, Bao S, et al. First report of Soybean mosaic virus and Soybean yellow mottle mosaic virus in *Vigna angularis*. *Plant Dis*. 2017; doi: 10.1094/PDIS-08-17-1284-PDN.
 113. Zhang MH, Lu WQ, Zhong ZX, Wang RY, Li YH. The importance of the diseased seedlings from SMV infected seeds and the vector of the virus in the epidemic. *Acta Phytopathol. Sin*. 1986; 16:151–58.
 114. Zitter AT. A checklist of major weeds and crops as natural hosts for plant viruses in the Northeast. Department of Plant Pathology, Cornell University, Ithaca, New York. 2003. [Online] Available: <http://vegetablemdonline.ppath.cornell.edu/Tables/WeedHostTable.html>.
 115. Zuza VS. [K voprosu rasprostranennosti sornyakov]. *Nauk pr In-tu bioenerhet kultur i tsukr buriakiv*. 2014; 20:41–46. Russian.

Отримано 27.01.2020