

ЗАХИСТ РОСЛИН

УДК 632.651 : 632.3

Роль фітонематод родин Longidoridae і Trichodoridae у векторному перенесенні збудників вірусних хвороб рослин

Калатур К. А.¹, Пилипенко Л. А.², Бойко А. Л.³

¹Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН, вул. Клінічна, 25, м. Київ, Україна, 03141, e-mail: kkalatur@meta.ua

²Інститут захисту рослин НААН, вул. Васильківська, 33, м. Київ, Україна, 03022, e-mail: liliya.pylypenko@gmail.com

³Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. Героїв Оборони, 15, м. Київ, Україна, 03041

Мета. Аналіз вітчизняних та зарубіжних наукових джерел щодо ролі фітонематод родин Longidoridae і Trichodoridae у перенесенні збудників вірусних хвороб рослин. **Результати.** Відомі на сьогодні нематоди-вірусоносії належать до ряду Dorylaimida, підряду Dorylaimina, родини Longidoridae, родів *Longidorus*, *Longidoroides*, *Paralongidorus*, *Paraxiphidorus* (з 1995 р.), *Xiphidorus*, *Xiphinema* та до ряду Triplonchida, підряду Diphtherophorina, родини Trichodoridae, родів *Allotrichodorus*, *Monotrichodorus*, *Paratrichodorus*, *Trichodorus*, а віруси, які вони переносять – до типу ґрунтових. Види нематод родів *Longidorus*, *Paralongidorus* і *Xiphinema* є переносниками «сферичних» вірусів (неповірусів), а види нематод родів *Trichodorus* і *Paratrichodorus* – вірусів, які мають паличкоподібну форму (тобравірусів). **Висновки.** На підставі проведених досліджень в останні роки встановлено, що 19 видів нематод родини Longidoridae здатні переносити 15 видів неповірусів (мозаїки резухи, стоколосу й персика, скручування листків вишні, кільцевої плямистості малини, гвоздики, томатів, тютюну й шовковиці, латентної кільцевої плямистості суниці, чорної кільцевої плямистості томатів, віялоподібності листків винограду, жовтої строкатості та строкатості прожилок картоплі, італійського латентного вірусу артишоку), а 14 видів нематод родини Trichodoridae можуть переносити 3 види тобравірусів (погремковості тютюну, раннього побуріння гороху та кільцевої плямистості перцю).

Ключові слова: нематоди, неповіруси, тобравіруси, хвороби, рослина.

Вступ

Паразитичні нематоди належать до числа найбільш небезпечних й економічно значущих патогенів сільськогосподарських культур в усьому світі. Серед рослин-господарів цих фітонематод багато важливих харчових та кормових культур, у т.ч. зернових, овочевих та бобових, а також декоративних та квіткових [1–8]. За деякими оцінками, щорічний економічний збиток від паразитування нематод на рослинах перевищує 125 млрд дол. США [9]. Крім того, у процесі еволюції між фітогельмінтами та іншими патогенними організмами виробилися досить тісні своєрідні біологічні відносини. Зокрема, деякі види нематод є переносниками збудників вірусних інфекцій, що сприяє поширенню хвороб та збільшує втрати врожаю [1–8, 10–19].

Мета дослідження – проаналізувати й узагальнити вітчизняні та зарубіжні наукові джерела щодо ролі фітонематод родин Longidoridae і Trichodoridae у перенесенні збудників вірусних хвороб рослин.

Результати досліджень

У багатьох країнах світу віруси вважаються одними з найнебезпечніших патогенів рослин, адже економічний збиток, завданий ними сільськогосподарським культурам, є значним. Внаслідок ураження рослин вірусними хворобами погіршуються як товарна якість продукції (зменшується вміст вітаміну С й крохмалю в бульбах картоплі, олії – в бобах сої та ін.), так і знижується їхня врожайність (втрати можуть становити від 7 до 100 %) [20–31].

На сьогодні відомо близько 1500 вірусів, які уражують широке коло рослин-господарів [20–31]. Так, вірус погремковості тютюну уражує понад 400 видів рослин з 50 родин [21]. Багато рослин уражується декількома вірусами. Зокрема на 12-ти найцінніших продовольчих культурах (рис, пшениця, кукурудза, буряки, картопля, соя, квасоля, цукровий очерет, батат, маніок, кокосова пальма й банан) виявлено кількості вірусів та їхніх штамів [22]. Відомі приклади вузької спеціалізації вірусів. Так, деякі віруси, що уражують суницю, обмежені тільки родом *Fragaria* [23].

Віруси є облигатними паразитами. Вони не мають клітинної організації й використовують для власної репродукції метаболіти, синтетичний та енергетичний апарати клітин рослини-господаря [20–31]. Тому прийнято вважати, що віруси паразитують на генетичному рівні [24, 32].

Передаватися віруси можуть різними шляхами: через насіння, під час вегетативного розмноження рослин, з соком хворих рослин (переносниками можуть бути сисні комахи – попелиці, цикадки та ін.), грибами та контактним способом. Наприклад, гриб ольпідій капустяний (*Olpidium brassicae*) за допомогою своїх зооспор може поширювати вірус некрозу тютюну. Виявлено також, що близько 50 вірусів можуть переноситися повитицею (*Cuscuta campestris*), коли цей бур'ян-паразит перекидається з хворої рослини на здорову. Слід додати, що поширенню багатьох вірусів сприяє сама людина. Це відбувається під час проведення різноманітних агротехнічних заходів: щеплення та обрізування дерев, пікірування розсади, пасинкування рослин тощо, коли сік з випадково пораних хворих рослин потрапляє на руки, одяг або знаряддя праці робітників і в такий спосіб переноситься на поранені здорові рослини. Віруси звичайної мозаїки квасолі та мозаїки в'яза можуть поширюватися разом з пилком [25–31].

Можливість же передачі вірусів нематодами тривалий час вважалася малоімовірною. Незважаючи на те, що в 1949 р. Steiner вказав на можливість передачі вірусів паразитичними нематодами, фахівці-вірусологи не приділили цьому припущенню належної уваги [19]. Лише в 1958 р. за допомогою точних експериментів групі вчених з США вперше вдалося довести, що збудник вірусної хвороби винограду, симптоми якої проявляються у віялоподібності листків, передається ектопаразитичною кореневою нематою *Xiphinema index* [33, 34].

З часу першого повідомлення в цій сфері вчені США, Великобританії, Нідерландів, Франції, Німеччини, Італії, колишнього СРСР стали приділяти більше уваги вивченню ролі нематод у передачі та поширенні вірусів [1–8, 10–18, 27–31, 33–70]. З'ясування ж відносин нематод з вірусами згодом стало самостійною галуззю досліджень.

Цікавим є той факт, що відомі на сьогодні нематоди-вірусоносії належать до ряду Dorylaimida, патогенній ролі яких раніше не приділялося значної уваги. На думку вчених, усі паразитичні види нематод рослин належали тільки до ряду Tylenchida. Можна було б припустити, що саме серед тіленхід є види, які можуть переносити віруси. Проте всі проведені дослідження з представниками родів *Meloidogyne*, *Pratylenchus*, *Rotylenchulus*, *Helicotylenchus*, *Criconeoides* та *Hemicycliophora* довели, що тіленхіди не здатні передавати збудників вірусних хвороб [2]. Так, негативні результати було отримано вченими при з'ясуванні ролі галових нематод *Meloidogyne* sp. у векторній передачі огіркового вірусу 2 та вірусу мозаїки тютюну [38, 39]. Однак питання щодо здатності видів нематод, які належать до ряду Tylenchida, передавати віруси залишається дискусійним і дотепер.

Припускають, що здатність нематод переносити віруси залежить від їх морфологічних особливостей. За своєю морфологією та способом життя нематоди з ряду Dorylaimida різко відрізняються від нематод, які належать до ряду Tylenchida. Дорілайміди ведуть

ектопаразитичний спосіб життя й мають дуже довгий ротовий спис, за допомогою якого вони висмоктують соки з клітин рослин та заражаються вірусами. Живлячись на корінцях різних видів рослин, вони лише короткостроково прикріплюються до них, що дає їм можливість мігрувати в ґрунті, викликаючи вірусні епіфітотії як у природних умовах, так і в агроценозах [1–8]. Саме такий спосіб життя й широке коло культур-господарів сприяють передачі нематодами вірусів від одного виду рослини до іншого та значно ускладнюють захист від них та збудників вірусних інфекцій, які вони поширюють.

Дослідженнями, які були проведені в останні роки, встановлено, що відомі нематоди-вірусносії належать до ряду Dorylaimida, підряду Dorylaimina, родини Longidoridae, родів *Longidorus*, *Longidoroides*, *Paralongidorus*, *Paraxiphidorus* (з 1995 р.), *Xiphidorus*, *Xiphinema* та до ряду Triplonchida, підряду Diphtherophorina, родини Trichodoridae, родів *Allotrichodorus*, *Monotrichodorus*, *Paratrichodorus*, *Trichodorus*, а віруси, які вони переносять – до типу ґрунтових. При цьому розрізняють дві форми зв'язаності: види нематод родів *Longidorus*, *Paralongidorus* і *Xiphinema* є переносниками «сферичних вірусів» (неповірусів), а види нематод родів *Trichodorus* і *Paratrichodorus* – вірусів, які мають паличкоподібну форму (тобравірусів) [1–8, 10–19, 33–70].

За результатами досліджень, проведених у Європі, Південній Америці, Африці, Азії та колишньому СРСР встановлено, що нематода *X. index* переносить вірус мозаїки резухи ArMV (його штам викликає ряд вірусних хвороб на винограді: віялоподібність листків, жовту мозаїку та облямівку прожилок) [17, 33, 34]. Цей вірус також поширює нематода *X. coxi* (його штам викликає мозаїку на рослинах ревеню) [45] (табл.).

Таблиця

Види фітонематод та вірусів, які вони переносять

| Вид | | Штам вірусу | Поширення (за Brown & Trudgill, 1998) | Посилання |
|----------------------------|--|--|--|----------------------------------|
| нематода | вірус | | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Родина Longidoridae | | | | |
| Рід Xiphinema | | | | |
| <i>Xiphinema index</i> | Вірус мозаїки резухи ArMV | Віялоподібність листків винограду | Європа, Південна Америка, Африка, Азія, колиш. СРСР | Hewitt et al., 1958 [34] |
| | | Жовта мозаїка винограду | | Raski & Hewitt, 1963 [17] |
| | | Облямівка прожилок винограду | | |
| <i>X. diversicaudalum</i> | Вірус мозаїки резухи | Типовий штам | Європа, колиш. СРСР | Harrison & Cadman, 1959 [40] |
| | | Жовта карликовість малини | | Jha & Posnette, 1959 [41] |
| | Вірус мозаїки стоколосу BMV | | | Schmidt et al., 1963 [42] |
| | Вірус скручування листків вишні CRLV | | | Fritzsche & Kegler, 1964 [43] |
| | Вірус латентної кільцевої плямистості суниці SLRSV | | | Lister, 1964 [46] |
| | Вірус кільцевої плямистості гвоздики CRSV | | | Fritzsche & Schmelzer, 1967 [44] |
| | Вірус жовтої строкатості картоплі | | Росія | Романенко, 1993, 2004 [12, 37] |
| <i>X. americanum</i> | Вірус кільцевої плямистості томатів TomRSV | Пожовтіння бруньок персику | Північна Америка | Breece & Hart, 1959 [89] |
| | | Некротична кільцева плямистість лохини | | Griffin, 1963 [532] |
| | | Типовий штам | | Fulton, 1962 [380] |

| <i>Продовження таблиці</i> | | | | |
|------------------------------|---|--|---------------------|--|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| <i>X. coxi</i> | Вірус мозаїки стоколосу | Мозаїка ревеню | | Schmidt et al., 1963 [1321] |
| | Вірус скручування листків вишні | | | Fritzsche & Kegler, 1964 [375] |
| | Вірус мозаїки резухи | | | Fritzsche & Schmidt, 1963 [47] |
| <i>X. bricolense</i> | Вірус кільцевої плямистості томатів | | Північна Америка | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>X. californicum</i> | Вірус кільцевої плямистості тютюну | | | |
| | Вірус кільцевої плямистості томатів | | | |
| | Вірус скручування листків вишні | | | |
| <i>X. intermedium</i> | Вірус кільцевої плямистості тютюну | | | |
| | Вірус кільцевої плямистості томатів | | | |
| <i>X. rivesi</i> | Вірус кільцевої плямистості тютюну | | | |
| | Вірус кільцевої плямистості томатів | | | |
| | Вірус скручування листків вишні | | | |
| <i>X. tarjanense</i> | Вірус кільцевої плямистості тютюну | | | |
| | Вірус кільцевої плямистості томатів | | | |
| <i>X. italiae</i> | Віялоподібність листків винограду GFLV | | | |
| Під <i>Longidorus</i> | | | | |
| <i>Longidorus elongatus</i> | Вірус чорної кільцевої плямистості томатів TBRV | Кільцева плямистість буряків (шотландський штам) | Європа, колиш. СРСР | Harrison et al., 1961 [50] |
| | Вірус кільцевої плямистості малини RRSV | Ложкоподібність листя червоної смородини (шотландський штам) | | Taylor, 1962 [51] Meer, 1965 [52], Maat, 1965 [53] |
| | Вірус жовтої строкатості картоплі | | Росія | Романенко, 1993, 2004 [12, 37] |
| | Вірус строкатості прожилок картоплі | | Росія | Романенко, 1993, 2004 [12, 37] |
| <i>L. macrosoma</i> | Вірус кільцевої плямистості малини | Кільцева плямистість малини (англ. штам) | Європа, колиш. СРСР | Harrison, 1961, 1962, 1963 [54] |
| | Вірус кільцевої плямистості гвоздики | | | Fritzsche & Schmelzer, 1964 [44] |
| <i>L. attenuatus</i> | Вірус чорної кільцевої плямистості томатів | Кільцева плямистість салату (англійський штам) | Європа | Harrison et al., 1961 [50] |
| <i>L. martini</i> | Вірус кільцевої плямистості шовковиці MRSV | | Азія | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>L. diadecturus</i> | Вірус мозаїки персика PRMV | | Північна Америка | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>L. arthensis</i> | Вірус скручування листків вишні | | | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>L. apulus</i> | Італійський латентний вірус артишоку AILV | | Європа | Brown & Trudgill, 1998 [16] |

ЗАХИСТ РОСЛИН

| <i>Продовження таблиці</i> | | | | |
|------------------------------------|--|--|------------------------------------|--|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| <i>L. fasciatus</i> | Італійський латентний вірус артишоку | | Європа | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| Рід <i>Paralongidorus</i> | | | | |
| <i>Paralongidorus maximus</i> | Вірус кільцевої плямистості малини | | Європа | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| Родина <i>Trichodoridae</i> | | | | |
| Рід <i>Trichodorus</i> | | | | |
| <i>Trichodorus cylindricus</i> | Вірус погремковості тютюну TRV | Погремковість тютюну (шотландського походження) | Європа | Hoof, 1968 [55] |
| | Вірус раннього побуріння гороху РЕВV | Раннє побуріння гороху (англійського походження) | | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>T. primitivus</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (голландського, німецького та англійського походження) | Європа, колиш. СРСР | Harrison, 1961, 1962, 1963 [50], Sanger, 1961 [56], Hoof, 1968 [55] |
| | Вірус раннього побуріння гороху | Раннє побуріння гороху (англійського походження) | | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>T. similis</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (голландського походження) | Європа | Cremer & Kooisstra, 1964 [57] |
| <i>T. viruliferus</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (голландського, шотландського та англійського походження) | Європа | Hoof, 1964 [58], Brown & Trudgill, 1998 [16], Hooper, 1963 [59] |
| | Вірус раннього побуріння гороху | Раннє побуріння гороху (англійського походження) | | Harrison, 1961, 1962, 1963 [50], Hooper, 1963 [59] |
| Рід <i>Paratrichodorus</i> | | | | |
| <i>Paratrichodorus anemones</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (англійського походження) | Європа | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| | Вірус раннього побуріння гороху | Раннє побуріння гороху (англійського походження) | | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>P. hispanus</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (португальського походження) | Європа | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>P. minor</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (американського походження) | Південна та Північна Америка, Азія | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| | Вірус кільцевої плямистості перцю RepRSV | | | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>P. pachydermus</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (голландського, англійського та німецького походження) | Європа, колиш. СРСР | Sol, 1960 [60], Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| | Вірус раннього побуріння гороху | Раннє побуріння гороху (голландського походження) | | Hoof, 1962 [61] |
| <i>P. teres</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (голландського походження) | Європа | Hoof, 1964 [58] |

| Продовження таблиці | | | | |
|-----------------------|---------------------------------|---|------------------|------------------------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| <i>P. teres</i> | Вірус раннього побуріння гороху | Раннє побуріння гороху (голландського походження) | | Hoof, 1962 [61] |
| <i>P. tunisiensis</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (італійського походження) | Європа | Brown & Trudgill, 1998 [16] |
| <i>P. allius</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (американського походження) | Північна Америка | Jensen & Allen, 1964 [62] |
| <i>P. porosus</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (американського походження) | Північна Америка | Ayala & Allen, 1966 [63] |
| <i>P. christiei</i> | Вірус погремковості тютюну | Кільцева плямистість пробкової тканини картоплі | | Walkinshaw et al., 1961 [64] |
| <i>P. nanus</i> | Вірус погремковості тютюну | Погремковість тютюну (голландського походження) | Європа | Hoof, 1968 [55] |

У країнах Західної Європи типовий штам вірусу мозаїки резухи уражує такі культурні рослини, як малина, суниця, біла конюшина та ін. і передається нематодою *Xiphinema diversicaudalum*. Стала очевидною недоцільність вирощування суниці на ділянках, які розташовані поблизу старих огорож і лісу, оскільки такі території зазвичай заселені вищезазначеною нематодою [40]. У досліджах, проведених в Англії, вдалося заразити суницю вірусом жовтої карликовості малини, який передається *X. diversicaudalum* [41].

Згодом стало відомо про поширення ектопаразитичними нематодами кореневої системи рослин *X. diversicaudalum* і *X. coxi* таких вірусів, як мозаїка стоколосу BMV [42], скручування листків вишні CRLV [43], латентної кільцевої плямистості суниці SLRSV [46], кільцевої плямистості гвоздики CRSV [44] та жовтої строкатості картоплі [3, 4, 15, 37]. Цілий ряд нематод з роду *Xiphinema* (*X. americanum*, *X. bricolense*, *X. californicum*, *X. intermedium*, *X. rivesi*, *X. tarjanense*, *X. italiae*), які поширені в Північній та Південній Америці переносять віруси кільцевої плямистості томатів TomRSV [16, 47] і тютюну TobRSV [16, 48, 49], вірус скручування листків вишні CRLV та вялоподібність листків винограду GFLV [16].

Представники родів *Longidorus* і *Paralongidorus* також відіграють значну роль у векторній передачі збудників вірусних хвороб рослин. Зокрема, нематода *Longidorus elongatus* переносить віруси чорної кільцевої плямистості томатів TBRV (шотландський штам цього вірусу викликає кільцеву плямистість на буряках) [50], кільцевої плямистості малини RRSV (шотландський штам викликає ложкоподібність листків червоної смородини) [51–53], а також два віруси на картоплі – жовтої строкатості та строкатості прожилок [3, 4, 12, 13, 37]. Інші ектопаразитичні види нематод цих родів можуть передавати вірус кільцевої плямистості малини RRSV (*P. maximus*, *L. macrosoma*) [16, 54], гвоздики CRSV (*L. macrosoma*) [44], шовковиці MRSV (*L. martini*) [16], чорної кільцевої плямистості томатів TBRV (*L. attenuatus*) (англійський штам цього вірусу викликає кільцеву плямистість салату) [50], вірус мозаїки персика PRMV (*L. diadecturus*) [16] та італійський латентний вірус артишоку AILV (*L. apulus*, *L. fasciatus*) [16].

У світі налічується близько 2000 видів патогенних нематод, які є паразитами рослин. Серед них виділяється група нематод родини Trichodoridae, які є ектопаразитами кореневої системи рослин і викликають суттєве зменшення врожаю сільськогосподарських культур. Внаслідок ураження тріходорідами бічні корені рослин стають короткими й потовщеними, утворюючи характерні симптоми «обірваних коренів» («stubby root»), що призводить до пригнічення росту рослин, а іноді й до їхньої загибелі [1–8, 65, 70]. Наприклад, внаслідок паразитування деяких представників роду *Paratrachodoros* у Бельгії загинуло до 50 % рослин азалії й рододендрона, а зараження цибулі нематодою *Paratrachodoros allius* призвело до

зниження її врожайності на 10–12 % [62]. Ferraz і Brown [7] відзначали, що втрати врожаю, викликані тріходорідами, часто складно оцінити, тому що ці патогени трапляються найчастіше в комплексі з іншими фітопаразитами. Так, за даними зарубіжних вчених, близько 20 % полів Шотландії були заражені нематодами цього роду, що призвело до поширення вірусної хвороби картоплі «spraing», яка викликала зниження (до 50 %) урожайності цієї культури [10, 67–69].

Інтерес до вивчення нематод родини Trichodoridae значно зріс в останні три десятиліття саме у зв'язку з тим, що була доведена можливість перенесення тріходорідами тобравірусів – групи паличкоподібних вірусів на різних видах рослин [1–8, 10, 11, 13–18, 55–70].

На цей час відомо, що до передачі вірусів здатні лише 14 з 75 видів нематод родів *Trichodorus* і *Paratrichodorus*, які переносять три види тобравірусів (погремковості тютюну TRV, раннього побуріння гороху PEBV та кільцевої плямистості перцю PerRSV), що завдає істотної шкоди широкому колу рослин, особливо декоративним цибулинним і картоплі [1–8, 10, 11, 13–18, 55–70].

На сьогодні існує небагато інформації щодо способу поглинання та виділення вірусу нематодами, а також форм його зв'язаності в їхньому тілі. Існує гіпотеза щодо передачі вірусів через кутикулярні органи нематод, які залучені до процесу линьки, та органи ротової порожнини. Згодом було доведено, що під час контакту з вмістом уражених вірусом клітин рослини протягом п'яти хвилин – однієї години виникає взаємодія білкової оболонки вірусів та кутикули нематод, яка дає змогу вірусам існувати в такому взаємозв'язку довше, ніж в умовах *in vitro*, хоча їхнє розмноження при цьому й не відбувається. Слід також зазначити специфічність такої взаємодії, яка можлива лише між вірусом певної таксономічної групи та його вектором, однак при цьому нематоди можуть одночасно переносити кілька різноманітних видів вірусів. Подальше вивільнення та передача вірусів відбувається разом з секрецією слинних залоз нематод, хоча механізм цього процесу потребує детального вивчення на біохімічному рівні [16].

Мінімальні терміни живлення, які потрібні для поглинання нематодами вірусу й передачі його здоровій рослині, встановити досить складно. Для цього необхідно визначити період, протягом якого нематоди мають доступ до рослини. Зокрема встановлено, що нематода *X. diversicaudatum* може поглинути вірус мозаїки резухи через одну добу (найкоротший час у досліді) [40], а нематоди *X. americanum* [47] і *Trichodorus allius* [62] можуть поглинути відповідно вірус кільцевої плямистості томатів та вірус погремковості тютюну у разі живлення протягом однієї години і приблизно за той же час передати їх здоровим рослинам. Також встановлено, що нематода *X. index* поглинає й передає вірус віялоподібності листків винограду після 15-хвилинного контакту з рослиною [33].

Нематоди, які одного разу поглинули вірус, можуть протягом тривалого періоду зберігати здатність до зараження ним рослин. Наприклад, Harrison і Winslow культивували інфекційних нематод *X. diversicaudatum* на сорті малини, який не уражується вірусом мозаїки резухи. Через 8 місяців ця популяція ще зберігала інфекційність і втратила її лише через 11 місяців [35]. Також було встановлено, що віруси не здатні передаватися від одного покоління нематод іншому, тобто було доведено неможливість трансваріальної передачі вірусів – передачі через яйце нематоди. Якби вірус передавався через яйце, то інфекційність популяції *X. diversicaudatum* підтримувалася б постійно [2, 35].

Досі не встановлено, чи можуть нематоди передавати віруси після линьки, подібно комахам, що передають стійкі віруси. Прийнято вважати, що віруси можуть передаватися як личинками, так і дорослими нематодами. Проте відомо, що вірус чорної кільцевої плямистості томатів передається личинками *L. elongatus* і зазвичай не передається дорослими особинами [50].

На думку науковців, нематоди не здатні передавати вірус в тому випадку, якщо він просто присутній в ґрунті. Наприклад, коли ґрунт, у якому знаходилися нематоди-переносники, промивали суспензією, що містила вірус чорної кільцевої плямистості томатів, нематоди залишалися неінфекційними. Вони ставали інфекційними лише тоді, коли у ґрунті росли хворі рослини [1, 2].

Висновки

Завдяки значному обсягу досліджень, проведених у цій галузі в різних країнах світу з 1961 р., було доведено векторну роль нематод у передачі ряду вірусів, а кількість видів нематод-вірусоносіїв постійно збільшується. Так, у 1964 р. вже було відомо 9 збудників вірусних хвороб рослин, які передавалися 11 видами нематод [18]. На підставі проведених останніми роками досліджень встановлено, що 19 видів нематод родини Longidoridae здатні переносити 15 видів неповірусів (мозаїки резухи, стоколосу й персика, скручування листків вишні, кільцевої плямистості малини, гвоздики, томатів, тютюну й шовковиці, латентної кільцевої плямистості суниці, чорної кільцевої плямистості томатів, вялоподібності листків винограду, жовтої строкатості та строкатості прожилок картоплі, італійського латентного вірусу артишоку), а серед триходорід відомо 14 видів, які можуть переносити 3 види тобравірусів (погремковості тютюну, раннього побуріння гороху та кільцевої плямистості перцю). Стала очевидною двоїста роль деяких представників родин Longidoridae та Trichodoridae як паразитів кореневої системи рослин і переносників збудників вірусних інфекцій [1–8, 10–18, 27–31, 33–70].

Детальне вивчення взаємозв'язку вірусів з фітонематодами, їх видового різноманіття, шкодочинності, питань біології й екології є досить актуальним напрямом досліджень як у сфері науки, так і сільськогосподарської практики. Комплексний підхід у вирішенні цих важливих завдань дасть можливість попередити спалахи епіфітотій вірусних хвороб у посівах сільськогосподарських культур та зменшити втрати врожаю від них.

Використана література

1. Decker H. Phytonematologie. Biologie und Bekämpfung pflanzenparasitärer Nematoden / H. Decker. – Berlin : VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, 1969. – 526 s.
2. Кирьянова Е. С. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними / Е. С. Кирьянова, Э. Л. Кралль. – Л. : Наука, 1969. – Т. 1. – 447 с.
3. Прикладная нематология / Н. Н. Буторина, С. В. Зиновьева, О. А. Кулинич [и др.] ; под. ред. С. В. Зиновьевой, В. Н. Чижова ; Институт паразитологии РАН. – М. : Наука, 2006. – 350 с.
4. Фитопаразитические нематоды России / С. В. Зиновьева, В. Н. Чижов, М. В. Приданников [и др.] ; под. ред. С. В. Зиновьевой, В. Н. Чижова ; Рос. акад. наук, Ин-т пробл. экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, Центр паразитологии. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 386 с.
5. Сігарьова Д. Д. Фітопаразитичні нематоди / Д. Д. Сігарьова, Л. А. Пилипенко // Стратегія і тактика захисту рослин. Т. 1. Стратегія ; під ред. В. П. Федоренка. – К. : Альфа-стевія, 2012. – С. 169–214.
6. Вайшер Б. Знакомство с нематодами: общая гематология : учебник для студентов / Б. Вайшер, Д. Д. Ф. Браун. – София ; Москва : Pensoft, 2001. – 206 с.
7. Ferraz L. C. C. V. An Introduction to Nematodes: Plant Nematology / L. C. C. V. Ferraz, D. J. F. Brown. – Sofia : Pensoft, 2002. – 221 p.
8. Weischer B. An Introduction to Nematodes: General Nematology / B. Weischer, D. J. F. Brown. – Sofia : Pensoft, 2000. – 187 p.
9. Chitwood D. J. Research on plant-parasitic nematode biology conducted by the United States Department of Agriculture – Agricultural Research Service / D. J. Chitwood // Pest Management Science. – 2003. – Vol. 59, Iss. 6–7. – P. 748–753. doi: 10.1002/ps.684
10. Taylor C. E. Nematode vectors of plant viruses / C. E. Taylor, D. J. F. Brown. – Wallingford, UK : CAB. International, 1997. – 286 p.
11. Коев Г. В. Нематоды-переносчики вирусных заболеваний сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ними / Г. В. Коев // Паразиты животных и растений. – Кишинев : Штиинца, 1973. – Вып. 9. – С. 269–281.
12. Романенко Н. Д. Фитогельминты-вирусоносители семейства Longidoridae / Н. Д. Романенко. – М. : Наука, 1993. – 284 с.

13. Романенко Н. Д. Изучение фауны нематод-вирусоносителей семейств Longidoridae и Trichodoridae / Н. Д. Романенко // Систематика, таксономия и фауна паразитов : матер. науч. конф. (Москва, 22–24 октября 1996 г.). – М., 1996. – С. 103–104.
14. Романенко Н. Д. Основные достижения в изучении комплекса фитопаразитов (нематоды–вирусы–грибы–бактерии) и проблемы их биоконтроля в фитоценозах России / Н. Д. Романенко, Н. Ф. Рябченко, С. А. Субботин [и др.] // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии : матер. Всерос. симп. [Роль российской школы гельминтологии в развитии паразитологии] (Москва, 8–10 декабря 1997 г.). – М., 1998. – С. 198–209.
15. Романенко Н. Д. Изучение паразито-хозяйственных взаимоотношений нематод, вирусов, грибов и бактерий в различных биоэкосистемах – основа стратегии биологической защиты растений / Н. Д. Романенко // Актуальные проблемы общей паразитологии. – М. : Наука, 2000. – С. 159–174.
16. Brown D. J. F. Nematode transmission of plant viruses – a 30 year perspective / D. J. F. Brown, D. L. Trudgill // Host pathogen interactions & crop protection. Annual Report from the Scottish Crop Research Institute (SCRI). – 1998. – P. 121–125.
17. Raski D. J. Plant parasitic nematodes as vectors of plant viruses / D. J. Raski, Wm. B. Hewitt // Phytopathology. – 1963. – Vol. 53. – P. 39–47.
18. Weischer B. Nematoden als Vektoren von Pflanzenviren / B. Weischer // Mitt. Biol. Bundesanst. f. Land-u. Forstwirtschaft. – 1964. – No. 11. – S. 98–105.
19. Steiner G. Plant nematodes the grower should know / G. Steiner // Proceedings. Soil Science Society of Florida. – 1949. – No. 4B. – P. 72–117.
20. Virus taxonomy. Eighth report of international committee on taxonomy of viruses / C. M. Fauquet, M. A. Mayo, J. Maniloff, U. Desselberger, L. F. Ball. – Academic Press, 2005. – 1162 p.
21. Гиббс А. Основы вирусологии растений / А. Гиббс, Б. Харрисон ; [пер. с англ.] ; под ред. И. Г. Атабекова. – М. : Мир, 1978. – 429 с.
22. Коваленко А. Г. Природные механизмы ограничения вирусных инфекций у растений и пути их практического использования / А. Г. Коваленко // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Защита растений. – 1983. – Т. 3. – С. 91–167.
23. Мэтьюз Р. Вирусы растений / Р. Мэтьюз ; [пер. с англ.] ; под ред. И. Г. Атабекова. – М. : Мир, 1973. – 600 с.
24. Лурия С. Общая вирусология / С. Лурия, Дж. Дарнелл ; [пер. со 2-го англ. изд. Л. Б. Меклера] ; под ред. и с предисл. Ю. З. Гендона. – М. : Мир, 1970. – 424 с.
25. Власов Ю. И. Сельскохозяйственная вирусология / Ю. И. Власов, Э. И. Ларина. – М. : Колос, 1982. – 239 с.
26. Малиновский В. И. Механизмы устойчивости растений к вирусам / В. И. Малиновский. – Владивосток : Дальнаука, 2010. – 324 с.
27. Бойко А. Л. Экология вирусов растений / А. Л. Бойко. – К. : Вища школа, 1990. – 165 с.
28. Переносники вірусів рослин / А. Є. Рижкова, В. П. Поліщук, Ю. Г. Вервес, А. Л. Бойко. – К. : Український фітосоціологічний центр, 2002. – 68 с.
29. Бойко А. Л. Основы екології та біофізики вірусів / А. Л. Бойко. – К. : Фітосоціоцентр, 2003. – 164 с.
30. Моніторинг вірусних інфекцій рослин в біоценозах України / В. П. Поліщук, І. Г. Будзанівська, С. М. Рижук [та ін.]. – К. : Фітосоціоцентр, 2001. – 220 с.
31. Бойко О. А. Екологія вірусів та діагностика вірусних хвороб печериць / О. А. Бойко. – К. : Фітосоціоцентр, 1999. – 24 с.
32. Шпорк П. Читая между строк ДНК. Второй код нашей жизни, или Книга, которую нужно прочитать всем / П. Шпорк. – М. : Ломоносовъ, 2016. – 272 с.
33. Hewitt W. B. Transmission of fanleaf virus by *Xiphinema index* Thorne and Allen / W. B. Hewitt, D. J. Raski, A. C. Goheen // Phytopathology. – 1958. – Vol. 48, Iss. 8. – P. 393–394.
34. Hewitt W. B. Nematode vector of soil-borne fanleaf virus of grapevines / W. B. Hewitt, D. J. Raski, A. C. Goheen // Phytopathology. – 1958. – Vol. 48, Iss. 8. – P. 586–595.

35. Harrison B. D. Laboratory and field studies on the relation of arabis mosaic virus to its nematode vector *Xipminema diversicaudatum* (Micoletzky) / B. D. Harrison, R. D. Winslow // Ann. appl. Biol. – 1961. – Vol. 49, Iss. 4. – P. 621–633. doi: 10.1111/j.1744-7348.1961.tb03659.x
36. Антонова В. В. Методы выявления очагов вируса погремковости табака (*rattle virus*) и нематод его переносчиков / В. В. Антонова, Э. И. Ларина, О. М. Лешева // Биологические основы борьбы с нематодами. Тр. ВИЗР ; под ред. К. В. Новожилова. – Л., 1982. – С. 82–87.
37. Романенко Н. Д. Выявление комплексных вирусных и нематодных инфекций и оценка их вредоносности на картофеле в условиях Москвы и Московской области / Н. Д. Романенко, С. Насролланежад, О. О. Белошапкина // Паразитические нематоды растений и насекомых. – М. : Наука, 2004. – С. 171–182.
38. Вовк А. М. Проверка галловой нематоды как возможного переносчика огуречного вируса 2 / А. М. Вовк, А. В. Андропова // Труды института генетики АН СССР. – 1961. – № 28. – С. 277–282.
39. Вовк А. М. Проверка галловой нематоды как возможного переносчика вируса мозаики табака / А. М. Вовк, А. В. Андропова // Труды института генетики АН СССР. – 1962. – № 29. – С. 411–414.
40. Harrison B. D. Role of a dagger nematode (*Xiphinema* sp.) in outbreaks of plant diseases caused by arabis mosaic virus / B. D. Harrison, C. H. Cadman // Nature. – 1959. – Vol. 184, Iss. 4699. – P. 1624–1626. doi : 10.1038/1841624a0
41. Jha A. Transmission of arabis mosaic virus to strawberry plants by a nematode (*Xiphinema* sp.) / A. Jha, A. F. Posnette // Nature. – 1959. – Vol. 184, Iss. 4699. – P. 962–963. doi: 10.1038/184962a0
42. Schmidt H. B. Die Übertragung des Weidelgrasmosaik-Virus durch Nematoden / H. B. Schmidt, R. Fritzsche, W. Lehmann // Naturwissenschaften. – 1963. – Vol. 50, Iss. 10. – S. 386. doi: 10.1007/BF00600766
43. Fritzsche R. Die Übertragung des Blattrollvirus der Kirsche (cherry leaf-roll virus) durch Nematoden / R. Fritzsche, H. Kegler // Naturwissenschaften. – 1964. – Vol. 51, Iss. 12. – S. 299. doi: 10.1007/BF00625489
44. Fritzsche R. Übertragbarkeit des Nelkenringflecken-Virus durch Nematoden / R. Fritzsche, K. Schmelzer // Naturwissenschaften. – 1967. – Vol. 54, Iss. 18. – S. 498–499. doi: 10.1007/BF00702527
45. Fritzsche R. *Xiphinema paraeolongatum* Altherr und *Xiphinema* n. sp., zwei Vektoren des Arabis-Mosaikvirus / R. Fritzsche, H. B. Schmidt // Naturwissenschaften. – 1963. – Vol. 50, Iss. 5. – S. 163. doi: 10.1007/BF00623084
46. Lister R. M. Strawberry latent ringspot : a new nematode-borne virus / R. M. Lister // Ann. appl. Biol. – 1964. – Vol. 54, Iss. 2. – P. 167–176. doi: 10.1111/j.1744-7348.1964.tb01180.x
47. Breece J. R. A possible association of nematodes with the spread of peach yellow bud mosaic virus / J. R. Breece, W. J. Hart // Plant Disease Reporter. – 1959. – Vol. 43. – P. 989–990.
48. Griffin G. D. *Xiphinema americanum* as a vector of necrotic ringspot virus of blueberry / G. D. Griffin, J. E. Huguélet, J. W. Nelson // Plant Disease Reporter. – 1963. – Vol. 47. – P. 703–704.
49. Fulton J. P. Transmission of tobacco ringspot virus by *Xiphinema americanum* / J. P. Fulton // Phytopathology. – 1962. – Vol. 52. – P. 375.
50. Harrison B. D. Transmission of a strain of tomato black ring virus by *Longidorus elongatus* (Nematoda) / B. D. Harrison, W. P. Mowat, C. E. Taylor // Virology. – 1961. – Vol. 14. – P. 480–485.
51. Taylor C. E. Transmission of raspberry ringspot virus by *Longidorus elongatus* (de Man) (Nematode: Dorylaimidae) / C. E. Taylor // Virology. – 1962. – Vol. 17. – P. 493–494.
52. Meer F. A. Investigations of currant viruses in the Netherlands. II. Further observations on spoon leaf virus, a soil-borne virus transmitted by the nematode *Longidorus elongatus* / F. A. Meer // European Journal of Plant Pathology. – 1965. – Vol. 71, Iss. 2. – P. 33–46. doi: 10.1007/BF01982121

53. Maat D. Z. Serological differences between red currant spoon leaf virus, virus isolates from Eckelrade-diseased cherry trees and the Scottish raspberry ringspot virus / D. Z. Maat // European Journal of Plant Pathology. – 1965. – Vol. 71, Iss. 2. – P. 47–53. doi: 10.1007/BF01982122
54. Harrison B. D. Report Rothamsted Exp. Station for 1960, 1961 bzw. 1962 / B. D. Harrison // Plant Pathology Department. – 1961, 1962, 1963.
55. Hoof H. A. van Transmission of tobacco rattle virus by *Trichodorus* species / H. A. van Hoof // Nematologica. – 1968. – Vol. 14, Iss. 1. – P. 20–24.
56. Sanger H. Untersuchungen ber schwer bertragbare Formen des Rattle-Virus / H. Sanger // Proceedings of the 4rd Conference on Potato Virus Diseases (Braunschweig, 1960). – 1961. – P. 22–29.
57. Cremer H. C. Investigations on notched leaf ("Kartelblad") of gladiolus and its relation to rattle virus / H. C. Cremer, C. Kooistra // Nematologica. – 1964. – Vol. 10, Iss. 1. – P. 69–70.
58. Hoof H. A. van *Trichodorus teres* a vector of rattle virus / H. A. van Hoof // Neth. J. Plant Path. – 1964. – Vol. 70, Iss. 6. – P. 187. doi: 10.1007/BF01995735
59. Hooper D. J. *Trichodorus viruliferus* n. sp. (Nematoda : Dorylaimida) / D. J. Hooper // Nematologica. – 1963. – Vol. 9, Iss. 2. – P. 200–204.
60. Sol H. H. The transmission of rattle virus by *Trichodorus pachydermus* / H. H. Sol, J. W. Steinhorst // Tijdschrift Over Plantenziekten. – 1961. – Vol. 67, Iss. 4. – P. 307–309. doi: 10.1007/BF01995936
61. Hoof H. A. van *Trichodorus pachydermus* and *T. teres*, vectors of the early browning virus of Peas / H. A. van Hoof // Tijdschrift Over Plantenziekten. – 1962. – Vol. 68, Iss. 6. – P. 391–396. doi: 10.1007/BF01980556
62. Jensen H. J. *Trichodorus allius*, a potential nematode vector of tobacco rattle virus / H. J. Jensen, T. C. Allen // Phytopathology. – 1964. – Vol. 54, Iss. 12. – P. 1434.
63. Ayala A. Transmission of the California tobacco rattle virus by three species of the nematode genus *Trichodorus* / A. Ayala, M. W. Allen // Nematologica. – 1966. – Vol. 12, Iss. 1. – P. 87.
64. Walkinshaw C. H. *Trichodorus christiei* as a vector of potato corky ringspot (tobacco rattle) virus / C. H. Walkinshaw, G. D. Griffin, R. H. Larson // Phytopathology. – 1961. – Vol. 51. – P. 806–808.
65. Pitcher R. S. Observation of root feeding by the nematode *Trichodorus viruliferus* Hooper / R. S. Pitcher, J. J. M. Flegg // Nature. – 1965. – Vol. 207. – P. 317. doi: 10.1038/207317a0
66. Jensen H. J. Tobacco rattle virus and nematode vectors in Oregon / H. J. Jensen, P. A. Koepsell, T. C. Allen // Plant Disease Reporter. – 1974. – Vol. 58, Iss. 3. – P. 269–271.
67. Cooper J. I. The distribution in Scotland of tobacco rattle virus and its nematode vectors in relation to soil type / J. I. Cooper // Pl. Path. – 1971. – Vol. 20, Iss. 2. – P. 51–58. doi: 10.1111/j.1365-3059.1971.tb00510.x
68. Cooper J. I. The behaviour of tobacco rattle virus in potato and some properties of the virus / J. I. Cooper. – Ph. D. Thesis, University of St. Andrews, Scotland. – 1971. – 254 p.
69. Cooper J. I. *Trichodorus nanus* a vector of tobacco rattle virus in Scotland / J. I. Cooper, P. R. Thomas // Pl. Path. – 1970. – Vol. 19, Iss. 4. – P. 197.
70. Козырева Н. И. К вопросу изучения фауны триходорид-переносчиков тобравирусом в Московской области / Н. И. Козырева // Систематика, таксономия и фауна паразитов : матер. науч. конф. (г. Москва, 22–24 октября 1996 г.). – М., 1996. – С. 65–66.

УДК 632.651 : 632.3

Калатур Е. А.¹, Пилипенко Л. А.², Бойко А. Л.³ Роль фитонематод семейств Longidoridae и Trichodoridae в векторном переносе возбудителей вирусных болезней растений

¹Институт биоэнергетических культур и сахарной свеклы НААН, ул. Клиническая, 25, г. Киев, Украина, 03141, e-mail: kkalatur@meta.ua

²Інститут захисту рослин НААН, ул. Васильковская, 33, г. Киев, Украина, 03022, e-mail: liliya.pylypenko@gmail.com

³Національний університет біоресурсів і природопольовання України, ул. Героев Оборони, 15, г. Киев, Украина, 03041

Цель. Анализ отечественных и зарубежных научных источников о роли фитонематод семейств Longidoridae и Trichodoridae в переносе возбудителей вирусных болезней растений. **Результаты.** Известные на сегодня нематоды-вирусоносители относятся к отряду Dorylaimida, подотряду Dorylaimina, семейству Longidoridae, родам *Longidorus*, *Longidoroides*, *Paralongidorus*, *Paraxiphidorus* (с 1995 г.), *Xiphidorus*, *Xiphinema* и к ряду Triplonchida, подотряду Diphtherophorina, семейству Trichodoridae, родам *Allotrichodorus*, *MoNo.trichodorus*, *Paratrichodorus*, *Trichodorus*, а вирусы, которые они переносят – к типу почвенных. Виды нематод родов *Longidorus*, *Paralongidorus* и *Xiphinema* являются переносчиками «сферических» вирусов (неповирусов), а виды нематод родов *Trichodorus* и *Paratrichodorus* – вирусов, которые имеют палочковидную форму (тобравирусов). **Выводы.** На основании проведенных в последние годы исследований установлено, что 19 видов нематод семейства Longidoridae способны переносить 15 видов неповирусов (мозаики резухи, костреца и персика, скручивание листьев вишни, кольцевой пятнистости малины, земляники, гвоздики, помидоров, табака и шелковицы, латентной кольцевой пятнистости земляники, чёрной кольцевой пятнистости помидоров, веерообразности листьев винограда, желтой полосчатости и полосчатости жилок картофеля, итальянского латентного вируса артишока), а 14 видов нематод семейства Trichodoridae могут переносить 3 вида тобравирусов (погрешности табака, раннего побурения гороха и кольцевой пятнистости перца).

Ключевые слова: нематоды, неповирусы, тобравирусы, болезни, растение.

UDC 632.651 : 632.3

Kalatur K. A.¹, Pylypenko L. A.², Boiko A. L.³ Role of Longidoridae and Trichodoridae phytonematodes in vectorial transfer of viral plant pathogens

¹Institute of Bioenergy Crops and Sugar Beet of NAAS, 25 Klinichna Str., Kyiv, 03141, Ukraine, e-mail: kkalatur@meta.ua

²Institute of Plant Protection of NAAS, 33 Vasylkivska Str., Kyiv, 03022, Ukraine, e-mail: liliya.pylypenko@gmail.com

³National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, 15 Heroiv Oborony Str., Kyiv, 03041, Ukraine

Purpose. To review domestic and foreign scientific sources on the role of phytonematodes of Longidoridae and Trichodoridae families in transferring pathogens of viral plant diseases. **Results.** The nematodes carrying viruses are attributed to the order of Dorylaimida, suborder Dorylaimina, family Longidoridae, genus *Longidorus*, *Longidoroides*, *Paralongidorus*, and *Paraxiphidorus* (known since 1995), *Xiphidorus*, *Xiphinema* and to the order of Triplonchida, suborder Diphtherophorina, family Trichodoridae, genus *Allotrichodorus*, *Monotrichodorus*, *Paratrichodorus*, and *Trichodorus*. The viruses they carry are attributed to soil viruses. Nematode species of genus *Longidorus*, *Paralongidorus* and *Xiphinema* are the vectors of 'spherical' viruses (nepoviruses) while nematodes of genus *Trichodorus* and *Paratrichodorus* carry rodlike viruses (tobravirus). **Conclusions.** Based on studies of recent years it was found that 19 nematode species of family Longidoridae are able to carry 15 species of nepoviruses (mosaic of rock-cress, bromus inermis and peach, curl leaf of cherry, ringspot of raspberry, carnations, tomatoes, tobacco and mulberry, latent ringspot of strawberries, black ringspot of tomatoes, flabellate grape leaves, yellow variegation and leaf vein variegation of potatoes, Italian latent virus of artichoke), and 14 species of nematodes of family Trichodoridae can carry 3 species of tobraviruses (tobacco rattle virus, pea early browning and ringspot of pepper).

Keywords: nematodes, nepoviruses, tobraviruses, diseases, plant.

Надійшла 12.10.2016