

<https://doi.org/10.3176/biol.1967.2.02>

M. AGUR

## Nn. N-VIIRUSE INFEKTSIOONILISTEST OMADUSTEST

Jõgeva sordiaretusjaama kartuliseemikutest isoleeritud, kartulil mosaiiki ja kimarlehisust tekitavat nn. N-viirust (foto 1) on iseloomustatud suure nakkusvõimega algena, mis võib üle kanduda paljudele taimelehtedele. Erilist tähelepanu on ärratanud selle viiruse suur muutlikkus, mida võib seletada tema nukleiinhappelise komponendi erakordse modifitseerumisvõimega (Agur, 1966; Нурмисте, 1960, 1962).

Käesolevas artiklis esitatakse N-viiruse kohta täiendavaid ja autori arvates senist iseloomustust kinnitavaid andmeid. Need on saadud viiruse infektsiooniliste omaduste edasisel uurimisel ENSV TA

Eksperimentaalbioloogia Instituudis aastail 1963—1965 mitmesugustel indikaatortaimedel. Seejuures eeldati, et viiruse tunnusreaktsioonides indikaatoritel ja nende reaktsioonide muutustes võib kõigepealt väljenduda viirusliku nukleiinhappe lülitumise omapära taimsete biopolümeeride sünteesimehhanismidesse.

Antud artiklis käsitleme üksikasjalikult N-viiruse tunnusreaktsioone uuritud taimeliikidel.



Foto 1. N-viiruse tunnusreaktsioon *Solanum tuberosum*'i lehel.

### Materjal ja metoodika

Töös kasutati ENSV TA Eksperimentaalbioloogia Instituudi viroloogia sektori viiruste kollektsioonis säilitatavalt kartuliseemikult 'Talvik' × 'Agrie III' (päribneb 1957. aastast Jõgeva sordiaretusjaamast) isoleeritud nn. N-viiruse vormi  $N_{T \times A}$ . Tunnusreaktsiooni täpsemaks iseloomustamiseks üksikutele indikaatorliikidel olid võrdlevat kasutusel veel vormid  $N_R$  (mutantvorm, saadud vormist  $N_{T \times A}$  liigil *Nicotiana rustica* — vt. Agur, 1966) ja  $N_{11}$  (saadud liigil *Physalis floridana* M-viiruse rekombinatsiooni tulemusena — B. Nurmiste andmed).

Viiruse infektsioonilisi omadusi uuriti indikaatormeetodil. Indikaatortaimed kasvatati kasvuhoones, kus juhusliku nakkuse võimalused olid välditud. Taimed nakatati mahlinokulatsioonil teel 5—10 korduses ja hoiti pärast inokulatsiooni ühe ööpäeva jooksul niiskes pimekambris. Reaktsiooni arenemist jälgiti indikaatortaimedel 1—2 kuud, kusjuures pikema ülekandeahela passaažide korral säilitati kõik ahelat moodustavad indikaatorliigid kuni viimase lüli analüüsimiseni. Katses olnud taimi kontrolliti ka seroloogiliselt, kasutades X-, Y-, M- ja S-viiruse antiseerumeid.

N-viiruse tunnusreaktsioonide uurimiseks nakatati 30 taimeliiki, nende seas kirjanõuse põhjal vastuvõtlikena tuntud kümmet ja mittevastuvõtlikena tuntud ühte liiki (*Gomphrena globosa*). N-viirus kutsus enamikul neist esile selged tunnused. Et välja selgitada viiruse infektsioonivõime säilimist eri taimeliikides, selleks tehti ülekanded uuritavatel liikiüelt hästi teadaoleva tunnusreaktsiooniga liikidele *Nicandra physaloides* L. ja *Nicotiana glutinosa* L.

### Nn. N-viiruse tunnusreaktsioonid uuritud taimeliikidel

N-viiruse tunnusreaktsioone uuriti kuuel *Nicotiana* liigil, nimelt *Nicotiana tabacum*'il, *N. rustica*'l, *N. glutinosa*'l, *N. silvestris*'el, *N. langsdorffii*'l ja *N. debney*'l. Kõik osutusid N-viirusele vastuvõtlikuks.

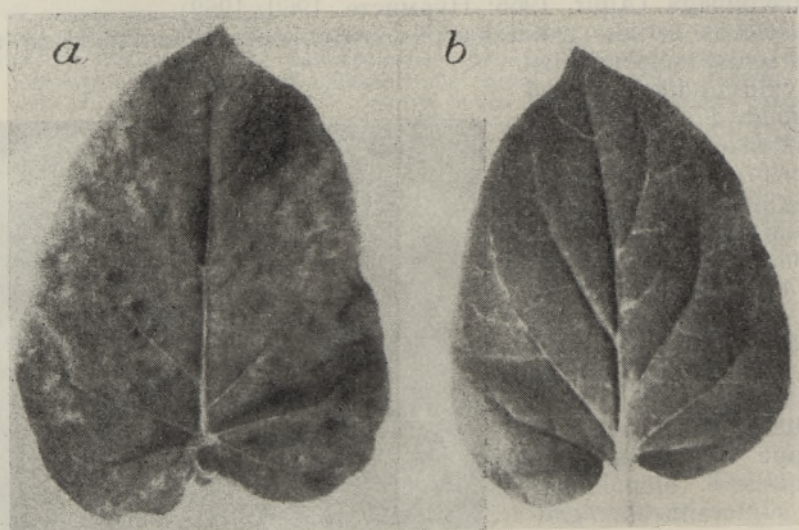


Foto 2. a — N-viiruse tekitatud mosaiik *Nicotiana glutinosa* lehel;  
b — terve *Nicotiana glutinosa* leht.

N-viiruse tunnusreaktsioonid *Nicotiana glutinosa*'l, *N. silvestris*'el, *N. langsdorffii*'l, *N. debney*'l ja *N. rustica*'l olid üldjoontes sarnased, avaldades inokuleeritud lehtedel nõrgas kloroosis või klorootilistes laikudes, millele järgnes ladvalehtede mosaiik (foto 2). Reaktsiooni erinevus liigiti väljendus tunnuspildi ilmumise ajas, püsivuses ja intensiivsuses. *N. glutinosa*'l, *N. langsdorffii*'l, *N. debney*'l ja *N. rustica*'l avaldusid süsteemiinfektsiooni tunnused (ladvamosaiik) 5—15 päeva, *N. silvestris*'el alles 1,5—2 kuud pärast inokuleerimist. *N. silvestris*'el jäid haigustunnused mõnel juhul üldse ilmutama. Tunnusreaktsioon oli kõige püsivam ning intensiivsem *N. glutinosa*'l ja *N. rustica*'l, säilides üle aasta, kuna tema kestuseks *N. debney*'l ja *N. langsdorffii*'l märgiti 2—3 kuud.



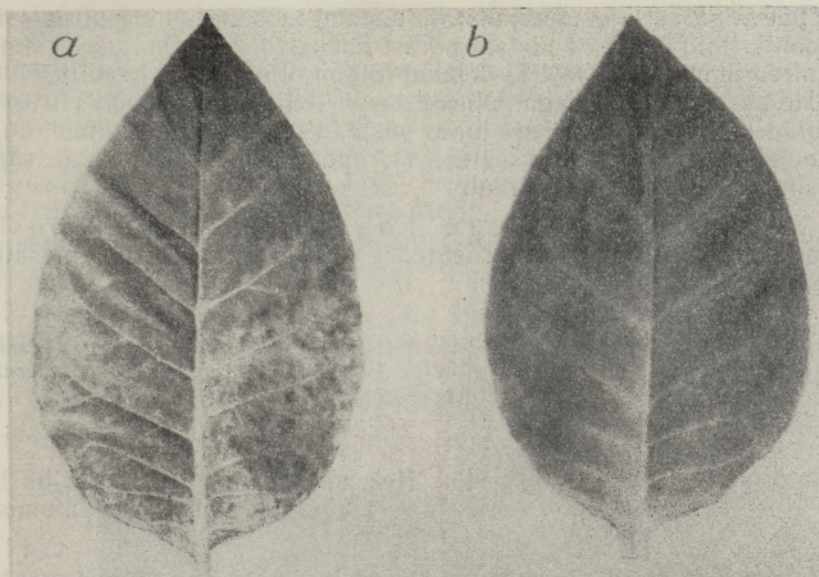


Foto 3. *a* — ebasümmeetriline mosaiik *Nicotiana tabacum*'i lehel;  
*b* — terve *Nicotiana tabacum*'i leht.

*N. rustica*'l täheldati kõrvalekallet reeglipärasest tunnusreaktsioonist, mis võimaldas isoleerida mutantvormi  $N_R$  (Agur, 1966).

*N. tabacum*'il täheldatud tunnusreaktsioonis oli võimalik eristada neli reaktsioonitüüpi, nimelt:

1) ebasümmeetriline ladvalehtede mosaiik (s.o. mosaiigilaikude ebaühtlane paigutus eri lehepooltel). See avaldus inokuleeritud lehtede nõrgas kloroosis või klorootilistes laikudes ja noortel ladvalehtedel

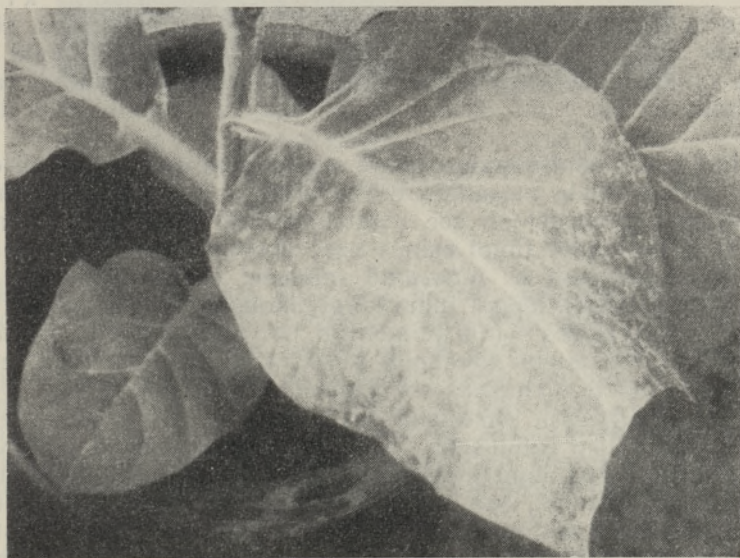


Foto 4. Marmormosaiik *Nicotiana tabacum*'i lehel.



5—10 päeva pärast inokuleerimist kujunenud mosaiigis ning nõrgas deformatsioonis (foto 3). 3—4 nädala pärast hakkasid need tunnused tuhmuma («acquired immunity») ja 1,5—2 kuud hiljem olid taimed haabituselt hele-roheliste ahenenud lehtedega. Üldiselt saab sellistelt taimedelt viirust teistele liikidele üle kanda. Mõnel juhul püsivad tunnused mitu kuud, kujunedes ümber marmormosaiigiks (foto 4), mida täheldatakse kõige sagedamini sügiseste ülekannete puhul.

2) mosaiik ja sellega kaasnev hele nekrooskiri. Viimane levis kas inokuleeritud lehtedel või kogu taimel koos mosaiigiga (foto 5).



Foto 5. Mosaiik ja sellega kaasnev hele nekrooskiri *Nicotiana tabacum*'i lehel.

Nekrooskiri oli püsiv ja säilis lehtedel ka pärast mosaiigi tuhmumist.

3) mosaiik ja sellega kaasnev tume nekrooskiri. Nekroos ilmus 5.—10. päeval pärast inokuleerimist ladvalehtedele koos mosaiigiga. Arenedes roodudevaheliselt, tekitas ta tugevat lehedeformatsiooni. Tumeda nekrooskirjaga *N. tabacum*'i taimed üldiselt kängusid või hävisid täielikult. Üksikjuhtudel täheldati selliste taimede suhtelist tervenemist, s. t. nekroossete tunnuste nõrgenemist kuni ebasümmeetrilise mosaiigini.

4) taime kasvu surutus ja sellega kaasnev kloroos.

Sel puhul ei ilmnenuid tunnuseid inokuleeritud lehtedel ega süsteemiinfektsiooni tunnuseid (mosaiiki) ladvalehtedel; taim jäi vaid kasvult kängu ja muutus klorootiliseks. Klorotiseerunud *N. tabacum*'i taimedelt oli võimalik viirust vaid üksikjuhtudel teistele taimeliikidele taas üle kanda.

Esitatud reaktsioonitüüpidest kõige sagedamini on täheldatud ebasümmeetrilist ladvalehtede mosaiiki. Viirusvormiga  $N_{TXA}$  infitseeritud *Nicotiana tabacum*'i taimedel oli see reaktsioonitüüp domineeriv, kuna teist, kolmandat ja neljandat tüüpi esines vaid üksikjuhtudel. Viirusvormidega  $N_{11}$  ja  $N_R$  infitseeritud *N. tabacum*'i taimedel esines nekroosse kirjaga mosaiigitüüpi rohkesti, mõnel juhul kõigil inokuleeritud taimedel. On iseloomulik, et passaažides samal taimeliigil (*N. tabacum*'ilt *N. tabacum*'ile) pole nekroosne reaktsioon tavaliselt püsiv, vaid taandub juba teises või kolmandas passaažis tavaliseks ebasümmeetriliseks mosaiigiks.

Nekroosne haiguspilt *Nicotiana tabacum*'il on teada segainfektsiooni (X + N) iseloomuliku tunnusena. Käesoleva töö andmetel võib väita, et segainfektsiooni välistunnuste olemasolu ei tähenda alati teise komponendi olemasolu, eriti juhtudel, kus edasistes ülekannetes nekroossed tunnused taandusid. Kui aga nekroossed tunnused jäid taimedel ka edasistes passaažides püsima, siis võis segainfektsiooni teises-kolmandas passaažis mõnel juhul seroloogiliselt sedastada. On iseloomulik, et X + N infektsiooni



siooni korral osutus nekroosne reaktsioon *N. tabacum*'il püsivaks ja sellistest taimedest oli pärast pikaajalist (üle aasta) säilitamist N-viirust võimalik isoleerida. Puhta N-viirusega nakkuse korral täheldati ületalve säilitatavatel *N. tabacum*'i taimedel sageli tervenemist: taimed omandasid terve haabituse ja viirust isoleerida ei õnnestunud. Viiruse inaktiveerumine taimedes on tuntud; see on omane ka veel niisugustele viirustele nagu tomati-nõialuua, naeri-koldmosaiigi, lutsernimosaiigi, põldoamosaiigi ja *Vigna*-laikkloroosi tekitajad (Kuhn, 1965).

Teiseks taimeliigiks, millel täheldati mitut erinevat N-viiruse tunnusreaktsiooni, oli *Nicandra physaloides*. Eristati järgmisi reaktsioonitüüpe:

1) lantsetja katuse tüüp. Seda tunnusreaktsiooni on juba varem kirjeldatud. Teda iseloomustab taime haabituse muutus: lehed kooluvad allapoole, moodustades n.-õ. katuse. Taimede vananedes muutuvad ladvalehed ahtaks, lantsetjaks (Гурмиче, 1960; vt. foto 6).



Foto 6. a — N-viirusest põhjustatud haiguspildi nn. lantsetja katuse hilistunnused *Nicandra physaloides*'el; b — kahjustamata taime.

2) käharnekroosse katuse tüüp. Esialgne tunnuste kujunemine kulgeb nagu eelmisel tüübil: 3.—5. päeval ilmuvad inokuleeritud lehtedele klorootilised laigud, millele 5.—8. päeval järgneb ladvalehtede mosaiik ja katusja haabituse kujunemine. Samal ajal hakkab lehtedel arenema tume nekrooskiri (foto 7). Kasvu jätkudes säilivad nekroosid alarinde lehtedel, kuna ladvalehed omandavad kähardunud ilme. Katusjas kuju kaob. Kuu aja jooksul väheneb kirjeldatud tunnuste intensiivsus ja lõpuks iseloomustab taime tavaliste lantsetjate lehtedega reaktsioonitüüp.

3) klorootilise katuse tüüp. Selle puhul puuduvad inokuleeritud lehtedel spetsiaalsed tunnused või need avalduvad nõrgas üldises kloroosis. Võrreldes tüübiga nr. 2, hakkavad süsteemiinfektsiooni tunnu-





Foto 7. Nekroosse katuse reaktsioonitüüp *Nicandra physaloides*'el.



Foto 8. N-viirusest kahjustatud *Nicandra physaloides*: a — lantsetja katuse reaktsioonitüüp; b — klorootilise katuse reaktsioonitüüp.

sed ilmneema hiljem. 15.—20. päeval kujuneb nõrk «katus». Sellele järgneb kogu lehestiku kattumine klorootiliste laikudega, lehelabade ahenemine, roodude kõverdumine ja lõpuks lehtede deformatsioon. Klorootiliste laikude leviku suund kulgeb ladvalehtedelt allapoole. Sageli eelneb «katuse»-etapile leheroodude antotsüaanistumine. Kirjeldatud reaktsioonitüüp püsib taimedel kauem kui käharneeroosne katus ja alles 3.—4. säilitamiskuul hakkab muunduma tavaliseks lantsetjate lehtede tüübiks, kusjuures taim jääb klorootiliseks

ja tema lehelabad on lühemad kui kahe eelmise reaktsioonitüübi puhul (foto 8).

4) saleda kloroosi tüüp. Antud juhul iseloomustab taimi kõikide eespool kirjeldatud lokaal- ja süsteemiinfektsiooni tunnuste puudumine. Inokuleeritud taimede klorotiseerunud lehed ahenevad, nende sõlmehahed pikenevad ja taim omandab saleda, klorotiseerunud välimuse (foto 9). Sellistelt taimedelt õnnestus viirust isoleerida vaid üksikutele juhtudel, millal enamasti avaldus lantsetja katuse tüüp.



Foto 9. a — saleda kloroosi reaktsioonitüüp *Nicandra physaloides*'el, b — kahjustamata taim.



Lantsetja katuse tüüp oli üldiselt domineeriv ja tema esinemise tõenäosus oli seda suurem, mida vähem passaaže läbinud viirusvormi  $N_{T \times A}$  uuriti. Viirusvormidega  $N_{11}$  ja  $N_R$  infitseeritud taimedelt ja mitmesuguste toimeteguritega (ultraviolettkiirgus, gammakiirgus, pookimine) töödeldud viirusvormiga  $N_{T \times A}$  infitseeritud taimedelt tehtud ülekannetes *Nicandra physaloides*'ele ilmnes sellel reaktsioonina enamasti käharnekroosse või klorootilise katuse tüüp. Märkimist väärib klorootilise katuse ilmumine kuivatatud lehtedest (säilitatud 1,5 aastat, pärit viirusvormiga  $N_{11}$  nakatatud *Nicotiana tabacum*'ilt) valmistatud inokulaadi kasutamisel. Tähelepanu väärib ka see, et reaktsioonitüübid nr. 2, 3 ja 4 samal liigil teostatud passaažide vältel (*N. physaloides*'elt *N. physaloides*'ele) üldiselt taanduvad tunnustüübile nr. 1, s. o. lantsetjale katusele, kusjuures klorootilise katuse tüüp muundub lantsetjaks tavaliselt üle nekroosse katuse tüübi; siin ilmub lantsetjas tüüp alles 3—4 ülekande järel.

Säilitamise korral pole *Nicandra physaloides*'el tervenemist täheldatud ja ületalve hoitud taimedest oli viirus isoleeritav.

*Nicotiana tabacum*'il ja *Nicandra physaloides*'el täheldatud reaktsioonitüüpide vahel mingit reeglipärasust ei õnnestunud leida. Katsetest selgus näiteks, et *N. physaloides*'e käharnekroosse katuse ja lantsetja katuse tunnustega taimedelt *N. tabacum*'ile tehtud ülekannete puhul võivad viimasel avalduda mitmesugused reaktsioonitüübid.

Toodud andmetest võib järeldada, et reaktsiooni varieerumine on tingitud nii viirusvormist enesest kui ka mõningate tegurite toimest infitseeritud taimedele, millest valmistati inokulaat.

Tunnusreaktsioonide kujunemisel indikaatorliikidel *Solanum demissum*, *S. acaule* ja *Lycopersicon esculentum* (sort 'Altajets') ilmnes viirusvormide osatähtsus selgemalt. Esimese kahe liigi tunnusreaktsioone on varem kirjeldatud (Нурмисте, 1960). Nende andmete järgi ilmuvad mõlemal liigil lokaaltunnusena klorootilised laigud inokuleeritud lehtedel. *Solanum demissum*'il täheldati üksikjuhtudel süsteemiinfektsiooni tunnuseid: ladvalehtede mosaiiki, nõrka kimardumist ning leheservade lainelisust. *S. acaule*'l süsteemiinfektsiooni tunnuseid pole kirjeldatud.

Käesolevas töös täheldati süsteemiinfektsiooni tunnuseid mõlemal indikaatorliigil ja leiti, et nad on vastavalt teineteisega sarnased. Selgus veel, et süsteemiinfektsiooni tunnused kummalgi liigil ilmuvad peaaegu alati viirusvormide  $N_R$  ja  $N_{11}$  toimele. Paaril korral täheldati neid *S. acaule*'l ka viirusvormi  $N_{T \times A}$  mõjul.\*

\* Süsteemiinfektsiooni tunnuseid registreeriti neil juhtudel, kui inokulaadina oli kasutatud ultravioletvalgusega mõjustatud taimede mahla. Sel juhul polnud ka viiruse uute mutantvormide esinemine võimatu.



Süsteemiinfektsiooni tunnustega *Solanum demissum*'i ja *S. acaule* muguljärglastel reaktsioon püsib. Sellistelt taimedelt on võimalik viirust isoleerida ja teistele liikidele üle kanda. Väärib tähelepanu, et süsteemiinfektsiooni tunnustega *S. demissum*'ilt ja *S. acaule*'lt ülekantult avaldub viiruslik infektsioon samal liigil tavaliselt jällegi süsteemilisena, kuna ülekanded teiste liikide haigustunnustega taimedelt jäävad sageli hoopis tagajärjetuks.

Süsteemiinfektsiooni tunnuste sõltuvus inokuleeritud viirusvormist avaldus ka *Lycopersicum esculentum*'il. On iseloomulik, et kõigi ülekannete puhul, mis tehti viirusvormiga  $N_{T \times A}$ , ilmusid inokuleeritud lehtedele 5.—10. päeval lokaaltunnusena klorootilised laigud; neile järgnes taime üldine kloroos. Selliste taimede ladvalehtedest valmistatud inokulaadiga ei õnnestunud ühtegi uuritavat liiki (*Nicandra physaloides*, *Physalis floridana*, *Nicotiana tabacum*, *N. glutinosa*) nakatada.



Foto 10. Viirusvormi  $N_{11}$  poolt põhjustatud lehevare kõverdamine *Lycopersicum esculentum*'il.

Viirusvormi  $N_{11}$  ülekande puhul avaldus tomati inokuleeritud lehtedel (15.—20. päeval) klorootilisi laike ning ülemistel ja keskriinde lehtedel varte kõverdumist koos nõrga üldkloroosiga (foto 10). Sealt omakorda üle kantuna indikaatorliikidele *Nicandra physaloides*, *Solanum demissum*, *S. acaule* ja *Nicotiana tabacum* saadi  $N_{11}$ -le iseloomulik haiguspilt.

Viirusvormi  $N_R$  ei kasutatud *Lycopersicum esculentum*'i nakatamiseks.

Indikaatorliigid *Physalis floridana*, *P. peruviana*, *P. ixiocarpa* ja *P. angulata* osutusid N-viirusele vastuvõtlikeks. Nende reaktsioon oli üldiselt nõrk, kuid jälgitav. Inokuleeritud lehtedele ilmu-

sid tunnused ainult *Physalis floridana*'l klorootiliste laikudena. Ülejäänud kolmel liigil haigustunnuseid inokuleeritud lehtedel ei täheldatud. Süsteemiinfektsiooni tunnusena avaldus kõigil liikidel ladvalehtede mosaiik, mis *Physalis floridana*'l (foto 11) ja *P. ixiocarpa*'l oli terav, *P. peruviana*'l ja *P. angulata*'l aga hajuv. Mõnel juhul asendus mosaiik kloroosiga. Indikaatorliikidele *Nicandra physaloides*'ele ja *Nicotiana glutinosa*'le oli viirus kõigil juhtudel ülekantav ja kutsus neil esile iseloomulikke tunnuseid.

*Lycium ruthenicum*'i, *L. chinense*, *Atropa belladonna* ja *A. caucasica* tunnusreaktsioon N-viirusele oli nõrk. *Lycium*'i liikidel täheldati küll inokuleeritud lehtede kloroosi, kuid süsteemiinfektsiooni tunnuseid polnud võimalik eristada. *Atropa* liikidel esines süsteemiinfektsiooni tunnusena noorte ladvalehtede klorotiseerumist. Viiruse taasisoleerimisel neilt liikidelt avaldusid indikaatori *Nicandra physaloides*'e ladvalehtedel klorootilised laigud ja *Nicotiana glutinosa* taimedel üldine kloroos, mida ei saa aga pidada N-viirusele tüüpilisteks tunnusteks neil liikidel.

Analoogilist nähtust täheldati ka *Solanum villosum*'il, *S. persicum*'il ja





Foto 11. N-viiruse tunnusreaktsioon *Physalis floridana*'l (b); sama liigi terve taim (a).

*S. melongena*'l. Need *Solanum*'i liigid olid viirusele vastuvõtlikud ja nende inokuleeritud lehtedel esines klorootilisi laiuke. Süsteemiinfektsiooni tunnustena märgiti *S. villosum*'i ladvalehtedel klorootilisi laiuke (17.—20. päeval), *S. persicum*'il ladvalehtede mosaiiki (10.—15. päeval) ja *S. melongena*'l ladvalehtede rullumist piki pearoodu ning nõrka mosaiiki (18.—22. päeval). Vaatamata ilmsetele süsteemiinfektsiooni tunnustele neil liikidel, ei kutsunud viiruse ülekanded kontrollindikaatoritel esile mingeid tunnuseid või need olid ebatüüpilised.

Uuritud *Datura* liikidel (*Datura stramonium*, *D. metel*, *D. meteloides*) oli tunnusreaktsioon hästi jälgitav. *D. stramonium*'il on reaktsiooni varem kirjeldatud (Нурмисте, 1960). Sellega üldiselt sarnanes reaktsioon *D. metel*'il, kuid ladvamosaiik oli siin erinev. See avaldus algul suurte klorootiliste laikudena ja kujunes 10.—15. inokuleerimisjärgseks päevaks peenetüüpiliseks roodudevaheliseks kirjaks. Erinevalt teistest liikidest ei täheldatud *D. meteloides*'el haigustunnuseid inokuleeritud lehtedel. Süsteemiinfektsiooni tunnuseks arenes ladvalehtedel mosaiik veidi hiljem (13.—17. päeval). Viiruse üleviimine kontrollindikaatoritele *Nicandra physaloides*'ele ja *Nicotiana glutinosa*'le ei tekitanud raskusi ja kutsus tavaliselt esile iseloomuliku tunnusreaktsiooni. *Datura meteloides*'elt tehtud ülekannete puhul oli reaktsiooni ilmumine mõnel juhul aeglustunud.

*Vigna sesquipedalis* ja *V. sinensis* reageerisid N-viiruse kõigile kolmele vormile (N<sub>ТХА</sub>, N<sub>11</sub>, N<sub>R</sub>) selgesti avalduvate tunnustega inokuleeritud lehtedel, mis esimesel liigil ilmusid 10.—13. päevai antotsüaanistunud laikudena, teisel liigil aga juba 3.—5. päeval heledate punaseservaliste neeroosiplekkidena. Süsteemiinfektsiooni tunnuseid kummalgi liigil ei avaldunud. Mahlinokulatsioonil *V. sesquipedalis*'e ladvalehtedelt *Nicandra physaloides*'ele ilmus viimasel tüüpiline lantsetja katuse reaktsioon, mis viitab infektsioonilise viiruse olemasolule tunnusteta ladvalehtedes. Samu ülekandeid *V. sinensis*'elt tehtud ei ole.

Vastuvõtlikuks N-viirusele osutusid ka *Trifolium incarnatum* ja *Cucumis sativus* (sort 'Kastekindel'). *T. incarnatum*'il avaldusid kõigi kolme viirusvormi puhul 5.—10. päeval lokaalse infektsiooni tunnuseks anto-



tsüaanistunud täpikesed inokuleeritud lehtedel ja 15.—20. päeval süsteemilise infektsiooni tunnuseks roodude antotsüaanistumine noorematel lehtedel. Taas üle kanda kontrollindikaatorliikidele õnnestus ainult vorme  $N_R$  ja  $N_{11}$ . Vormiga  $N_{T \times A}$  infitseeritud *T. incarnatum*'i taimedelt viirust taas isoleerida ei õnnestunud.

*Cucumis sativus* reageeris N-viirusele 5.—7. päevaks klorootiliste laikudega inokuleeritud lehtedel ja 10.—15. päevaks süsteemiinfektsiooni tunnustega (peenetäpiline mosaiik) ladvalehtedel. Taimede vananedes (20. päevaks) täpid laienesid ja sulasid kokku, lehepind kimardus, leht deformeerus. Esialgse peenetäpilise mosaiigi iseloom sõltub inokuleeritud viirusvormist: nii põhjustas  $N_{11}$  kõige peenekirjalisema ja  $N_R$  kõige jämedakirjalisema mosaiigi; viirusvormi  $N_{T \times A}$  toimel arenev mosaiikkiri oli tekstuuri mõlema eelmise vahepealne. Kontrollindikaatorina kasutatud *Nicandra physaloides*'el täheldati kõigil juhtudel N-viirusele iseloomulikke tunnuseid.

Seni nn. N-viirusele immuunseks peetud *Gomphrena globosa* infitseerimisel ja pikemaajalisel (üle kuu) säilitamisel selgus, et seegi liik on vastuvõtlik viirusele: ta reageeris N-viirusele antotsüaanplekkidega, mis avaldusid inokuleeritud lehtedel kolme nädala pärast ja meenusid nii X- kui ka M-viiruse hilistunnuseid. X- ja M-viiruse primaartunnuseid — heledaid nekroositäppe või kloroositähne — N-viiruse puhul ei esinenud. Süsteemiinfektsiooni tunnuseid *Gomphrena globosa*'l pole täheldatud. Viiruse ülekanded *G. globosa* ladvalehtedelt kontrollindikaatorliikidele pole andnud tulemusi. Seevastu on teda isoleeritud neilt inokuleeritud lehtedelt, millel on täheldatud vastavaid tunnuseid.

\*

Esitatud katse- ja vaatlusandmete põhjal võib märkida järgmist.

Nn. N-viiruse kolm vormi —  $N_{T \times A}$ ,  $N_R$  ja  $N_{11}$  — erinevad üksteisest. Siin pole aga tegemist tavaliste kvalitatiivset laadi erinevustega N-viiruse tunnusreaktsioonis *Lycopersicum esculentum*'il ja *Solanum acaule*'l, vaid erinevustega infektsiooni tüübis ja viiruse isoleeritavuses haigest taimest. Kas N-viirus tekitab *Solanum acaule*'l süsteemiinfektsiooni, näib ilmselt sõltuvat sellest, missuguse viirusvormi toimega on tegemist. Samuti on leitud viirusvormist, kas infektsioonilist alget saab *L. esculentum*'ilt uuesti üle kanda teistele liikidele. Vormi  $N_{11}$  puhul läheb see korda, kuid vormi  $N_{T \times A}$  puhul, vaatamata süsteemiinfektsiooni tunnustele, see ei õnnestu.

Vaatamata neile erinevustele jääb siiski lahtiseks, kas kõnesolevaid viirusvorme saab antud juhul käsitleda mingite konstantsete ühikutena (alaliikidena). Kahtlemiseks annab alust tunnusreaktsioonide äärmiselt suur varieeruvus ühe ja sama viirusvormi piires. Nii näit. registreeriti *Nicotiana tabacum*'il nelja erinevat tunnusreaktsioonitüüpi  $N_{T \times A}$  puhul. Teiste viirusvormide puhul võis *Nicotiana tabacum*'il täheldada teravamini avalduvaid reaktsioone enam. Kuid ka neil juhtudel ei jäänud teravam passaažide vältel püsima, vaid taandus tavaliseks tüüpreaktsiooniks. Veelgi reljeefsemalt esines sama nähtus *Nicandra physaloides*'el. Ka sellel indikaatoril ei näi nelja erinevat tunnusreaktsioonitüüpi määravat eri viirusvorm. Pigemini näib olevat tegemist ühe ülimalt plastilise viiruse akommodatsiooniga, kusjuures keskkonna (s. o. peremeestaimeliigi) modifitseeriv toime osutub määravaks. Viimasega on kõige paremini seletatav see nähtus, et *Solanum acaule* esmakordne nakatamine N-viirusega õnnestub harva; kui see aga korda läheb, siis pole edasised passaažid liigi piires mingil määral takistatud. Taolise peremeesorganismipoolse modifitseeriva toimega näib olevat tegemist ka *Nicotiana tabacum*'il ilmneva terve-



nemisahtuse («acquired immunity») puhul, mis taime kasvu teatavasis tingimustes näib lõppevat viiruse täieliku inaktiveerumisega. Et indikaatorliikide, eriti *Nicotiana tabacum*'i (var. *Samsun*, sort 'Bashi-baghli') morfogeneetilise ühtsuse eest oli antud juhul hoolt kantud, siis pole tõenäoline, et tunnusreaktsioonide varieerumine oli tingitud vaid indikaatori genotüüpilisest heterogeensusest.

Omaette käsitlust nõuab N-viiruse üks avaldumisvorme, mis seisneb taime üldises kloroosis. Seda haiguspilti täheldati regulaarselt kolmel liigil (*Nicandra physaloides*, *Nicotiana tabacum*, *Lycopersicum esculentum*). Viirust klorootilistest taimedest teistele taimedele inokulaadiga üle viia õnnestus harva või üldse mitte (näit. *Lycopersicum esculentum*'i puhul). Infektsioonilise alge vähesuse või täieliku puudumise fakt ilmse haigestumise puhul annab võimalusi mitmesugusteks oletusteks. Kõige tõepärasemana tundub see, et üldise kloroosi puhul esineb N-viirus defektiivses olekus, s. t. et tal puudub virioon ja arvatavasti ka viiruslik proteiin üldse. Sellega seoses võiks meenutada tubaka «rattle»-viirusel täheldatud talvist avaldumisvormi, mille puhul samuti on oletatud viiruse nukleiinhappelise olemust ja viriooni puudumist (Brandenburg, 1962). Üldise kloroosi olemasolu lubab oletada veel seda, et viirus on lokaliseerunud floemis, nagu on omane kloroosiviirustele. Mõningat lähedust kloroosiviirustele kinnitavad varem avaldatud andmed ühe õiemoondeid tekitava N-viiruse mutandi kohta (Agur, 1966).

Mitte alati pole N-viiruse halb isoleeritavus (ja arvatavasti ka defektiivsus) seotud kloroosiga. N-viiruse reaktsioon *Solanum villosum*'il, *S. persicum*'il ja *S. melongena*'l on enam-vähem tüüpiline mosaiik ja sellega kaasnevad nähtused. Sellele vaatamata on N-viirust tavalise inokulatsioonitehnikaga ka neilt liikidelt äärmiselt raske isoleerida. Võimalik, et nende taimeliikide vakuoolsetel sisaldistel on inhibeeriv toime viirusele. Niisama võib tõepäraseks osutada oletus, et nendes liikides muutuvad viiruse infektsioonilised omadused juba replikatsioonil. Seda kinnitavad nähtused seoses *Atropa* liikide infektsiooniga. Kahel uuritud liigil piisas ühest ainsast passaažist, et põhjalikult muuta N-viiruse infektsioonilisi omadusi: tehtud inokulatsioon indikaatorliikidele *Nicandra physaloides*'ele ja *Nicotiana glutinosa*'le kutsus neil esile tüüpilise kloroosi tunnused. Et katset ei jätkatud, jäi selgitamata, kas kloroosiga kaasnes viiruse defektiivsus.

Lõpuks märkigem veel seda, et N-viiruse puhul võib infektsioonilist alget taimel leida ka haigustunnuste täieliku puudumise korral (näit. *Vigna sesquipedalis*'el). Need kaks äärmuslikku nähtust — viiruse isoleerimatus haigustunnuste olemasolul ja kergesti isoleeritavus haigustunnuste puudumise korral — põhjustavad tema uurimisel meetodilisi raskusi.

Käesolevas artiklis esitatud materjal kinnitab, et N-viiruse näol on tegemist äärmiselt muutliku algega. Sellist tunnusreaktsiooni varieeruvust, mis on võrreldav N-viiruse omaga, on praegu teada vaid oa-koldmosaiigi-viiruse kohta (Diachum, Henson, 1965). Kas N-viirusel on need omadused mingil määral seoses tema ribonukleiinhappelise komponendi (RNH) oletatava heterogeensusega, nagu on teada ohtetu-luste-mosaiigiviiruse (Yamazaki, Kaesberg, 1963; Bockstahler, Kaesberg, 1965), tubakaringlaiksuse-viiruse (Kaper, Steere, 1959), lutsernimosaiigi-viiruse (Gillaspie, Bancraft, 1965) ja kurgimosaiigi-viiruse (Kaper jt., 1965) kohta, seda peavad näitama edasised uurimised.



## KIRJANDUS

- Agur M., 1966. Ühest nn. N-viiruse puhul täheldatud mutatsiooninähtusest. ENSV TA Toimet. Biol. Seeria 15 (4) : 524—529.
- Bockstahler L. E., Kaesberg P., 1965. Infectivity studies of bromegrass mosaic virus ribonucleic acid. *Virology* 27 (3) : 418—425.
- Brandenburg E., 1962. Über das Auftreten von freier Ribonukleinsäure (RNS) bei dem Mauche oder Tabak-Rattle-Virus (TRV). *Phytopathol. Z.* (44) : 258.
- Diachum S., Henson L., 1965. Inheritance of necrotic reaction of red clover to bean yellow mosaic virus. *Virology* 55 (9) : 1041—1042.
- Gillaspie A. G., Bancraft F. B., 1965. Properties of ribonucleic acid from alfalfa mosaic and related components. *Virology* 27 (7) : 391—397.
- Kaper J. M., Diener T. O., Scott H. A., 1965. Some physical and chemical properties of cucumber mosaic virus (strain Y) and of its isolated ribonucleic acid. *Virology* 25 : 54—72.
- Kaper J. M., Steere R. L., 1959. Infectivity of tobacco ringspot virus nucleic acid preparations. *Virology* 7 : 127—129.
- Kuhn C. W., 1965. Decline of specific infectivity of cowpea chlorotic mottle virus *in vivo*. *Virology* 25 (1) : 9—14.
- Yamazaki H., Kaesberg P., 1963. Degradation of bromegrass mosaic virus with calcium chloride and the isolation of its protein and nucleic acid. *J. Mol. Biol.* 7 : 760—762.
- Нурмисте Б. Г., 1960. Некоторые данные о новом вирусе, изолированном на вырожденных сеянцах картофеля. Тр. Ин-та эксперим. биологии 1 : 9—46.
- Нурмисте Б. Г., 1962. Дополнительные данные о так называемом вирусе N. Тр. Ин-та эксперим. биологии 2 : 108—127.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusse  
9. VIII 1966

М. АГУР

## ОБ ИНФЕКЦИОННЫХ СВОЙСТВАХ ТАК НАЗЫВАЕМОГО N-ВИРУСА

### Резюме

В 1963—1965 гг. в Институте экспериментальной биологии АН Эстонской ССР продолжались исследования инфекционных свойств так наз. N-вируса картофеля. Названный вирус отличается большой лабильностью, которая проявляется в изменчивости признаков заболевания у многочисленных видов растений.

В настоящей работе было выяснено наличие признаков инфицированности вирусом N и его формами  $N_R$  и  $N_{11}$  у 30 видов растений. Все исследованные виды оказались восприимчивыми. При этом выяснились некоторые отклонения от признаков инфекции, характерных для мозаичных вирусов.

Различия в формах вируса особенно ярко проявились в случае томата и *Solanum acaule*.

При заражении одной и той же вирусной формой  $N_{ТХА}$  видов *Nicotiana tabacum* и *Nicandra physaloides* было установлено четыре различных типа заболеваний. При использовании других вирусных форм ( $N_R$  и  $N_{11}$ ) преобладали тяжелые типы болезни. Причины столь сильных колебаний могут быть объяснены взаимоотношениями между вирусом и растением-хозяином, причем важнейшим фактором, по-видимому, является модифицирующее действие растения-хозяина. В пользу этого предположения говорит и часто наблюдаемое явление выздоровления («acquired immunity») у растений табака: исчезновение признаков заболевания и инактивация вируса.

Опыты с видом *Vigna sesquipedalis* показали, что отсутствие признаков заболевания не всегда означает отсутствие инфекционного начала. Зато с соком растений резко реагирующих видов (*Solanum persicum*, *Solanum melongena* и *Solanum villosum*) часто не удавалось получить инфекции на контрольных индикаторах (*Nicandra physaloides*, *Nicotiana glutinosa*), а в положительных случаях инфекция проявилась слабо или же в виде нетипичных для N-вируса признаков общего хлороза. Хлоротичные растения *Nicandra physaloides*, *Nicotiana tabacum* и томата, как правило, не содержали инфекционного вируса. Трудность перенесения инфекционного начала с названных



видов объясняется, по-видимому, дефективностью вируса, т. е. отсутствием варианта и, вероятно, вирусного белка.

Легкая модифицируемость изучаемого вируса и изменение его инфекционных свойств были отмечены также при однократных пассажах на видах *Atropa*.

Причины пластичности и модифицируемости так наз. вируса N пока еще не выяснены; выдвинутая автором гипотеза о гетерогенности нуклеино-кислотного его компонента требует дальнейшего доказательства.

Институт экспериментальной биологии  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
9/VIII 1966

M. AGUR

## ON THE INFECTION PROPERTIES OF THE SO-CALLED N-VIRUS

### Summary

The research on infection properties of the so-called N-virus of potato has been continued in 1963—1965.

The so-called N-virus is characterized by a great lability. The mutable character of the symptoms in many host-plant species were striking illustrations to this point.

The symptoms of the so-called N-virus and its forms  $N_R$  and  $N_{II}$  occurring in 30 species of the plant were described. All the species studied were susceptible to the virus, but there were some deviations from the typical mosaic symptoms to chlorosis.

The differences between the symptoms of the forms ( $N_{TXA}$ ,  $N_R$ ,  $N_{II}$ ) were shown in *Solanum acaule* and tomato where the exciting of the systemic symptoms and the re-isolation of the virus were pertinent to the using for inoculation forms  $N_R$  and  $N_{II}$ .

In *Nicotiana tabacum* and *Nicandra physaloides* the 4 different types of morbid effect were described. The forms  $N_R$  and  $N_{II}$  entailed the domination of the acute types. One might suppose that the reason for this may be the mutual contact between the virus and the host-plant, the modifying effect of the host-plant being dominating. The phenomenon of acquired immunity in *Nicotiana tabacum* plants may be accounted for by the same reason.

The absence of symptoms did not always mark an absence of the virus (as in species *Vigna sesquipedalis*). On the contrary, control-indicator plants (*Nicandra physaloides*, *Nicotiana glutinosa*) infected with crude sap of mosaic plants of *Solanum persicum*, *Solanum melongena* and *Solanum villosum* proved non-typical of N-virus symptoms of chlorosis.

Some chlorotic plants of *Nicandra physaloides*, *Nicotiana tabacum* and tomato were found, from which the virus could not be isolated.

One might suppose that the reason of the difficulty of the infection is that the virus exists in these species in a defective form.

A hypothesis was set up, according to which the plastic and modifying character of the virus might be induced by the heterogeneity of the ribonucleic acid component of the virus. The evidence in this respect is hardly conclusive, and a further research is desirable.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,  
Institute of Experimental Biology

Received  
Aug. 9, 1966