

Мильви АГУР, София ВИЛЛЕМСОН,
Кира ТАРАСОВА

ХАРАКТЕРИСТИКА ВИРУСНЫХ ФОРМ, ИЗОЛИРОВАННЫХ ИЗ ИНДИКАТОРНОГО ВИДА *NICOTIANA TABACUM L.*

III. Трансмиссия семенами

Среди сеянцев индикаторного вида *Nicotiana tabacum L.* 'Самсун' нами (Агур, Виллемсон, 1981a, 1981б; Агур, 1981) были отмечены растения с нетипичным габитусом (более низкий рост и отклонения от нормы в окраске и форме листьев). При обратных пассажах на табак с растений, имеющих хлоротические ареалы на листьях (пятнистую мозаику), а также окаймление жилок, были изолированы соответственно вирусные формы I и II, характеристика инфекционных и физических свойств и первичная идентификация которых приведены в предыдущих статьях (Агур, Виллемсон, 1981б; Агур и др., 1982). Изолированные из сеянцев табака вирусные формы оказались неидентичными описанным ранее в литературе, передающимся через семена *N. tabacum L.* вирусам кольцевой пятнистости томата и табака (Phatak, 1974), а также аспермии томата (Hollings, 1975), т. е. они оказались новыми вирусами, передающимися через семена этого вида.

По данным литературы, передача через семена характерна для немногих вирусов и для немногих видов растений. При этом количество пораженных семян, как правило, остается низким (Matthews, 1970). Однако использование таких семян в исследовательской работе с целью выращивания индикаторных растений может отразиться и на результатах исследований. *N. tabacum L.* является одним из наиболее широко используемых индикаторных видов. Он восприимчив к 78 вирусам (Klinkowski, 1977). Возможность появления вирусной инфекции в сеянцах этого вида заслуживает внимания как в фитовирусологической практике, так и с точки зрения теоретического аспекта трансмиссии вирусов в генеративное потомство. В настоящей статье излагаются результаты исследований частоты и характера передаваемости новых вирусных форм через семена *N. tabacum L.* 'Самсун'.

Материал и методика

Изучение передаваемости вирусных форм I, II и штамма последней (II/Cu), полученного при пассажах формы II на *Cucumis sativus L.* 'Неросимый' (Агур, Виллемсон, 1981б), через семена *N. tabacum L.* 'Самсун' основывалось на результатах вирусологического анализа сеянцев. Исследовались проявление признаков заболевания сеянцев и изолируемость вируса из них. Для выращивания сеянцев использовались семена следующих вариантов:

исходной партии вида *N. tabacum L.* 'Самсун';

собранные с растений как типичного, так и нетипичного габитуса (пятнистая мозаика, окаймление жилок и деформация листьев), выращенных из семян исходной партии;

собранные с инфицированных вышеназванными вирусными формами растений *N. tabacum* L. 'Самсун' (маточных);

собранные с сеянцев первого поколения тех же растений;

собранные с сеянцев второго поколения (сеянцев сеянцев) тех же маточных растений.

Растения табака инфицировали механической инокуляцией соком, содержащим изучаемые вирусные формы. Число растений в опытах составляло 10—20. Семена маточных и сеянцевых растений как с признаками заболевания, так и безвирусных собирали отдельно. Семена (100 штук в каждом варианте опыта) высевали и выращивали поодиночке в горшке, в теплице, в условиях изоляции и регулярного опрыскивания против насекомых на стерилизованной путем прогревания (при 80—100 °С в течение 1 ч) почве. Следили за проявлением признаков заболевания сеянцев. Все сеянцы с признаками заболевания анализировали отдельно индикаторным методом (инокулировали виды *Nicotiana glutinosa* L., *N. tabacum* L., *Physalis floridana* L., *Gomphrena globosa* L. по три растения), с помощью электронного микроскопа («Tesla BS-613») и антисыворотки на Y-вирус картофеля (YBK), полученной с кафедры вирусологии МГУ. Ранее мы доказали принадлежность формы I к группе *Potyvirus* (Агур и др., 1982), представителем которой является YBK. Внешне здоровые сеянцы делили на группы по 10—15 в каждой и брали общую пробу (по одному листу с каждого растения) для инокуляции вышеназванных индикаторных растений. При появлении признаков заболевания все растения соответствующих групп сеянцев, а также индикаторы с признаками заболевания были проверены с помощью электронного микроскопа и серодиагноза методом капельной агглютинации.

Результаты и обсуждение

Анализ сеянцев, выращенных из семян исследуемой партии вида *N. tabacum* L. 'Самсун'. При многократных посевах семян исследуемой партии среди сеянцев отмечались растения с нетипичным габитусом — с хлоротическими ареалами (пятнистой мозаикой) или с окаймлением жилок на верхушечных листьях (в среднем на 1—2% растений), а также с деформацией листьев — с недоразвитостью одной половинки листа (в среднем на 2—3% растений). При пассажах на табак с растений с пятнистой мозаикой, а также с окаймлением жилок во всех случаях удалось изолировать инфекционное начало. Растения с окаймлением жилок содержали нитевидные, а растения с пятнистой мозаикой — сферические частицы (Агур и др., 1982). Из растений с деформацией листьев как инокуляцией соком на табак, так и при помощи прививки на этот вид или на *N. glutinosa* L. инфекционное начало изолировать не удалось. Это позволяет считать деформацию листьев результатом генетического отклонения.

Следующим этапом исследования было сравнение сеянцев, выращенных из семян, собранных с растений как с признаками вышеназванных типов, так и без признаков (табл. 1). Из результатов опытов выяснилось, что проявление на листьях сеянцев табака хлоротических ареалов (пятнистой мозаики) и окаймления жилок не находилось в корреляции с появлением этих признаков на маточных растениях, поскольку сеянцы с названными признаками были отмечены в обоих вариантах, т. е. при посеве семян, собранных с маточных растений как с признаками, так и без признаков заболевания. Число сеянцев с признаками заболевания

Анализ семян, выращенных из семян изучаемой партии *N. tabacum* L. 'Самсун'

Вариант опыта	Число растений в опыте	Число растений с нетипичным габитусом		
		Окаймленные жилки	Хлоротические ареалы (пятнистая мозаика)	Деформация листьев
Семена растений:				
исходной партии				
1	300	4	3	6
2	150	2	2	3
3	300	3	3	5
собранных нами, без признаков заболевания				
1	100	1	0	2
2	100	1	1	3
с окаймлением жилок				
1	100	1	0	0
2	100	2	0	1
с пятнистой мозаикой				
1	100	0	1	0
2	100	1	2	0
с деформацией листьев				
1	100	0	0	29
2	100	0	0	18

было в обоих вариантах практически одинаковым. На сеянцах, выращенных из семян растений с деформированными листьями, деформация появлялась в среднем в 10 раз чаще, чем на сеянцах, выращенных из семян растений без указанного признака. Полученные данные свидетельствовали о том, что через семена табака изучаемой партии переносились два инфекционных начала (вирусные формы I и II), не зависящие при этом от появления признаков заболевания на маточных растениях.

Анализ семян, выращенных из семян, собранных с растений вида *N. tabacum* L. 'Самсун', инфицированных вирусными формами I, II и II/Cu. С целью выяснения частоты и характера передаваемости изолированных вирусных форм I, II и II/Cu через семена *N. tabacum* L. 'Самсун' по 20 растений названного вида заражали механической инокуляцией соком, содержащим изучаемые вирусные формы (предварительный опыт). Сеянцы, выращенные из семян зараженных растений, анализировали по вышеописанной методике. Проявление признаков заболевания при заражении формой I отмечалось на трех сеянцах из 79, формой II — на четырех сеянцах из 53 и формой II/Cu — на трех сеянцах из 48 проанализированных. Проверка этих семян с помощью электронного микроскопа позволила выяснить, что некоторые из них (три сеянца варианта *N. tabacum* (I)*, два — варианта *N. tabacum* (II) и один — варианта *N. tabacum* (II/Cu)) содержали нитевидные частицы, что для формы I нормально, а для форм II и II/Cu нехарактерно, так как их частицы сферические (Агур и др., 1982). При групповом анализе семян варианта *N. tabacum* (II)

* Название варианта означает: растения *N. tabacum* L., инфицированные соответствующей вирусной формой (I, II или II/Cu).

были выявлены еще два растения, содержащие нитевидный вирус. Сок растений, содержащих нитевидные частицы, слабо реагировал с антисывороткой на УВК. Типичные для форм II и II/Cu признаки заболевания были отмечены на двух растениях в обоих соответствующих вариантах семян. Эти растения нитевидных частиц не содержали.

Выявление в сеянцах вариантов *N. tabacum* (II) и *N. tabacum* (II/Cu) инфекционного начала с нитевидными частицами, т. е. с частицами иного типа чем у вирусов, использованных для инокуляции маточных растений, говорит о том, что в сеянцах появился какой-то новый вирус неизвестного происхождения. Нами была выдвинута рабочая гипотеза, что растения, выращенные из семян *N. tabacum* L. 'Самсун' изучаемой партии, содержали какой-то вирус в неактивном состоянии.

Всем изучаемым формам, а особенно формам II и II/Cu, было характерно то, что при механической инокуляции ими заражались не все растения табака. Из этого следует, что восприимчивость растений различная или синтез вируса в них протекает неодинаково. Нами исследовалась передаваемость вирусных форм I, II и II/Cu через семена растений (по 20 штук) *N. tabacum* L. 'Самсун', инфицированных этими формами, но реагирующих на инфекцию по-разному (основной опыт). Отделяли растения с признаками и без признаков заболевания, последние проверялись на содержание вируса путем контрольных пассажей на табак. Семена маточных растений с признаками заболевания и содержащих вирус, а также растений без признаков заболевания и не содержащих вирус, собирали отдельно. При анализе семян выяснилось (табл. 2), что форма I передавалась через семена табака лишь инфицированных маточных растений с признаками заболевания (из 79 проанализированных семян четырем — № 1, 2, 3, 4). На сеянцах, выращенных из семян маточных растений, инфицированных формами II и II/Cu, появление признаков было отмечено в следующих случаях:

N. tabacum (II) **маточные растения с признаками заболевания** — на двух сеянцах (№ 1, 2), оба с окаймлением жилок;

N. tabacum (II) **маточные растения без признаков заболевания** — также на двух сеянцах (№ 1 — пятнистая мозаика и № 4 — окаймление жилок);

N. tabacum (II/Cu) **маточные растения с признаками заболевания** — на шести сеянцах (№ 1, 2, 3, 4, 5 — окаймление жилок и № 6 — пятнистая мозаика);

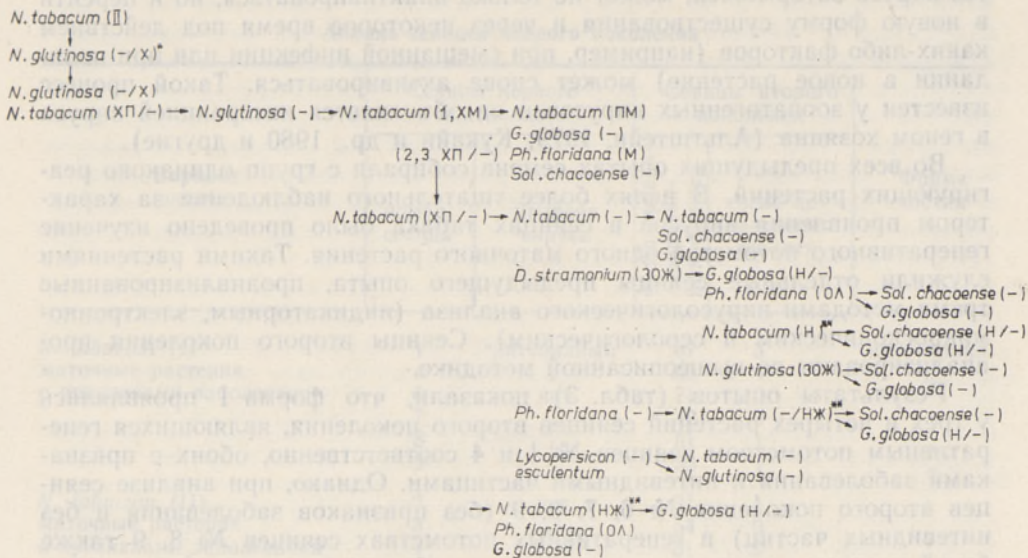
N. tabacum (II/Cu) **маточные растения без признаков заболевания** — на трех сеянцах (№ 1, 2, 10 — окаймление жилок).

Надо обратить внимание на тот факт, что признаки заболевания на сеянцах вариантов с вирусными формами II и II/Cu в большинстве случаев не были типичными для этих вирусных форм. При помощи электронного микроскопа в этих сеянцах были обнаружены нитевидные частицы, т. е. частицы иного типа, чем у вирусов, использованных для инокуляции. При вирусологическом анализе групп внешне здоровых сеянцев вариантов с вирусными формами II и II/Cu на растениях-индикаторах в нескольких случаях была получена реакция, что свидетельствовало о скрытой инфекции в этих сеянцах. Иногда в инокулированных растениях и в сеянцах соответствующих групп был обнаружен нитевидный вирус. При серологическом анализе методом капельной агглютинации выяснилось, что сеянцы, происходящие от вариантов с формой I, дали реакцию с антисывороткой на УВК, что говорит о родстве этих вирусов. При анализе сеянцев, происходящих от вариантов с формами II и II/Cu и содержащих нитевидный вирус, родства не удалось установить.

В одном случае было зарегистрировано явление, которое необходимо описать более подробно. Из сеянцев одной группы варианта *N. tabacum* (II) маточные растения без признаков заболевания при продолжи-

Анализ семян первого поколения растений *N. tabacum* L. 'Самсун', инфицированных вирусными формами I, II, III/Cu

Вариант опыта	Число семян в опыте	Число семян с признаками заболевания	Номер пораженного семца	Проявляющийся признак	Число пораженных растений при групповом анализе	Проявляющийся признак	Форма частиц	Тип инфекции	Замечания
Предварительный опыт									
<i>N. tabacum</i> (I) маточные растения с признаками заболевания	79	3		ОЖ			нитевидная	сохранный	
<i>N. tabacum</i> (II) маточные растения с признаками заболевания	53	1		ПМ	1	ОЖ	0 нитевидная	сохранный	ХП (II, III)
		2		ОЖ				измененный	
<i>N. tabacum</i> (III/Cu) маточные растения с признаками заболевания	48	2		ПМ	2	ОЖ	0 нитевидная	сохранный	ХП (I, IV)
		1		ОЖ				измененный	
Основной опыт									
<i>N. tabacum</i> (I) маточные растения с признаками заболевания	79	4	1, 2, 3, 4	ОЖ	1	ОЖ	" "	сохранный	ХП (I, III)
	72	2	1, 2	ОЖ	1	ОЖ	" "	измененный	
<i>N. tabacum</i> (II/Cu) маточные растения с признаками заболевания	81	6	1, 2, 3, 4, 5, 6	ОЖ	1	ОЖ	0 нитевидная	измененный	ХП (I, II, III)
				ПМ	1	ПМ	0 нитевидная	сохранный	
<i>N. tabacum</i> (I) маточные растения без признаков заболевания	72	0						сохранный	См. схему
	90	2	1, 4	ПМ		ПМ	0 нитевидная	измененный	
<i>N. tabacum</i> (II) маточные растения без признаков заболевания	78	3	1, 2, 10	ОЖ	1	ОЖ	0 нитевидная	измененный	ХП (II, III, IV)
	80	1		ДЛ				измененный	



* В числителе локальная инфекция; в знаменателе системная инфекция.

** Растения содержали нитевидный вирус. Условные обозначения: HЖ — некроз жилок, XM — хлоротическая мозаика, OΛ — опадение листьев, XП — хлоротические пятна, X — хлороз, M — мозаика, H — некроз, 30Ж — зеленое окаймление жилок, OЖ — окаймление жилок, ПМ — пятнистая мозаика, ДЛ — деформация листьев, O — вирионы в соке растений не обнаружены.

тельных пассажах были изолированы три формы вирусов. Одна из них по признакам заболевания была похожа на исходную форму II, а две другие отличались от нее как по признакам заболевания, так и по форме вириона, т. е. они имели нитевидные частицы (см. схему). Вирусная форма, похожая на исходную, проявлялась в третьем, а нитевидные формы — в пятом и шестом пассажах. Одна нитевидная форма имела сходство с формой I по признакам заболевания на индикаторных видах *N. tabacum* L., *N. glutinosa* L., *Ph. floridana* L., *Solanum chacoense* Bitt. и слабо реагировала с антисывороткой на YBK. Однако надо обратить внимание на то, что эта форма проявлялась после пассажа через *Datura stramonium* L., который является типичным иммунным видом к YBK. Другая нитевидная форма по признакам заболевания на растениях-индикаторах *N. tabacum* L., *N. glutinosa* L., *D. stramonium* L., *G. globosa* L. в некоторой мере напоминала X-вирус картофеля (ХВК), однако серологического родства с ним не имела и частицы ее были длиннее, чем у него. Полученные данные еще раз подтвердили первоначальные сведения о том, что проявление вирусов в семенах не имело прямого отношения к содержанию активного вируса в маточных растениях. Выявление вируса в варианте «маточные растения без признаков заболевания» подтвердило поднятую нами рабочую гипотезу о содержании в исследуемых семенах какого-то неактивного инфекционного начала. Можно предположить, что это начало может активироваться при инокуляции растений-сеянцев или при пассажах от этих сеянцев на другие виды растений, как это происходило в варианте *N. tabacum* (II) маточные растения без признаков заболевания (см. схему). С другой стороны, тот факт, что признаки заболевания на сеянцах, как правило, бывают слабыми или отсутствуют, а особенно то, что часть растений при инокуляции не заражалась, но вирус из сеянцев их все-таки изолировался, может объяснить, почему семена пораженных, но внешне здоровых растений, не содержащих активный вирус, иногда попадают в собранную партию семян. Значит активный вирус, попавший в растение, в котором по каким-либо причинам син-

тез вируса заторможен, может не только инактивироваться, но и перейти в новую форму существования и через некоторое время под действием каких-либо факторов (например, при смешанной инфекции или при попадании в новое растение) может снова активироваться. Такой процесс известен у зоопатогенных вирусов и он объясняется интеракцией вируса в геном хозяина (Альтштейн, 1979; Кукайн и др., 1980 и другие).

Во всех предыдущих опытах семена собирали с групп одинаково реагирующих растений. В целях более тщательного наблюдения за характером проявления вирусов в сеянцах табака было проведено изучение генеративного потомства одного маточного растения. Такими растениями служили отдельные сеянцы предыдущего опыта, проанализированные тремя методами вирусологического анализа (индикаторным, электронно-микроскопическим и серологическим). Сеянцы второго поколения проанализированы по вышеописанной методике.

Результаты опытов (табл. 3) показали, что форма I проявлялась у трех и четырех растений сеянцев второго поколения, являющихся генеративным потомством сеянцев № 1 и 4 соответственно, обоих с признаками заболевания и нитевидными частицами. Однако, при анализе сеянцев второго поколения № 6, 7, 8, 9 (без признаков заболевания и без нитевидных частиц) в генеративных потомствах сеянцев № 8, 9 также были отмечены растения с признаками заболевания, содержащие нитевидные частицы. Семена для выращивания пронумерованных сеянцев были собраны с маточных растений с признаками заболевания.

При анализе сеянцев второго поколения варианта *N. tabacum* (II) маточные растения с признаками заболевания использовались сеянцы первого поколения № 2, 3, 4, из которых № 2 содержал нитевидный вирус, а № 3, 4 были без признаков заболевания и вирус не содержали. В генеративном потомстве сеянцев № 2 и 4 были обнаружены растения с признаками заболевания и нитевидными частицами. При анализе сеянцев второго поколения варианта *N. tabacum* (II) маточные растения без признаков заболевания также наблюдались растения с признаками заболевания и нитевидными частицами (в генеративных потомствах непораженных сеянцев № 5 и 9). Не было ни одного случая проявления формы II, т. е. исходного вируса в сеянцах сеянцев.

При анализе сеянцев второго поколения варианта *N. tabacum* (II/Cu) маточные растения с признаками заболевания наблюдались генеративные потомства пяти сеянцев (№ 1, 2, 3, 4, 5), содержащие нитевидные частицы, и потомства четырех сеянцев (№ 10, 12, 13, 14), не зараженные вирусом. Признаки проявились лишь на одном потомке сеянца № 14 и они были типичными для формы II/Cu. Среди сеянцев второго поколения варианта *N. tabacum* (II/Cu) маточные растения без признаков заболевания пораженных растений не наблюдалось, хотя три сеянца первого поколения из пяти содержали нитевидный вирус.

Итак, результаты анализа сеянцев одного растения, предварительно проанализированного на содержание в нем инфекционного начала, в принципе совпали с результатами предыдущих опытов — проявление вирусов в сеянцах не находилось в зависимости от наличия их в маточных растениях.

Полученные результаты исследований показали, что форма I переносилась в сеянцы *N. tabacum* L. 'Самсун' регулярно, если маточные растения были поражены (передаваемость составляла не более 3—4%); проявление форм II и II/Cu имело случайный характер. Кроме того, надо отметить, что среди сеянцев, маточные растения которых были инфицированы двумя последними формами, имеющими сферические вирионы, наблюдались и сеянцы с признаками заболевания, нетипичными для вирусных форм II и II/Cu и содержащими нитевидные частицы, т. е. в них проявлялась инфекция нового типа в отличие от маточных расте-

Анализ семян второго поколения

Вариант опыта	Сеянцы первого поколения		Сеянцы второго поколения		Форма частиц
	номер сеянца	наличие вируса	число проанализированных семян	число пораженных семян	
<i>N. tabacum</i> (I) маточные растения с признаками заболевания	1	нитевидный	37	3	нитевидная
	4	„	53	4	
	6	нет	71	0	
	7	„	42	0	
	8	„	51	1	
	9	„	33	1	„
<i>N. tabacum</i> (II) маточные растения с признаками заболевания	2	нет	31	1	„
	3	„	54	0	
	4	„	51	2	
<i>N. tabacum</i> (II) маточные растения без признаков заболевания	1	„	39	0	„
	2	„	46	0	
	4	нитевидный	42	0	
	5	нет	50	3	
	9	„	62	2	„
<i>N. tabacum</i> (II/Cu) маточные растения с признаками заболевания	1	нитевидный	56	0	0
	2	„	61	0	
	3	„	57	0	
	4	„	55	0	
	5	„	49	0	
	10	нет	78	0	
	12	„	63	0	
	13	„	92	0	
14	„	66	1 (II/Cu)		
<i>N. tabacum</i> (II/Cu) маточные растения без признаков заболевания	1	нитевидный	39	0	0 (ХП)
	2	„	53	0	
	10	„	47	0	
	3	нет	76	0	
	7	„	37	0	
<i>N. tabacum</i> / неинфицированные	1	„	40	0	0
	3	„	62	0	
	5	„	80	0	

Примечание: Условные обозначения см. табл. 2.

ний. Такое явление отмечалось как у тех семян, маточные растения которых были поражены формами II и II/Cu, так и у тех, маточные растения которых не были поражены этими формами. Это явление повторялось и при анализе семян второго поколения — потомков отдельных тщательно проанализированных на содержание вируса растений, — маточные растения которых были инфицированы изучаемыми вирусными формами и разделены на варианты, реагирующие на инфекцию и не реагирующие на нее. Из полученных данных вытекало, что проявление изучаемых вирусных форм, особенно II и II/Cu, а также проявляющееся инфекционное начало с нитевидными частицами не находилось в корреляции с наличием активного вируса в маточных растениях. Имеющиеся в нашем распоряжении экспериментальные данные не позволяют окончательно объяснить это явление. Однако при вирусологическом анализе

внешне здоровых групп семян как контрольных вариантов, так и происходящих от инфицированных изучаемыми формами маточных растений в некоторых случаях (табл. 2) на инокулированных листьях индикаторных растений *N. tabacum* L. 'Самсун' отмечалась реакция в виде хлоротических пятен, нехарактерная ни для одной из изучаемых вирусных форм. При обратных пассажах на табак эта реакция становилась более четкой, подтверждая тем самым то, что причина ее появления — какое-то инфекционное начало. Выяснилось, что инфекционное начало, вызывающее хлоротические пятна на инокулированных листьях табака (ИНХП), можно перенести путем инокуляции и на виды *N. rustica* L., *N. sylvestris* L., *D. stramonium* L., *N. langsdorffii* L. и *Ph. floridana* L. На двух последних видах инфекция оставалась локальной, а на остальных она становилась системной. Признаки заболевания не проявлялись, однако инфекционное начало можно было изолировать и перенести при обратном пассаже на табак.

Нерегулярный характер проявления в семенах *N. tabacum* L. 'Самсун', выращенных из семян изучаемой партии, новых вирусных форм, неидентичных ранее известным, передающимся через семена этого вида вирусам, нельзя объяснить классическими понятиями о передаче вирусов через семена. В свете этих данных возникает необходимость в новых понятиях о процессе передачи вирусов в генеративное потомство растений. Итак, можно предположить, что проявление нитевидных вирусных форм в семенах табака, в частности при инфекции маточных растений формами II и II/Сн, является результатом активации неактивной формы вируса (геномного вируса), промежуточной формой проявления которого и является ИНХП. В настоящее время имеются лишь предварительные данные, говорящие в пользу этого предположения, например, результаты продолжительного пассирования от семян варианта *N. tabacum* (II) маточные растения без признаков заболевания, приведенные на схеме. Более подробное изучение сущности ИНХП предстоит в дальнейшем.

Выявление вирусных форм в семенах исследуемой партии индикаторного вида *N. tabacum* L. 'Самсун' вызывает необходимость контроля разных партий семян табака. Нами проанализировано 13 партий семян вида *N. tabacum* L. различного происхождения, 4 из них оказались пораженными нитевидным вирусом, идентификация которого еще не проведена. В одной из партий установили наличие ИНХП. Кроме того, во всех исследуемых партиях отмечался широкий диапазон варьирования высоты растений. Все это еще раз говорит о необходимости контроля партий семян, предусмотренных для использования в качестве растений-индикаторов, а также о необходимости селекции этого вида как индикатора.

Из полученных результатов исследования семян изучаемой партии вида *N. tabacum* L. 'Самсун' вытекает, что передача вирусов через семена — более сложное явление, чем предполагалось до сих пор, а формы проявления трансмиссии вирусов через семена в генеративное потомство не всегда объяснимы классическими понятиями о передаче активного вируса через семена. Интеракция с геномом хозяина у зоопатогенных вирусов и бактериофагов известна давно (Lwoff, 1953; Zhdanoff, 1975/76; Huebner, Todaro, 1969; Стрижаченко, 1972). Гипотеза о существовании этого процесса у растений принадлежит Б. Х. Нурмисте (Нурмисте, 1966, 1974, 1979, 1981; Нурмисте и др., 1983; Nurmiste, Tamm, 1970). Вероятность этого процесса отметил и Я. Г. Кишко (Кишко, 1980). Полученные нами результаты исследования семян табака также могут быть объяснены с точки зрения этой теории.

Поскольку среди семян индикаторов могут встречаться пораженные растения, возникает вопрос о необходимости более тщательного вирусологического контроля партий семян индикаторных растений, включающего не только визуальный осмотр, но и вирусологический анализ

сеянцев и даже их потомков (сеянцев второго поколения). Следует учитывать, что признаки заболевания сеянцев, как правило, слабые и один лишь визуальный осмотр сеянцев не дает окончательной оценки. Кроме того возникает необходимость пересмотра критерия достоверности индикаторного метода. Достоверными можно считать лишь те симптомы, которые появляются через определенное время. Симптомы, появляющиеся позже, могут быть вторичными, т. е. обусловленными экзогенной инфекцией.

ЛИТЕРАТУРА

- Агур М. О. О трансмиссии X-вируса картофеля через семена и почву. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1981, 30, 35—43.
- Агур М. О., Виллемсон С. В. Об индикаторных видах *Nicotiana tabacum* и *N. glutinosa* и их роли в передаче семенами некоторых мозаичных вирусов. — В кн.: Тезисы докладов научно-производственной конференции «Защита растений в республиках Прибалтики и Белоруссии». Дотнува, 1981а, ч. II, 3—4.
- Агур М., Виллемсон С. Характеристика вирусных форм, изолированных из индикаторного вида *Nicotiana tabacum* L. I. Инфекционные свойства. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1981б, 30, 313—321.
- Агур М., Виллемсон С., Ярвекюльг Л., Тарасова К. Характеристика вирусных форм, изолированных из индикаторного вида *Nicotiana tabacum* L. II. Дополнительные данные о свойствах и первичная идентификация. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1982, 31, 106—118.
- Альтштейн А. Д. Механизм трансформирующего действия опухолеродных вирусов на клетку. — Опухолевый рост как проблема биологии развития. М., 1979, 5—25.
- Кишко Я. Г. О вирогении у растений. — Научные труды ВАСХНИЛ «Вирусные болезни сельскохозяйственных культур». М., 1980, 114—116.
- Кукайн Р. А., Миуровска М. Р., Свирска Р. В. Эндогенные вирусы и их биологическая роль. — Изв. АН ЛатвССР, 1980, 2, 129—137.
- Нурмисте Б. Х. Генетические взаимоотношения между некоторыми вирусами, поражающими пасленовые. — В сб.: Труды V всесоюзного совещания по вирусным болезням растений. Киев, 1966, 86—93.
- Нурмисте Б. Х. К проблеме селекции вирусоустойчивых сортов картофеля. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1974, 23, 311—316.
- Нурмисте Б. Х. Вирусы и проблемы селекции картофеля. — Тр. Биол.-почвенного ин-та ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1979, 54, 79—85.
- Нурмисте Б. О принципах селекции на вирусоустойчивость с точки зрения наследственной инфекции. — В кн.: Тезисы докладов совещания «Биологические основы резистентности растений». Таллин, 1981, 46—47.
- Нурмисте Б. Х., Агур М. О., Туйтс А. А. Новые представления в селекции картофеля на вирусоустойчивость. — Вестн. с.-х. науки, 1983, 11, 31—38.
- Стрижаченко Н. М. Онкогенные вирусы животных. — В кн.: Сельскохозяйственная биология, 1972, 7, 945—954.
- Hollings, M. Investigation of Chrysanthemum viruses. I. Aspermy flower distortion. — Ann. Appl. Biol., 1975, 43, 86—162.
- Huebner, R. J., Todaro, G. J. Oncogenesis of RNA tumor viruses as determinants of cancer. — Proc. Nat. Acad. Sci. (Washington), 1969, 64, 1087—1094.
- Klinkowski, M. Pflanzliche Virologie. Registerband. 1977.
- Lwoff, A. Lysogeny. — Bact. Rev., 1953, 17, 269—337.
- Mathews, R. E. T. Plant Virology. New York, 1970.
- Nurmiste, B., Tamm, P. Sordi 'Sulev' isetolmlemisest saadud seemikute visuaalne hinnang ja viirusisaldus serodiagnoosi põhjal. — Sordiaretus ja seemnekasvatus. EMMTUI tead. tööde kogumik. Tallinn, 1970, 21, 174—187.
- Phatak, H. C. Seed-borne plant viruses — identification and diagnosis in seed health testing. — Seed Sci. and Technol., 1974, 2, 3—155.
- Zhdanoff, V. M. Integration of genomes of infectious RNA viruses. — Intervirology, 1975/76, 6, 129—132.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
26/1 1984

INDIKAATORLIIGIST *NICOTIANA TABACUM* L. ISOLEERITUD

VIIRUSVORMIDE ISELOOMUSTUS

III. Ülekandumine seemnega

On uuritud indikaatorliigist *N. tabacum* L. 'Samsun' isoleeritud viirusvormide I ja II ring viimasest saadud tüve II/Cu ülekandumist vääristubaka seemikutesse. Selgus, et vorm I kandus tubaka seemikutesse regulaarselt (keskmiselt 3—4% ulatuses) nakatunud emataimede kaudu. Vormide II ja II/Cu avaldamine seemikutel oli ebaregulaarne ja sellel puudus otsene korrelatsioon viirusnakkuse olemasoluga emataimes. Lisaks täheldati reis seemikutes uut tüüpi, emataimes mitte sedastatud viiruse nakkust. Selle alusel eeldatakse, et viiruse ülekandumisel seemnega võib toimuda muutus viiruse olulusvormis ja seostumises peremeestaime genoomiga, mis on aluseks endogeense nakkuse kujunemisele.

On põhjendatud vajadust indikaatoritena kasutatavate tubakate seemnepartiide täpseks viroloogiliseks kontrolliks seemik-seemik tasemel.

STUDY ON THE VIRAL FORMS ISOLATED FROM INDICATOR PLANTS OF *NICOTIANA TABACUM* L.

III. Seed transmission

Transmission through tobacco seeds of the new viral forms I and II (and its strain II/Cu) isolated from *N. tabacum* L. 'Samsun' was studied. The viral form I was transmitted on the average of 3—4% into the progeny grown from seeds produced by diseased parent plants. The transmission of the viral forms II and II/Cu through the tobacco seeds was very limited, but among these seedlings the plants expressing the symptoms not typical of the infection of the viral forms II and II/Cu and containing rod-shaped virions/particles (the forms II and II/Cu have spherical ones) were marked. The appearance of the virus in the seedlings was not correlated with the existence or nonexistence of the virus in parent plants. This phenomenon may be explained by an endogenous infection of the seedlings.

The necessity to check the batches of seeds of the indicator plants by means of virological assays not only at the level of the seedlings but also at the level of the second progeny of the seedlings is recommended.