

<https://doi.org/10.3176/biol.1974.3.04>

УДК 632.38

Мильви АГУР

О ДИНАМИКЕ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ НЕКОТОРЫХ МОЗАИЧНЫХ ВИРУСОВ И ИНТЕНСИВНОСТИ СИМПТОМОВ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Концентрация инфекционного вируса в системно заражающихся растениях имеет определенные пределы. Данные ряда авторов свидетельствуют о том, что концентрация вируса в большом растении имеет свой максимум, а затем снижается. Время достижения максимума у вирусов разное, например, у вируса мозаики люцерны в табаке 12-й день (Ross, 1941) и в фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) 5—6-й день (Bell, 1964), у вируса бронзовости томата в растениях *Nicotiana rustica* L. 8—11-й день (Black и др., 1963), у вируса М картофеля в растениях *Solanum demissum* L. 21-й день (Hödrejäv и др., 1970), у вируса огуречной мозаики (штамм У) в табаке 3 и 6-й день (Tomlinson и др., 1959) после инокуляции. При размножении одного и того же вируса в различных видах растений концентрация его достигает максимума в разные промежутки времени после заражения (Lopido, de Zoeten, 1972) при этом достигнутый уровень концентрации в зависимости от вида колеблется в широких пределах (Cheo, Gerard, 1971).

Так как у большинства вирусов концентрация их после достижения максимума снижается (Matthews, 1970), большое практическое значение, особенно в работах по получению чистых препаратов, при производстве антисывороток и т. д., имеют данные о сроках наступления максимальной концентрации каждого отдельного вируса при сочетании с определенными видами растения-хозяина.

На зараженных растениях обычно появляются признаки заболевания. В литературе имеется сравнительно мало данных относительно корреляции между концентрацией инфекционного вируса в зараженных растениях и интенсивностью симптомов заболевания на них. Основные работы по этому вопросу проведены с вирусом табачной мозаики при заражении индикаторных растений (Bancroft, Pound, 1956) и некоторыми другими вирусами при изучении тех же показателей у более или менее восприимчивых/резистентных сортов разных культур: капусты (Pound, 1952), кукурузы (Tu, Ford, 1969), ложечницы (Pound, 1949) и т. д. Результаты этих исследований показывают, что корреляция между интенсивностью симптомов заболевания и концентрацией инфекционного вируса положительна, т. е. более интенсивным симптомам соответствует более высокая концентрация инфекционного вируса в растениях. Но это не является всеобщим правилом (Matthews, 1970). Имеется и другая возможность — корреляция между интенсивностью симптомов заболева-

ния и концентрацией инфекционного вируса отрицательна, т. е. снижение концентрации инфекционного вируса в растениях не сопровождается ослаблением симптомов на них. Такое явление отмечено некоторыми авторами (Хёдреярв и др., 1968), а также нами в опытах при удобрении зараженных растений или опрыскивании их гербицидом 2,4 Д (Агур, 1968). Есть основание предполагать, что корреляция такого типа является не менее распространенной.

В данной работе изучалась динамика относительной концентрации (ОК)* трех мозаичных вирусов картофеля и вируса мозаики огурца на некоторых системно заражающихся индикаторных видах растений после инокуляции и велось наблюдение за проявлением симптомов и интенсивностью их на зараженных этими вирусами растениях, определялся тип корреляции между ОК и интенсивностью симптомов заболевания.

Материал и методика

В работе использовались следующие вирусы: вирус N картофеля, штамм N_{ТА} (BN_{ТА}K), изолированный из сеянца картофеля 'Тальвик × Агрие III' (Нурмисте, 1960; Агур, 1967), и штамм N_R (BN_RK), изолированный из растений *Nicotiana rustica* L. (Агур, 1966); вирус X картофеля (ВХК), изолированный из сеянцев картофеля 'Камераз × Агрие V'; вирус Y картофеля (ВYК), изолированный из сорта картофеля 'Яакко'; вирус огуречной мозаики № 1, местная форма (ВОМ_э), изолированный из огурцов в одном хозяйстве города Таллина (Виллемсон, 1968). Все названные вирусы сохранялись на растениях *Nicotiana glutinosa* L., которые служили для приготовления инокулятов и заражения других опытных растений.

Динамику ОК всех названных вирусов изучали на растениях *N. glutinosa* L., BN_{ТА}K дополнительно на растениях *N. tabacum* L. и *Nicandra physaloides* L. Заражали по 30—40 растений каждого вида. ОК вирусов определяли при помощи биологического титрования на растениях с локальной реакцией. Средние пробы как верхушечных, так и инокулированных листьев (по 4 г) собирали через каждые 2—3 дня (в случае ВХК через 5 дней) начиная примерно с 3—5-го дня после инокуляции. Для приготовления экстрактов собранные листья растирали в ступке, сок фильтровали через вату и разбавляли дистиллированной водой в отношении 1:4. Полученным экстрактом заражали индикаторные растения с локальной реакцией.

Для определения ОК штаммов вируса N картофеля и ВОМ_э использовались растения вигны (*Vigna sinensis* Endl.), реагирующие на заражение этими вирусами локальными некрозами коричневого цвета. Супротивные первичные листочки вигны инокулировали соответственно экстрактом инокулированных и верхушечных листьев.

Для определения ОК ВХК использовались растения гомфрены (*Gomphrena globosa* L.), реагирующие на заражение этим вирусом локальными некрозами белого цвета. Растения гомфрены использовались в возрасте около 2 месяцев; супротивные молодые, но уже вполне развившиеся листочки заражали соответственно экстрактом инокулированных и верхушечных листьев.

Для определения ОК ВYК использовались растения *Solanum chacoense* L., реагирующие на заражение этим вирусом локальными некрозами темно-коричневого цвета (рис. 1). Инокулировали удаленные от

* Концентрация инфекционного вируса, измеряемая при помощи биологического титрования на локально реагирующих растениях и выраженная количеством некрозов на них.

растения акропетальные доли листа, которые после заражения инкубировались в чашках Петри между двумя слоями смоченной водой фильтровальной бумаги при комнатной температуре (20—25 °С).

Для каждой пробы брали не меньше 10 листьев. Некрозы подсчитывались на пятый (вигна, гомфрена) и шестой день (*S. chacoense*) после инокуляции. Вычислялось среднее арифметическое число некрозов на одном листе.

Инокуляцию индикаторных растений как с системной, так и локальной реакцией проводили механически при помощи карборунда и стеклянного шпателя. Растения выращивали в горшках в условиях теплицы в летний период вегетации.

У зараженных растений следили за проявлением и развитием симптомов. Интенсивность их в период определения ОК вирусов оценивалась по четырехбалльной системе.

Результаты

Динамика относительной концентрации В_{NTAK} и развитие симптомов инфекции изучались на растениях *Nicotiana glutinosa* L., *N. tabacum* L. и *Nicandra physaloides* L. (рис. 2—4).

Рис. 2. Динамика ОК и интенсивность симптомов В_{NTAK} в растениях *Nicotiana glutinosa* L. после инокуляции (1 — инокулированные, 2 — верхушечные листья).

1 балл — проявившиеся первичные симптомы,
2 балла — установившиеся симптомы слабой интенсивности,
3 балла — установившиеся симптомы средней интенсивности и
4 балла — установившиеся симптомы высокой интенсивности со всеми компонентами реакции на данном виде растения.

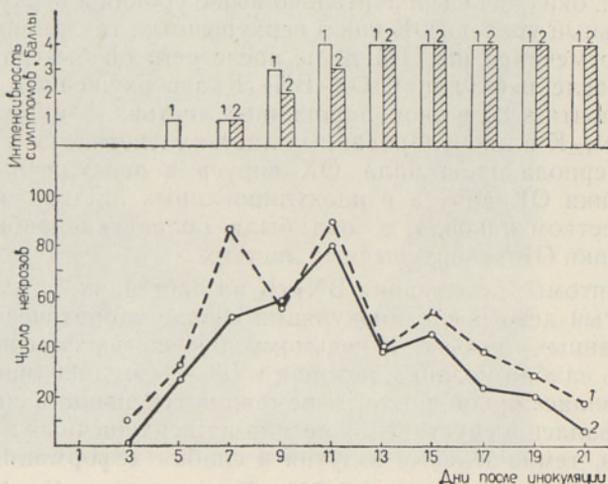
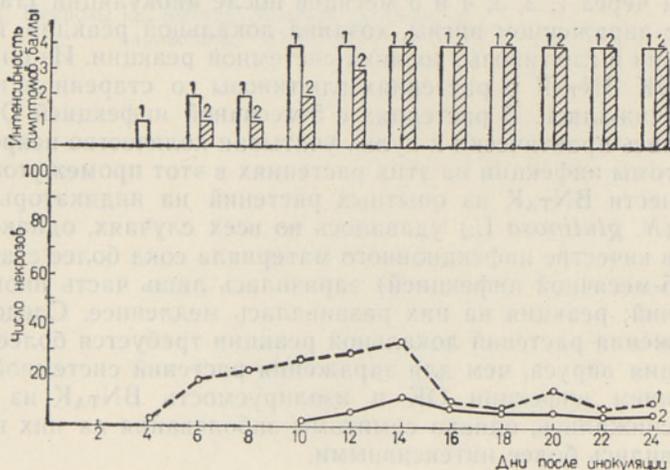


Рис. 3. Динамика ОК и интенсивность симптомов В_{NTAK} в растениях *Nicotiana tabacum* L. после инокуляции (1 — инокулированные, 2 — верхушечные листья).



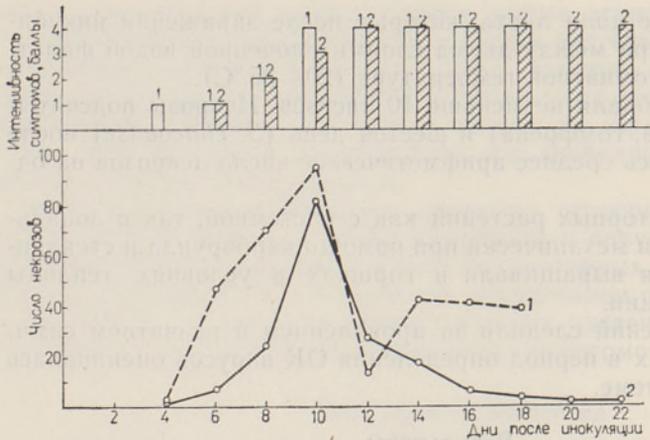


Рис. 4. Динамика ОК и интенсивность симптомов BNТАК в растениях *Nicandra physaloides* L. после инокуляции (1 — инокулированные, 2 — верхушечные листья).

В растениях *N. glutinosa* L. ОК BNТАК уже на третий день после инокуляции достигала в инокулированных листьях сравнительно высокого уровня, оказавшись значительно выше уровня в верхушке растения. Максимальный уровень ОК как в верхушечных, так и в инокулированных листьях, отмечался на 11-й день, после чего он быстро снижался. К 21-му дню после инокуляции ОК BNТАК в верхушечных листьях глютинозы была почти в 12, в инокулированных листьях — в 5 раз ниже максимума. ОК BNТАК в инокулированных листьях глютинозы в течение всего опытного периода превышала ОК вируса в верхушечных листьях. Кривая динамики ОК вируса в инокулированных листьях отличалась большим количеством пиков, т. е. она была более скачкообразной, чем кривая динамики ОК в верхушечных листьях.

Симптомы заболевания BNТАК на растениях *N. glutinosa* проявлялись на пятый день после инокуляции в виде хлоротических пятен на инокулированных листьях. К седьмому дню на верхушечных листьях образовалась слабая мозаика, которая к 10—11-му дню (время максимума ОК) становилась яркой. С этого времени интенсивность симптомов постепенно усиливалась и спустя 2—3 месяца на верхушечных листьях наблюдались хлороз, темно-зеленые вздутия и слабая деформация (рис. 5).

Опыты определения ОК BNТАК в растениях *N. glutinosa* проводились и через 1, 2, 3, 4 и 5 месяцев после инокуляции (табл. 1). Параллельно с заражением вигны, хозяина локальной реакции, проводились заражения и глютинозы, хозяина системной реакции. Из опытов выяснилось, что ОК BNТАК в растениях глютинозы со старением инфекции постепенно снижалась. В растениях с 5-месячной инфекцией ОК вируса приближалась практически к нулю, учитывая количество некрозов на вигне. Симптомы инфекции на этих растениях в этот промежуток обострялись. Перенести BNТАК из опытных растений на индикаторы системной реакции (*N. glutinosa* L.) удавалось во всех случаях, однако при использовании в качестве инфекционного материала сока более старых растений (с 4- и 5-месячной инфекцией) заразилась лишь часть инокулированных растений; реакция на них развивалась медленнее. Следовательно, для заражения растений локальной реакции требуется более высокая концентрация вируса, чем для заражения растений системной реакции. Со старением инфекции ОК и изолируемость BNТАК из растений глютинозы снижались, однако симптомы заболевания на них в то же время становились более интенсивными.

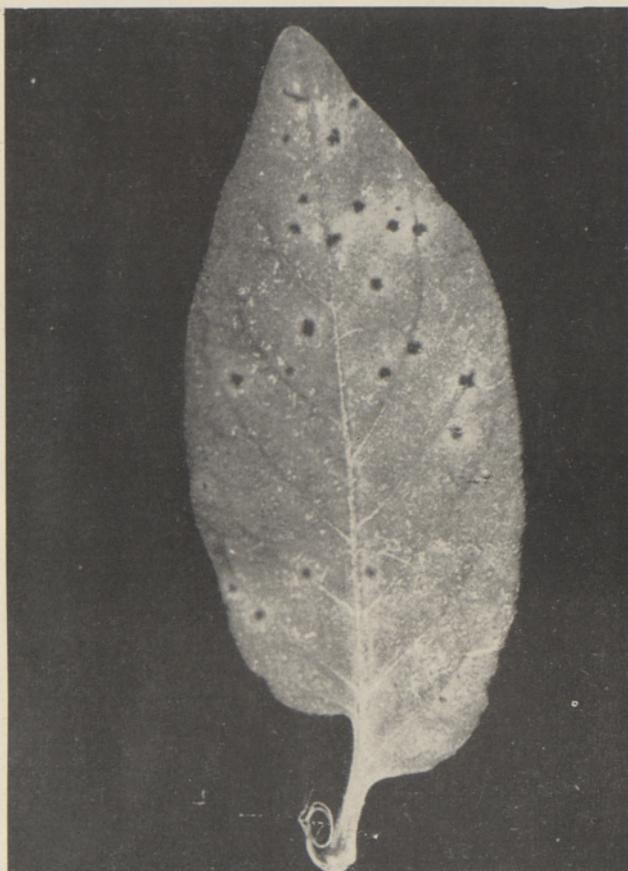


Рис. 1. Некрозы на листьях *Solanum chacoense* L.,
зараженных ВУК.

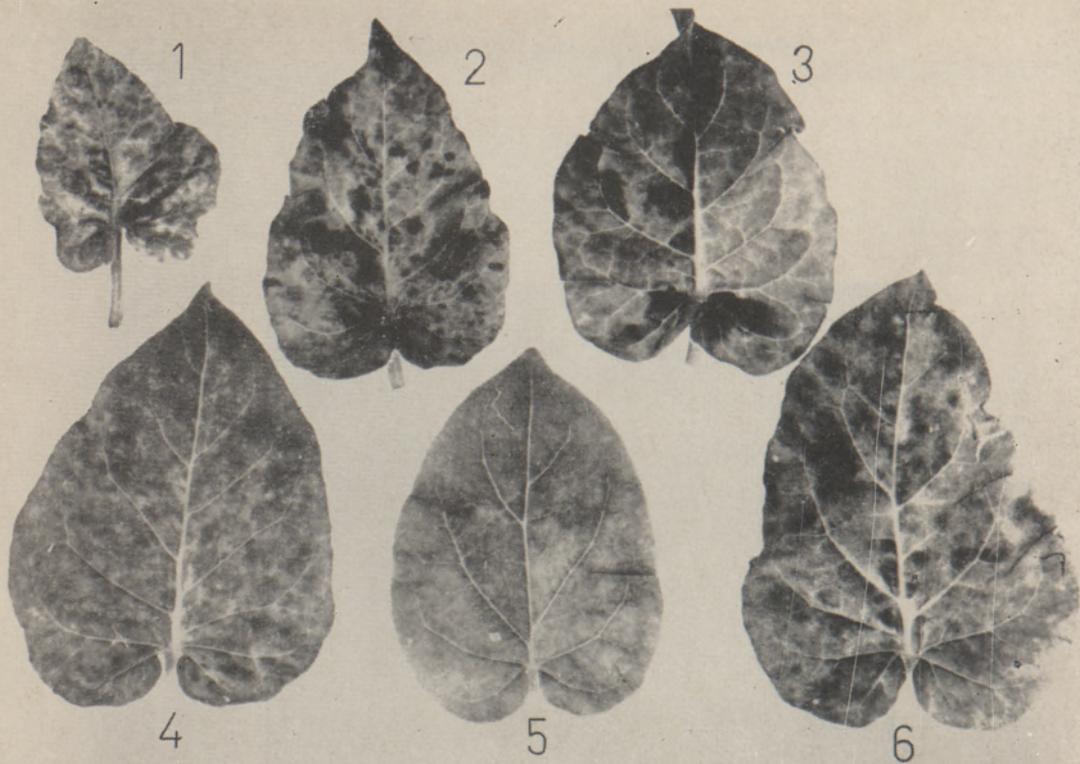


Рис. 5. Симптомы заболевания на растениях *Nicotiana glutinosa* L., зараженных BNТАК. 1 — пятимесячная инфекция, 2 — четырехмесячная инфекция, 3 — трехмесячная инфекция, 4 — одномесячная инфекция, 5 — здоровый лист, 6 — двухмесячная инфекция.

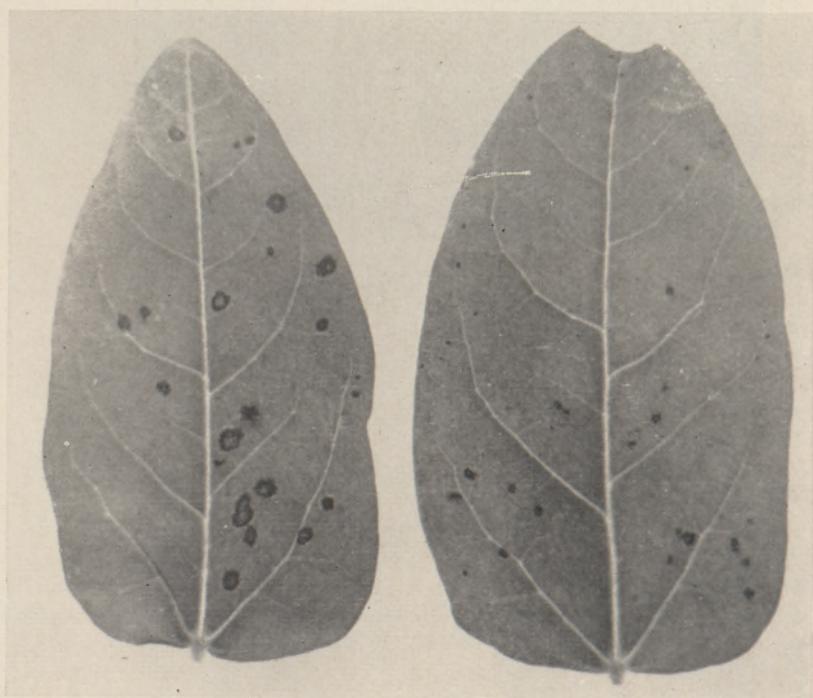


Рис. 6. Некрозы на вигне (*Vigna sinensis* Endl.), зараженной BNБК (справа) и BNТАК (слева).

Таблица 1

Снижение ОК В_{ТАК} в растениях *Nicotiana glutinosa* L. и симптомы инфекции

Определения сделаны после заражения через*	Число некрозов на вигне (в среднем на 1 лист)**	Число заразившихся растений***	Симптомы
1 месяц	32,0	10/10	Мозаика
2 месяца	8,3	10/10	Мозаика светло-темно-зеленого рисунка
3 месяца	3,6	9/10	Мозаика с темно-зелеными вздутиями
4 месяца	1,4	4/10	То же
5 месяцев	0,2	2/10	Мозаика с темно-зелеными вздутиями, пониженный рост

* Разбавление сока водой 1:2.

** Число инокулированных листьев 10.

*** Число инокулированных растений 10.

С целью определения наименьшего промежутка времени, после которого вирус можно изолировать из верхушечных листьев инокулированных растений глютинозы, с первого дня после инокуляции проводились новые пассажи. Выяснилось, что В_{ТАК} можно изолировать из верхушечных листьев глютинозы уже начиная с пятого дня после заражения, т. е. несколько дней раньше проявления первичных симптомов на них.

В растениях *Nicotiana tabacum* L. ОК В_{ТАК} в инокулированных листьях стала определяемой на вигне начиная с четвертого дня — это значительно раньше, чем в верхушечных листьях, в которых она впервые определялась при помощи вигны лишь на 10-й день после заражения. Максимального уровня ОК В_{ТАК} как в верхушечных, так и в инокулированных листьях табака достигла одновременно на 14-й день инфекции, после чего она снизилась. Кривая ОК В_{ТАК} в табаке не имеет столь острого пика при максимуме, как это в глютинозе. К 21-му дню уровень ОК В_{ТАК} в верхушечных листьях снизился более чем в 3 раза, в инокулированных листьях — более чем в 4 раза. Уровень ОК вируса в инокулированных листьях в течение всего опытного периода превышал уровень его в верхушечных листьях, но особенно до наступления максимума ОК вируса. Кривая ОК В_{ТАК} для инокулированных листьев табака была более скачкообразной, чем для верхушечных листьев.

Симптомы инфекции В_{ТАК} на табаке проявлялись 4—5 дней после инокуляции в виде хлоротических пятен на инокулированных листьях, а через 7—8 дней на верхушечных листьях образовывалась слабая мозаика (обычно на одной половинке листа), к 12—14-му дню (время максимума ОК В_{ТАК} в табаке) мозаика охватывала почти всю пластинку листа и становилась яркой, какой она сохранялась продолжительное время. На табаке при заражении В_{ТАК} иногда отмечалось явление выздоровления. Изолировать В_{ТАК} из табака с 3—4-месячной инфекцией удавалось с трудом.

В растениях *Nicandra physaloides* L. ОК В_{ТАК} в инокулированных листьях достигала определяемого уровня начиная с четвертого, а в вер-

хушечных листьях — с шестого дня после инокуляции по данным биологического титрования на вигне. ОК В_{ТАК} достигала максимума как в верхушечных, так и в инокулированных листьях на 10-й день инфекции, после чего она быстро снижалась. К 16-му дню ОК В_{ТАК} в верхушечных листьях снижалась почти в 13 раз, а к 21-му дню более чем в 40 раз в сравнении с ее максимумом. Как у обоих предыдущих видов растений, так и у вида *N. physaloides* L. динамика ОК В_{ТАК} в инокулированных листьях имела более скачкообразный характер, чем в верхушечных листьях.

Симптомы заболевания В_{ТАК} на растениях *Nicandra physaloides* проявлялись через 4—5 дней в виде хлоротических пятен на инокулированных листьях, на верхушке к 8-му дню образовывалась слабая мозаика, которая к 10-му дню (время максимума ОК) становилась довольно яркой. С шестого дня верхушечные листья закручивались вниз и начинали постепенно деформироваться. Старые растения (с 2—3-месячной инфекцией) были пониженного роста с узкими хлоротическими листьями. Изолировать вирус из таких растений удавалось лишь индикатором системной реакции (*N. glutinosa*), а не индикатором локальной реакции (*Vigna sinensis*).

ОК В_{ТАК} в растениях *N. glutinosa*, *N. tabacum* и *N. physaloides* достигала максимума после их заражения сравнительно быстро, причем в верхушечных и инокулированных листьях одновременно. Во всех трех видах растений уровень ОК В_{ТАК} в инокулированных листьях превышал его уровень в верхушечных листьях как в момент максимума, так и до и после него. Со снижением ОК в названных видах растений изолируемость вируса из них снижалась, однако ослабления симптомов заболевания при этом не отмечалось.

По данным У. Хёдрейрв и др. (1968), ОК В_{НК} достигала максимума в верхушечных листьях глютинозы на 12-й, в инокулированных листьях на 10-й день заражения. Нами проводились опыты сравнения ОК В_{ТАК} и В_{НК} в указанных трех

Таблица 2

ОК В_{НК} и В_{ТАК} в растениях *Nicotiana glutinosa* L., *N. tabacum* L. и *Nicandra physaloides* L. трехнедельной инфекцией

Вид растений	Число некрозов на вигне (в среднем на 1 лист)*	
	В _{ТАК}	В _{НК}
<i>Nicotiana glutinosa</i> L.	6,1	15,2
<i>N. tabacum</i> L.	6,3	8,2
<i>Nicandra physaloides</i> L.	9,7	10,6

* Число инокулированных листьев 10.

видах растений. Для этого заражали одновременно по 20 растений каждого вида. Средние пробы верхушечных листьев собирали через 3 недели после инокуляции. Выяснилось, что во всех видах опытных растений ОК В_{НК} была выше, чем ОК В_{ТАК}, особенно в растениях глютинозы (почти в 2,5 раза). В_{ТАК} достигал наивысшей концентрации в растениях *Nicandra physaloides* L. (табл. 2).

При этом интересно отметить, что некрозы на вигне, вызванные В_{НК}, имели средний диаметр 1 мм, а в случае В_{ТАК} — около 2 мм (рис. 6).

Динамика относительной концентрации В_{ОМ_э} и развитие симптомов его инфекции изучались на растениях *Nicotiana glutinosa* L. (рис. 7). ОК В_{ОМ_э} как в верхушечных, так и в инокулированных листьях глютинозы на третий день после заражения была на вигне определима,

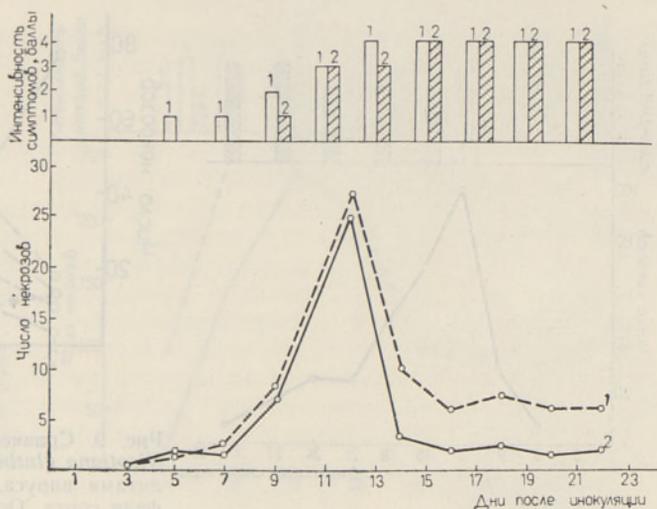


Рис. 7. Динамика ОК и интенсивность симптомов ВОР₃ в растениях *Nicotiana glutinosa* L. после инокуляции (1 — инокулированные, 2 — верхушечные листья).

однако уровень ее оставался довольно низким до седьмого дня, после чего он начал быстро повышаться. На 12-й день после инокуляции ОК ВОР₃ достигла максимума как в верхушечных, так и в инокулированных листьях, а затем понизилась. К 16-му дню ОК вируса в верхушечных листьях снизилась почти в 10 раз, а в инокулированных листьях — более чем в 4 раза и осталась практически на том же уровне до конца опыта (до 22-го дня). В течение опытного периода ОК ВОР₃ в инокулированных листьях глютинозы превышала ее в верхушечных листьях.

Симптомы инфекции ВОР₃ на глютинозе проявлялись на 5—6-й день после заражения на инокулированных листьях в виде хлоротических пятен и на 9—10-й день на верхушечных листьях в виде слабой мозаики, которая через 1—2 дня (ко времени максимума ОК ВОР₃ в глютинозе) становилась яркой. С этого момента признаки ВОР₃ на глютинозе продолжали усиливаться. На растениях с 2—4-месячной инфекцией листья были хлоротическими с темно-зелеными вздутиями, и отмечалась задержка роста. Из таких растений изолировать вирус удавалось с большим трудом лишь на растения системной реакции (*N. glutinosa* L.).

Старение инфекции ВОР₃ в глютинозе сопровождалось падением ОК вируса и снижением изолируемости вируса из этих растений, симптомы заболевания при этом не ослаблялись, а, наоборот, обострялись.

Динамику относительной концентрации ВУК и развитие симптомов его инфекции также изучали на растениях *Nicotiana glutinosa* L. (рис. 8). ОК ВУК в верхушечных листьях глютинозы по данным биологического титрования на *Solanum chacoense* L. начала резко повышаться после шестого дня. Своего максимума она достигла на 12-й день после инокуляции, а затем быстро падала. К 21-му дню ОК ВУК снизилась в верхушечных листьях почти в 4 раза, к 32-му дню — почти в 11 раз. Динамика ОК ВУК в инокулированных листьях глютинозы не определялась.

Симптомы инфекции ВУК на растениях *N. glutinosa* проявлялись на верхушечных листьях начиная с 11-го дня в виде посветления жилок, на растениях с 20-дневной инфекцией наблюдалась характерная деформация листьев, растения с 40—45-дневной инфекцией были низкорослыми, хлоротичными.

При сравнении ОК шести изолятов ВУК (изолированных из картофеля сортов 'Яакко', 'Остботе', из семян '954/52×Аквила', 'Прикульский ранний×Агрие', 'Камераз×Агрие' и из вида *Solanum andigenum* L.

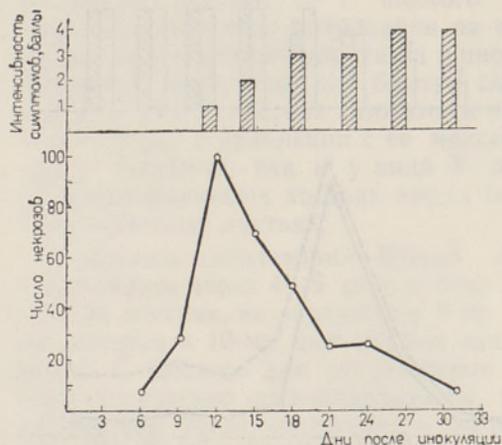


Рис. 8. Динамика ОК и интенсивность симптомов ВУК в верхушечных листьях *Nicotiana glutinosa* L. после инокуляции.

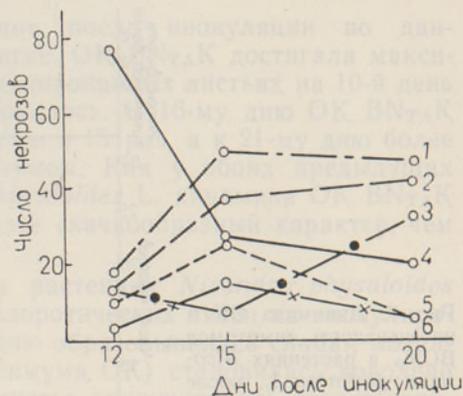


Рис. 9. Сравнение ОК ВУК в растениях *Nicotiana glutinosa* L. при инфекции 6 изолятами вируса, изолированных из картофеля сорта 'Остботе' (1), 'Яакко' (4), сеянцев '954/52×Аквила' (2), 'Приекульский ранний×Агрие' (3), 'Камераз×Агрие' (5) и вида *Solanum andigenum* L. (6).

в растениях глютинозы выяснилось, что они значительно различались между собой (рис. 9). Опыт начинали во время проявления первичных симптомов, т. е. на 11-й день, в предполагаемое время максимума ОК вируса — на основании данных изолята ВУК из сорта 'Яакко'. Выяснилось, однако, что только у этого изолята можно говорить о максимуме ОК в отмеченный срок. У остальных изолятов максимум ОК, очевидно, позже — около 15-го дня, а у изолята из сеянца 'Приекульский ранний×Агрие' еще позже. Во всех случаях симптомы заболевания на глютинозе в течение опытного периода (с 12-го по 20-й день) постепенно усиливались.

Со старением инфекции ВУК на растениях глютинозы ОК вируса снижалась, в то же время симптомы заболевания на них обострялись. Уменьшения изолируемости ВУК из растений глютинозы до 3—4-месячной инфекции практически не отмечалось.

Динамику относительной концентрации ВХК и развитие симптомов его инфекции изучали на растениях *Nicotiana glutinosa* L. (рис. 10). ОК ВХК к 5-му дню после инокуляции как в инокулированных, так и в верхушечных листьях достигала уже высокого уровня; к 15-му дню в верхушечных листьях она повышалась до максимума. Так как инокуляции проводились лишь через 5 дней, то принимая во внимание характер кривой, можно предположить, что в действительности максимум был на несколько дней раньше, приблизительно около 13-го дня. После максимума ОК ВХК начинала снижаться и к 25-му дню уменьшилась на половину и на этом уровне она оставалась до конца опыта, т. е. до 40-го дня. В начальный период опыта ОК ВХК в инокулированных листьях превышала концентрацию в верхушечных, но к 15-му дню инокулированные листья настолько увядали, что опыт с ними был прерван.

Симптомы инфекции ВХК на инокулированных листьях глютинозы проявлялись через 4—5 дней после заражения в виде слабого хлороза, а на верхушечных листьях через 7—9 дней в виде посветления жилок; к 10-му дню на этих растениях образовывалась системная мозаика, которая к 13—15-му дню (ко времени максимума ОК) становилась яркой,

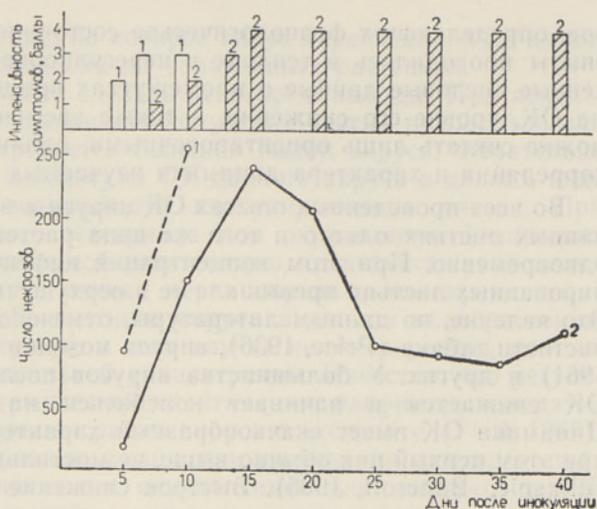


Рис. 10. Динамика ОК и интенсивность симптомов ВХК в растениях *Nicotiana glutinosa* L. после инокуляции (1 — инокулированные, 2 — верхушечные листья).

пятнистой, края жилок темнели. На растениях с 1,5—2-месячной инфекцией мозаика была резкая, со светло-темно-зеленым рисунком. Более старые растения были низкорослыми с ярким мозаичным рисунком. По мере старения растений глютинозы, зараженных ВХК, изолируемость вируса из них практически не уменьшалась, что объясняется сохранением в них вируса в более высоких концентрациях.

ВХК из верхушечных листьев глютинозы удавалось изолировать уже на 3—4 день после инокуляции, т. е. на несколько дней раньше проявления симптомов на них.

Изложенное свидетельствует о том, что и при ВХК между интенсивностью симптомов и ОК, а соответственно и изолируемостью вируса, нет положительной корреляции.

Обсуждение

Кривые, характеризующие динамику ОК В_{НТАК}, В_{ОМ_э}, В_{УК} и В_{ХК} показывают, что при всех изученных соотношениях вирус—растение ОК вирусов после инокуляции сравнительно быстро достигала кратковременного максимума, после чего она снова снижалась. Время достижения максимума ОК зависело как от использованного вируса (даже формы его), так и от вида растения, в котором вирус размножали. В растениях *Nicotiana glutinosa* L. ОК вирусов достигала максимума у В_{НТАК} на 11-й день, у В_{ОМ_э} и В_{УК} на 12-й день и у В_{ХК} приблизительно на 13-й день после заражения. При размножении В_{НТАК} в растениях *N. tabacum* L. ОК вируса достигала максимума через 14, а в растениях *Nicandra physaloides* L. — через 10 дней после заражения. Уровень снижения ОК вирусов также зависел от соотношения вирус—растение. Так, в верхушечных листьях глютинозы с 21-дневной инфекцией ОК снижалась по сравнению с максимумом ее у В_{НТАК} в 12, у В_{ОМ_э} в 10 раз, у В_{УК} в 4 а у В_{ХК} в 2 раза; в табаке ОК В_{НТАК} снижалась за этот промежуток времени в 3 раза, в растениях *Nicandra physaloides* L. — в 40 раз. Полученные данные подчеркивают значение среды размножения, т. е. вида растения, синтезирующего вирус.

Время, необходимое для достижения максимума ОК, а также уровень ее в растениях зависят от условий роста растений, температуры (Навгапек, 1967а, 1967б), интенсивности света (Crowley, 1967) и других факто-

ров, определяющих физиологическое состояние растения. Так как наши опыты проводились в теплице в нерегулированных условиях, то приведенные числовые данные о промежутках времени достижения максимума ОК, уровне его снижения, а также времени проявления симптомов, можно считать лишь ориентировочными, однако это не касается данных корреляции и характера динамики изучаемых нами показателей.

Во всех проведенных опытах ОК вируса в верхушечных и инокулированных листьях одного и того же вида растения достигала максимума одновременно. При этом концентрация инфекционного вируса в инокулированных листьях превышала ее в верхушечных листьях того же вида. Это явление, по данным литературы, отмечено у вируса кольцевой пятнистости табака (Price, 1936), вируса мозаики люцерны (Kuhn, Bancroft, 1961) и других. У большинства вирусов после достижения максимума ОК снижается и начинает колебаться на более низких уровнях. Динамика ОК имеет скачкообразный характер (Хёдреярв и др., 1968), при этом первый пик обычно выше, чем остальные (Kuhn, Bancroft, 1961; Gillaspie, Bancroft, 1965). Быстрое снижение концентрации после максимума отмечено у вируса мозаики люцерны (Havránek, 1967a; Kuhn, Bancroft, 1961), вируса деформации мозаики гороха (Isadapanah, Shepherd, 1966), вируса мозаики огурца № 1 (Tomlinson и др., 1959; Havránek, 1967b). Все названные вирусы считаются нестабильными. У вируса табачной мозаики относительная концентрация после максимума ее почти не снижается, (Goodchild и др., 1958), что объясняется его стабильностью (Matthews, 1970). Из приведенного вытекает, что у более стабильных вирусов ОК их остается после максимума на более высоком уровне, и наоборот. Сравнивая динамику ОК опытных вирусов можно сказать, что у $BN_{ТАК}$, $ВОМ_{Э}$, а также $ВУК$ она снижается значительно быстрее и останавливается на более низком уровне, чем у $ВХК$. Исходя из этого, можно предположить, что вирусы $ВНК$, $ВОМ_{Э}$ и $ВУК$ менее стабильны, чем $ВХК$. Имеющиеся в литературе данные о нестабильности $ВОМ$ (Tomlinson и др., 1959) и о принадлежности $ВНК$ к группе $ВОМ$ (Агур, 1968б) подтверждают выдвинутое предположение.

Наблюдения за развитием симптомов инфекции $ВНК$, $ВОМ_{Э}$, $ВУК$ и $ВХК$ на использованных в нашей работе видах растений показали, что симптомы проявлялись обычно на 1—3 дня раньше наступления максимума ОК данного вируса в данном виде растения, т. е. к моменту проявления симптомов ОК всех изученных вирусов достигала уже достаточно высокого уровня. Ко времени максимума ОК симптомы при всех опытных соотношениях вирус-растение становились ярко выраженными. Однако при снижении ОК вируса после максимума ее ни в одном случае не отмечалось ослабление интенсивности симптомов, а, наоборот, при всех изученных соотношениях вирус—растение интенсивность их усиливалась.

В первоначальный период синтез вируса не сопровождается проявлением симптомов заболевания. $BN_{ТАК}$ и $ВХК$ из верхушечных листьев зараженных растений *N. glutinosa* L. удавалось изолировать соответственно через 5 и 3—4 дня после заражения, это на несколько дней раньше проявления симптомов на них. Со снижением ОК вирусов возможность изолирования их уменьшается. Из растений *N. glutinosa* L. более старого возраста (с 4—5-месячной инфекцией) с очень низким уровнем ОК, но резкими симптомами инфекции, $BN_{ТАК}$ был изолирован на растения-индикаторы системной реакции (*N. glutinosa*) с большими трудностями и практически не был изолирован на растения-индикаторы локальной реакции (*V. sinensis*). Приведенные данные показывают, что изолируемость вируса из зараженных растений определяется уровнем ОК ви-

руса, а также видом растения, на которое вирус переносят, но не интенсивностью симптомов заболевания на зараженных растениях.

Из сказанного выше можно сделать некоторые выводы. При использовании растительного материала для получения чистых препаратов или в других случаях, когда требуется большой выход вируса, желательно собирать листья во время максимума ОК данного вируса в данном виде растения, используя по возможности инокулированные листья. При использовании растительного материала для определения физических свойств вируса (точки термической инактивации, предельного разведения и т. д.) желательно собирать листья через определенное время после наступления максимума ОК опытного вируса в данном виде растения, так как колебание концентрации в этом случае не очень резкое, как это отмечается в период максимальной концентрации. Известно, что результаты определения точки термической инактивации, например, находятся в прямой зависимости от концентрации вируса в экстракте (Paul, 1967). Данные разных авторов сравнимы лишь при проведении опытов в стандартных условиях, в том числе и в определенное для каждого вируса время после заражения растений.

Появление симптомов инфекции на растениях свидетельствует о том, что они заразились, но интенсивность их не является критерием, на основании которого можно судить об уровне ОК вируса в растениях и изолируемости вируса из них, особенно при более старых инфекциях. Корреляция между интенсивностью симптомов инфекции и ОК вируса в индикаторных растениях системной реакции является положительной лишь до наступления максимума ОК вируса, после чего при всех изученных соотношениях вирус—растение можно говорить лишь об отрицательной корреляции между ними. Исходя из этого, можно заключить, с одной стороны, что симптомы инфекции на растениях являются вторичной реакцией зараженного организма, проявляющимися в результате изменения определенных процессов его метаболизма. С другой стороны, можно предположить, что изменения в метаболизме зараженного растения, возникшие в результате инфекционного процесса, в свою очередь ухудшают и условия синтеза вируса и тем самым вызывают снижение его ОК.

Вопросы о механизме снижения ОК вирусов в растениях, а также об одновременном обострении симптомов на них являются пока нерешенными и ответы на них должны дать новые исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Виллемсон С., 1968. О вирусных заболеваниях огурцов в Эстонской ССР. Изв. АН ЭССР. Биол. 17 (4) : 421—425.
- Нурмисте Б. Х., 1960. Некоторые данные о новом вирусе, изолированном из выращенных семян картофеля. Тр. Ин-та экспериментальной биологии АН ЭССР 1 : 9—46.
- Хёдрейрв У., Олсперт К., Тарасова К., 1968. Некоторые данные о так наз. вирусе N картофеля. Изв. АН ЭССР. Биол. 17 (4) : 385—388.
- Agur M., 1966. Uhest nn. N-viiruse puhul täheldatud mutatsiooni nähtusest. ENSV TA Toim. Bioloogia 13 (4) : 524—529.
- Agur M., 1967. Nn. N-viiruse infektsioonilistest omadustest. ENSV TA Toim. Bioloogia 14 (2) : 115—127.
- Agur M., 1968a. Mõnede toiteelementide ja herbitsiidi 2,4D toime viirusnakkusele. Sots. Põllumajandus 16 : 736—737.
- Agur M., 1968b. Andmeid kartuli nn. N-viiruse ja kurgimosaiigiviiruse identsuse kohta. ENSV TA Toim. Bioloogia 17 (3) : 288—300.
- Wancroft J. B., Pound G. C., 1956. Cumulative concentration of tobacco mosaic virus in tobacco and tomato at different temperatures. Virology 2 : 29—43.
- Bell A. A., 1964. Respiratory metabolism of *Phaseolus vulgaris* infected with alfalfa mosaic and southern bean mosaic virus. Phytopathology 54 (8) : 914—922.

- Black L. M., Brakke M. K., Vatter A. E., 1963. Purification and electronmicroscopy of tomato spotted wilt virus. *Virology* 20 (1) : 120—130.
- Cheo P. C., Gerard J. S., 1971. Differences in virus replicating capacity among plant species inoculated with tobacco mosaic virus. *Phytopathology* 61 (8) : 1010—1012.
- Crowley N. C., 1967. Factors affecting the local lesion response of *N. glutinosa* to lettuce necrotic yellows virus. *Virology* 31 (1) : 107—113.
- Gillaspie A. E., Bancroft J. B., 1965. The rate of accumulation, specific infectivity and electrophoretic characteristics of bean pod mottle virus in bean and soybean. *Phytopathology* 55 (8) : 906—908.
- Goodchild D. J., Cohen M., Wildman S. G., 1958. The specific activity of tobacco mosaic virus as a function of age of infection. *Virology* 5 : 561—566.
- Наврѓанек Р., 1967а. Влияние концентрации инокулята на размножение вируса в семядолях огурца. I. Вирус мозаики люцерны. *Acta Virologica* 11 (5) : 444—452.
- Наврѓанек Р., 1967б. Влияние концентрации инокулята на размножение вируса в семядолях огурца. II. Вирусы огуречной мозаики и табачной мозаики. *Acta Virologica* 11 (6) : 538—543.
- Hödrejårv U., Olspert K., Tarassova K., 1970. A method for purification of potato virus M. *ENSV TA Toim. Biologia* 19 (3) : 231—234.
- Izadaranah K., Shepherd R. J., 1966. Purification of infectious ribonucleic acid from broad bean mottle virus. *Virology* 22 (1) : 23—32.
- Kuhn C. W., Bancroft J. B., 1961. Concentration and specific infectivity changes of alfalfa mosaic virus during systemic infection. *Virology* 15 (3) : 281—288.
- Lopido J. L., de Zoeten G. A., 1972. Influence of host and seasonal variation on the components of tobacco ringspot virus. *Phytopathology* 62 (2) : 195—201.
- Matthews R. E. F., 1970. *Plant virology*. N-Y.
- Paul H. L., 1967. Physikalische und chemische Eigenschaften pflanzenpathogener Viren. In: *Pflanzliche Virologie*, Bd I : 167—178.
- Pound G. S., 1949. The effect of air temperature on the virus concentration and leaf morphology in mosaic infected horseradish. *J. Agr. Res. (U. S.)* 78 : 161—170.
- Pound G. S., 1952. Relation of air temperature and virus concentration to mosaic resistance in cabbage. *Phytopathology* 42 (2) : 83—88.
- Price W. C., 1936. Virus concentration in relation to acquired immunity from tobacco ringspot. *Phytopathology* 26 (6) : 503—530.
- Ross A. F., 1941. The concentration of alfalfa mosaic virus in tobacco plants at different periods of time after inoculation. *Phytopathology* 31 : 410—420.
- Tomlinson J. A., Shepherd R. J., Walker J. C., 1959. Purification, properties and serology of cucumber mosaic virus. *Phytopathology* 49 (5) : 293—299.
- Tu J. C., Ford R. W., 1969. Effect of temperature on maize dwarf mosaic virus infection, incubation and multiplication in corn. *Phytopathology* 59 (5) : 699—702.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
12/IX 1973

Milvi AGUR

MÖNEDE MOSAIIGIVIIRUSTE SUHTELISE KONSENTRATSIOONI JA HAIGUSTUNNUSTE INTENSIIVSUSE DÜNAAMIKAST

Resümee

Kartuli-N-viiruse suhteline kontsentratsioon (SK) indikaatorliikides *Nicotiana glutinosa* L., *N. tabacum* L. ja *Nicandra physaloides* L. ning kartuli-X- ja Y-viiruse ja kurgimosaiigiviiruse nr. 1 kohaliku vormi SK liigis *Nicotiana glutinosa* L. saavutas maksimumi 10.—14. päeval peale inokuleerimist, s. o. suhteliselt kiiresti. Pärast seda langes kõikide uuritud viiruste SK. Erinevate viiruste puhul oli SK dünaamika (maksimumi aeg, suurus, langemise kiirus jne.) erinev, sõltudes nii viirusest ja selle vormist kui ka taimeliigist, milles viirust paljundati. Kartuli-N- ja -Y-viiruse ning kurgimosaiigiviiruse SK langes peale maksimumi saavutamist indikaatorliigis *N. glutinosa* L. kiiremini ja jäi maksimumiga võrreldes tunduvalt madalamaks kui kartuli-X-viiruse SK. See võimaldab oletada, et need viirused on vähem stabiilsed kui kartuli-X-viirus. Kõigi katses olnud viiruse-peremeestaimede kombinatsioonide puhul oli viiruse SK infitseeritud taimede inokuleeritud lehtedes kõrgem kui ladvalehtedes. Seega tuleks virooloogilistes töodes

(puhispreparaatide saamisel, antiseerumite valmistamisel jne.) arvestada iga uuritava viiruse SK dünaamikat.

Haigustunnused lõõbisid kõikide viiruse-peremeestaime kombinatsioonide puhul mõni päev enne viiruse SK maksimumi saabumist, s. t. ajal, kui viiruse SK oli juba küllalt kõrge. SK maksimumi ajaks olid haigustunnused muutunud hästi jälgitavaiks. Viiruse SK langusega pärast maksimumi ei kaasnenud ühelgi juhul haigustunnuste intensiivsuse nõrgenemist, hoopis vastupidi — need teravnesid.

Kartuli-N- ja -X-viirused olid nakatatud *N. glutinosa* L. ladvalehtedest isoleeritavad juba vastavalt 5. ja 3. päeval peale inokuleerimist, s. o. 5—6 päeva enne haigustunnuste lõõbimist neil lehtedel. Kartuli-N-viiruse isoleerimine 4—5 kuu vanuse infektsiooni ja intensiivsete haigustunnustega taimedest oli praktiliselt teostamatu. See räägib viiruse äärmiselt madalast SK-st taimedes.

Järeldatakse, et haigustunnuseid tuleks vaadelda kui organismi sekundaarset reaktsiooni viirusnakkusele. Haigustunnuste intensiivsus ei ole otseselt sõltuvuses neid esile kutsunud viiruse SK-st. Süsteemilise reaktsiooniga indikaatorliikide kunstlikul nakatamisel mõnede mosaigiviirustega on haigustunnuste intensiivsuse ja viiruse SK vaheline korrelatsioon positiivne ainult viiruse SK maksimumi saabumiseni taimes; viiruse SK suurenemisega kaasneb haigustunnuste lõõve ja nende intensiivistumine. Siit edasi muutub korrelatsioon negatiivseks: viiruse SK langusega ei kaasne haigustunnuste nõrgenemist, vaid need teravnevad. Haigustunnuste intensiivsuse alusel ei ole võimalik otsustada ei viiruse SK üle infitseeritud taimedes ega viiruse isoleeritavuse üle neist.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Toimetusse saanud
12. IX 1973

Milvi AGUR

ON THE CHANGE IN DYNAMICS OF RELATIVE CONCENTRATION AND SEVERITY OF DISEASE SYMPTOMS OF SOME MOSAIC VIRUSES

Summary

The changes in the concentration of the infectious virus in comparison with the symptoms development in *Nicotiana glutinosa* L. leaves when infected with the potato viruses X, Y and a local strain of cucumber mosaic virus (*Cucumis virus 1*) (PVX, PVY and CMV, respectively) were studied. In the case of the potato virus N (PVN), the same in *N. glutinosa* L., *N. tabacum* L. and *Nicandra physaloides* L. plants was investigated.

The concentration of the infectious virus was determined by biological titration on the plants reacting to the local lesions: PVN and CMV on *Vigna sinensis* Endl., PVX on *Gomphrena globosa* L. and PVY on *Solanum chacoense* L. The results are presented in the Figures 2 — 4, 7, 8, 10.

The concentration of the viruses tested reached its maximum on the 10th...14th day after inoculation, and then decreased. The concentration of PVN, PVY and CMV fell more quickly than that of PVX and remained below the latter's level. The primary symptoms appeared some days before the concentration maximum of a certain virus. At the maximum they were already clearly marked. There was never noticed a decrease in the severity of symptoms according to the fall in the virion concentration; on the contrary, the symptoms became more intensive. The isolation of PVN and PVX from the top leaf of inoculated *N. glutinosa* plants was possible already on the 5th and 3rd day, respectively, after the inoculation, i. e. some days before the appearance of the symptoms. From the plants with a 4...5-month-old infection the isolation of PVN practically failed, although the symptoms on the leaves were severe.

A question is raised of the necessity of taking into account, in virological work, the changes in the concentration of the infectious virus in the infected plants. The nature of correlation between the infectious virus concentration and the severity of disease symptoms is discussed. A conclusion is drawn that the disease symptoms are a secondary reaction of the infected plants, and that their severity is not an absolute criterium of the virion concentration in the plant.

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

Received
Sept. 12, 1973